

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
им. И. Д. ПАПАНИНА

**СОВРЕМЕННАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ  
В РЫБИНСКОМ И ГОРЬКОВСКОМ  
ВОДОХРАНИЛИЩАХ:  
СОСТОЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ  
И ПЕРСПЕКТИВЫ РЫБОРАЗВЕДЕНИЯ**

**Ярославль 2000**

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
I.D. PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS

Modern ecological situation in Rybinsk and Gorky reservoirs: the state of biological communities and perspectives of fish reproduction / N.M. Mineeva (ed). - Yaroslavl, 2000. - 284 p. - ISBN 5-230-18420-5

The book is devoted to reviewing the features of ecosystem structure and functioning in the Rybinsk and Gorky reservoirs. Characteristic of the hydrological and hydrochemical mode of reservoirs as a habitat for hydrobionts is given, and data on character of anthropogenic impact in modern period are represented. The scalene aspects of physiology of the free living single and aggregated bacteria, and epiphytic microorganisms were studied. There are also data about intensity of basic processes of organic matter production and destruction. Microbiological characteristics of the coastal zone, small rivers mouth, and areas of the enhanced anthropogenic load are obtained. The new data on quantitative development of autotrophic picoplankton, the data on development, structure, spatial and temporal distribution of phytoplankton, zooplankton, macrozoobenthos, zooperiphyton, protozoa, fishes and their parasites are represented. Pigment composition of seston and bottom sediments is considered. The description of vegetation cover of the upper reach of Gorky reservoir and its Kostroma part is given. The assessment of fish reproduction in the Rybinsk reservoir at the present stage is considered, the tendencies of its perennial changes are traced.

УДК 574.4 + 574.5(285)

ББК 47.2

С 56

**С 56 Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбо-разведения: Коллективная моногр. / Отв. редактор Н.М. Минеева. - Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. - 284 с. - ISBN 5-230-18420-5**

В книге рассмотрены особенности структуры и функционирования экосистемы Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Дается характеристика гидрологического и гидрохимического режима водоемов как среды обитания гидробионтов, приводятся данные о характере и масштабах антропогенного воздействия в современных условиях. Рассмотрены разносторонние аспекты физиологии свободноживущих одиночных и агрегированных бактерий, а также микроорганизмов, развивающихся в обрастаниях макрофитов. Приводятся данные о скорости основных процессов круговорота органического вещества, дается микробиологическая характеристика прибрежной зоны, устьев малых рек, участков с повышенной антропогенной нагрузкой, а также первые данные о количественном развитии автотрофного пикопланктона, данные о формировании, современной структуре, обилии и пространственном распределении сообщества фито- и зоопланктона, простейших, зооперифитона и макрозообентоса, паразитов рыб. Рассматривается пигментный состав сестона и донных отложений. Дается описание растительного покрова верхней части Горьковского водохранилища и его Костромского расширения и оценка рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища на современном этапе, прослеживаются тенденции ее многолетних изменений. Книга рассчитана на специалистов экологов, гидробиологов, ихтиологов.

Табл. 113. Ил. 39. Библиогр. 322.

**А в т о р ы:** А.А. Былинкина, М.И. Васильева, Ю.В. Герасимов, А.Ю. Горбенко, А.Н. Дзюбан, Т.И. Жарикова, А.Е. Жохов, А.И. Копылов, Л.Г. Корнева, Д.Б. Косолапов, И.Н. Крылова, А.С. Литвинов, Т.С. Масленикова, Н.М. Минеева, З.М. Мыльникова, С.Н. Надилов, Д.А. Новиков, В.Г. Папченков, М.Н. Пугачева, Л.Е. Сигарева, И.А. Скальская, В.В. Соловьева, Н.А. Тимофеева, И.К. Ривьер, А.В. Романенко, И.В. Рыбакова, Г.Х. Щербина.

УДК 574.4 + 574.5(285)

ББК 47.2

Рецензенты: д-р биол. наук А.Г. Охалкин, канд. биол. наук В.П. Семерной.

Издание книги осуществлено на средства United State Agency for International Development, International Research & Exchange Board (USAID/IREX), представленные материалы частично получены в ходе выполнения проектов, поддержанных Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 95-04-11871, 97-04-48170, 98-04-48417, 98-04-03219, 98-05-64839, 99-04-49089), а также в рамках Федеральных целевых программ «Биоразнообразие» и «Возрождение Волги».

ISBN 5-230-18420-5

© А.А. Былинкина, М.И. Васильева, Ю.В. Герасимов и др., 2000

© Оформление. Ярославский государственный технический университет, 2000

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время на р. Волге создан каскад из восьми крупных водохранилищ. Рыбинское, заполнение которого до проектной отметки происходило в 1941-1947 гг., является третьей ступенью каскада, Горьковское, созданное в середине 50-х годов, - четвертой. В течение всего периода существования водохранилищ проводится изучение живого населения этих водоемов, а также абиотических условий, формирующих среду обитания гидробионтов. На Рыбинском водохранилище эти работы ведутся сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН, внесшими также большой вклад в гидроэкологические исследования Горьковского водохранилища.

Предлагаемая вниманию читателей книга содержит достаточно полную и всестороннюю информацию о формировании биологических сообществ, а также о современном состоянии экосистем Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Разделы книги посвящены характеристике основных звеньев трофической пирамиды от бактериального населения до рыб. Исследования последних лет, в определенной степени носившие прикладной характер, позволяют охарактеризовать складывающуюся в водоеме экологическую ситуацию и дать оценку качества водной среды. Накопленные к настоящему времени материалы многолетних наблюдений дают возможность выявить наиболее существенные отклонения показателей гидрологического и гидрохимического режима, а также обилия и функционирования гидробионтов от средних значений. Подобные отклонения, как правило, служат симптомом негативных изменений в экосистеме, своевременное выявление и прогнозирование которых весьма актуально.

Ограниченный объем книги не позволяет представить все имеющиеся в распоряжении авторов материалы. Однако обширный список цитируемой литературы включает основные оригинальные и обобщающие публикации по затронутым вопросам.

Проводившиеся исследования охватывали всю акваторию Рыбинского водохранилища и речную часть Горьковского. При этом места отбора проб в большинстве случаев были приурочены к одним и тем же участкам водохранилищ, поэтому схема расположения станций наблюдения представлена на рисунках 1 и 2 в главе 1, и названия станций, которые фигурируют в тексте отдельных глав, приведены в соответствие с этой схемой. Методические особенности сбора и обработки оригинальных материалов описаны в соответствующих разделах книги.

Издание книги осуществлено на средства Совета по международным исследованиям и обмену (United State Agency for International De-

velopment, International Research & Exchange Board (USAID/IREX)), часть исследований также выполнена в рамках проекта, финансируемого данной организацией. Кроме этого представленные материалы частично получены в ходе выполнения проектов, поддержанных Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 95-04-11871, 97-04-48170, 98-04-48417, 98-04-03219, 98-05-64839, 99-04-49089), а также в рамках Федеральных целевых программ «Биоразнообразие» и «Возрождение Волги».

Авторский коллектив признателен доктору биологических наук А.Г. Охалкину и кандидату биологических наук В.П. Семерному за тщательный и критический анализ рукописи, конструктивные замечания и предложения.

Н.М. Минеева



## Глава 1

# ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ<sup>1</sup>

Рыбинское и Горьковское водохранилища представляют третью и четвертую ступени Волжско-Камского каскада. Рыбинское водохранилище образовано перекрытием русел рек Волги и Шексны в районе г. Рыбинска, Горьковское - русла Волги у г. Городца. Наполнение Рыбинского водохранилища началось в апреле 1941 г., но проектной отметки уровень достиг только в 1947 г. Наполнение Горьковского водохранилища проводилось в течение двух лет - осени 1955 г. и весеннего половодья 1956-1957 гг. (Буторин, 1969). Основными видами использования водохранилищ являются энергетика, судоходство, водоснабжение, рыбное хозяйство и рекреация.

Конфигурация Рыбинского водохранилища определилась формами рельефа Молого-Шекснинской равнины, большая ось которой ориентирована с северо-запада на юго-восток. Рельеф побережья плоский, слабо расчлененный. Наиболее возвышенные участки, достигающие абсолютных высот 221 м, находятся на восточном берегу. По объему водной массы и площади водохранилище относится к числу крупных искусственных водоемов озеровидного типа. Горьковское водохранилище по морфометрическим показателям принадлежит к долинному типу. Очертания его береговой линии и морфометрия определяются особенностями строения долины Волги и приустьевых участков его притоков. Верховья водохранилища (от г. Рыбинска до г. Костромы) сохраняют в основном конфигурацию речного русла до затопления. Ширина водной поверхности и глубина на этом участке мало отличаются от тех же характеристик реки в период половодья. Глубины по руслу Волги колеблются от 3-6 м у г. Рыбинска и постепенно увеличиваются до 12-17 м ниже г. Кинешмы. Ниже г. Юрьевца водохранилище представляет собой озеровидное расширение с максимальными глубинами перед плотиной Горьковской ГЭС. Основные морфометрические характеристики водохранилищ приведены в таблице 1.1.

Морфометрические особенности водохранилищ в сочетании с амплитудами колебания уровня определяют и их деление на обособленные участки, в пределах которых гидрологические процессы имеют свои особенности. Для Рыбинского водохранилища существует несколько схем районирования, однако наиболее распространенной является схема, пред-

---

<sup>1</sup> Глава написана А.С. Литвиновым при участии А.В. Законновой

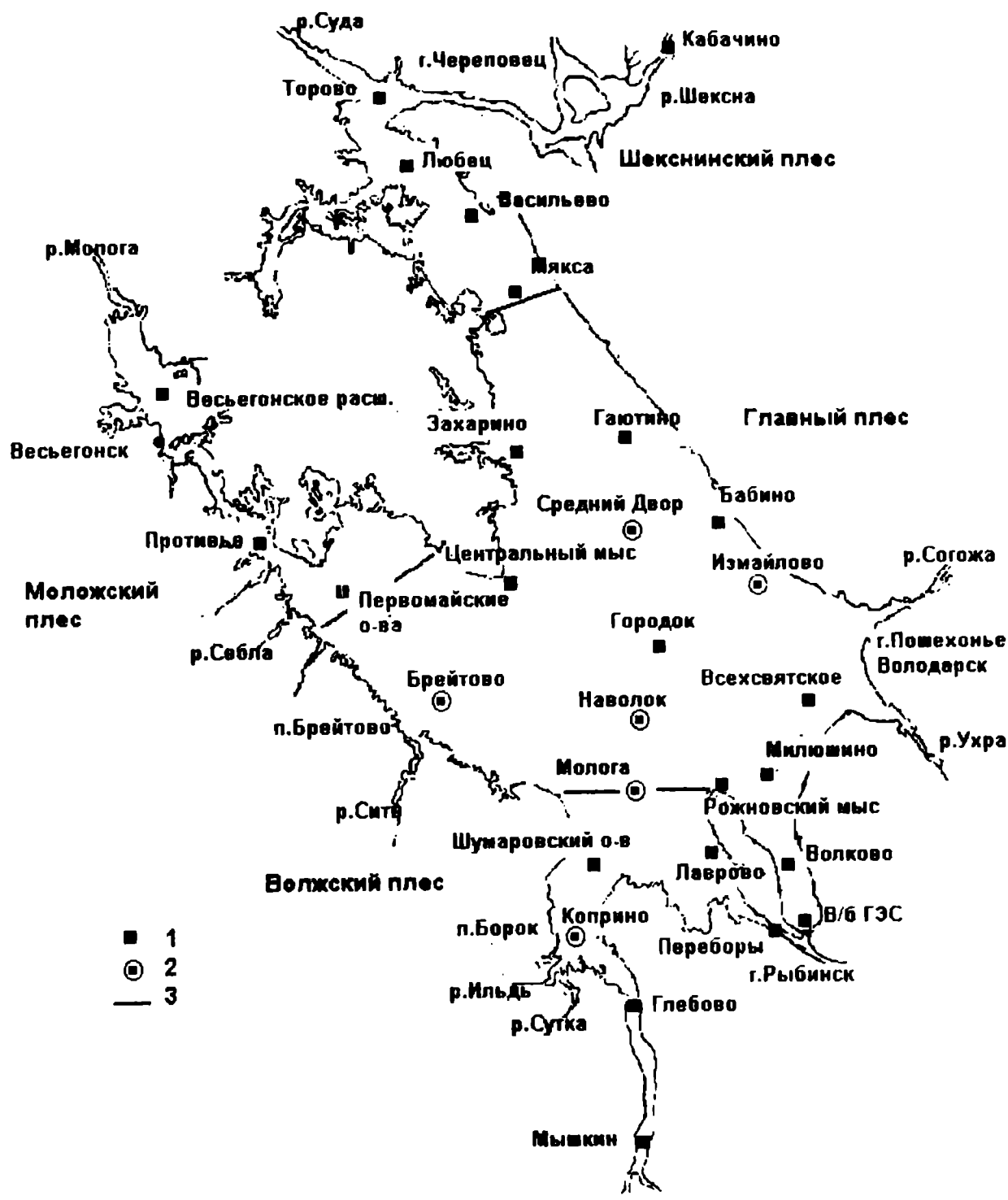
ложенная М.А. Фортунатовым (1959), согласно которой в водохранилище выделяются четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный. Первые три располагаются по долинам соответствующих рек и представляют собой вытянутые сравнительно узкие участки (рис. 1.1). Озоровидный Главный плес водохранилища занимает 68 % его площади.

Таблица 1.1

**Основные морфометрические характеристики водохранилищ**  
(приводится по: Гидрометеорологический режим..., 1975)

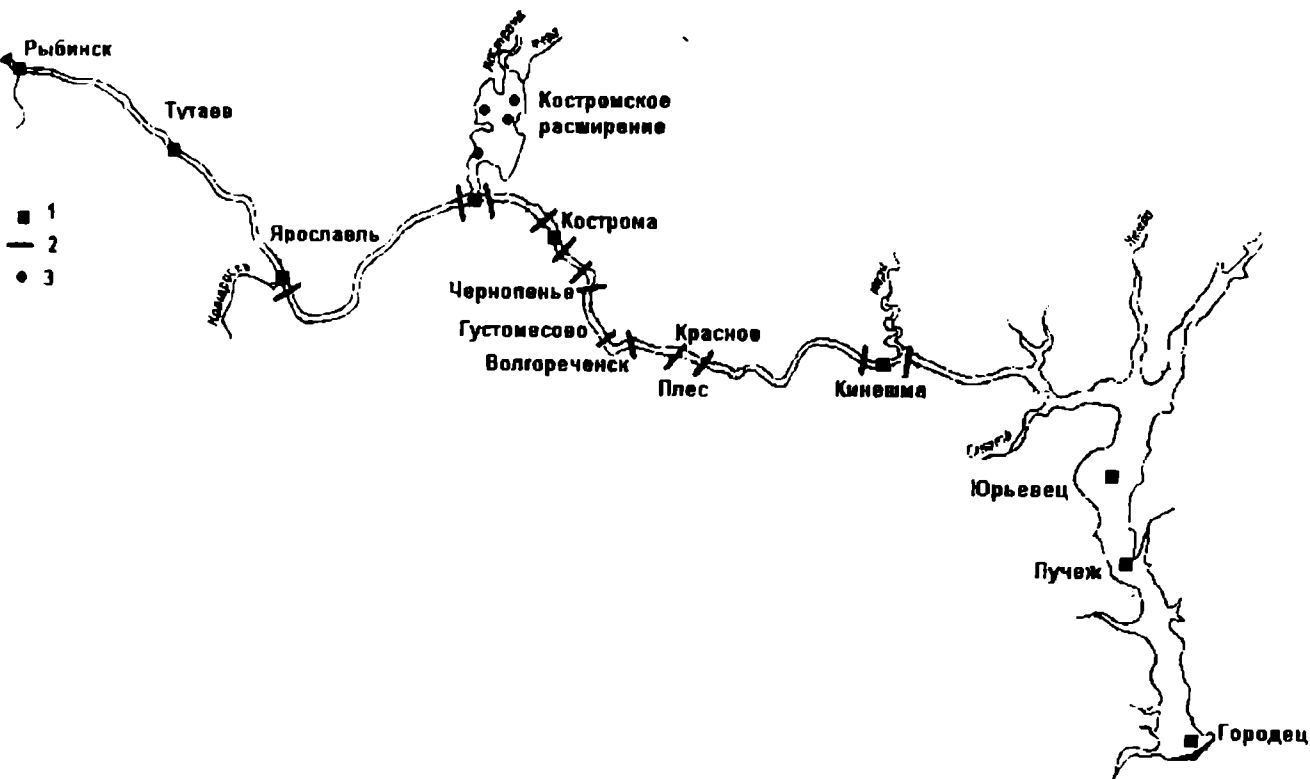
Характеристики	Водохранилище	
	Рыбинское	Горьковское
Уровень при НПУ, м БС	101.81	84.00
УМО, м БС	96.91	81.00
Форсированный горизонт, м БС	102.41	84.00
Площадь зеркала при НПУ, км <sup>2</sup>	4550	1591
Объем при НПУ, км <sup>3</sup>	25.42	8.82
Объем сливной призмы, км <sup>3</sup>	16.67	3.90
Резервный объем, км <sup>3</sup>	2.89	—
Глубина при НПУ, м		
средняя	5.6	5.5
наибольшая	30.4	22.0
Длина, км	250	430
Ширина наибольшая, км	56	15

*Примечание:* Длина Рыбинского водохранилища дана по судовому ходу от плотины Угличской ГЭС до плотины Шекснинской ГЭС.



**Рис. 1.1. Карта-схема Рыбинского водохранилища:**  
 1 - местоположение станций, упоминаемых в книге (приведенные названия приняты в ИБВВ), 2 - станции многолетних наблюдений (стандартные), 3 - границы плесов

Для выявления и характеристики особенностей отдельных районов Горьковского водохранилища (рис. 1.2) Н.В. Буторин (1969), используя схему С.Л. Вендрова и продольный профиль реки, занимаемый водохранилищем, выделяет в нем следующие участки: озеровидный приплотинный от плотины Горьковской ГЭС до устья р. Елпать (Юрьевецкий разлив); переходный протяженностью 170 км от устья р. Елпать до Костромского разлива; зона выклинивания подпора от Костромского разлива до плотины Рыбинской ГЭС и Костромской разлив - обособленный мелководный плес водохранилища, образованный по бывшей пойме р. Костромы в центральной части Костромской низины.



**Рис. 1.2. Карта-схема Горьковского водохранилища.**  
**Расположение станций наблюдения и разрезов:**  
1 - 1989-1991 гг., 2 и 3 - 1992 г. соответственно в речной части  
и Костромском расширении

Рыбинское водохранилище и большая часть его водосборной территории расположены в подзоне южной тайги. Естественные ландшафты Ярославского Поволжья были сильно видоизменены человеком еще задолго до заполнения водоема. В связи с этим значительную часть бассейна занимают ландшафты ополья - искусственные лесостепи с преобладанием распаханых угодий. По геологическому строению данная мест-

ность относится к глубокой части Московской синеклизы. Наиболее древние осадочные породы, выступающие на поверхность (нижнетриасовые континентальные отложения), представлены пестроцветными глинами и мергелями. Коренные породы в пределах всего бассейна перекрыты мощной толщей четвертичных, преимущественно ледниковых и водноледниковых отложений. Почвы побережья водохранилища в основном дерново-подзолистые с преобладанием средних и легких суглинков.

Площадь бассейна Горьковского водохранилища составляет 229 000 км<sup>2</sup>, из которых 150 000 км<sup>2</sup> зарегулированы плотиной Рыбинской ГЭС. Собственный водосбор водохранилища 79 000 км<sup>2</sup>. Рельеф водосбора сформирован в доледниковый период и значительно переработан в результате эрозионных процессов. Для него характерна плоская заболоченная поверхность и слабое эрозионное расчленение. Долина р. Волги в пределах водохранилища асимметрична. Наиболее высокий правый берег достигает 70 м в районе г. Плеса, где Волга пересекает южные отроги Галичско-Чухломской возвышенности. Правый берег сложен толщей пермских пестроцветных отложений, переслаивающихся илистых глин, песчаников, мергелей и уплотненных песков. Левый берег, за исключением участка ниже пос. Сокольское, сложен аллювиальными отложениями. Это первая и вторая надпойменные террасы р. Волги и ее притоков. Террасы образованы песками, супесями, суглинками и подвержены интенсивным процессам переработки.

В климатическом отношении весь регион характеризуется умеренно теплым летом и умеренно холодной зимой, а также достаточным увлажнением. Для этого района типично преобладание широтной зональной циркуляции атмосферы с плавными переходами сезонных показателей температуры воздуха. Для значительной части побережья и акватории Рыбинского водохранилища характерны ветра юго-западного и западного направлений. В более редкие годы с преобладанием меридианальной циркуляции существенно увеличивается роль ветров северной четверти. Средняя скорость ветра над зеркалом водохранилищ на 20-30 % выше, чем над побережьем. Число дней со штормовым ветром скоростью 8 м/с и более может достигать 200 в год (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Среднегодовая температура воздуха уменьшается по территории бассейна с запада на восток от 3.4 °С в районе Верхневолжского водохранилища до 2.8 °С в районе Городца (табл. 1.2). При общей тенденции увеличения безморозного периода с запада на восток на территории, окружающей Рыбинское водохранилище, отчетливо проявляется неоднородность термических условий. На северном побережье безморозный период продолжается около 120 дней, а в юго-восточной части и в районе Горьковского водохранилища более 130 дней (Гидрометеорологический режим..., 1975).

**Средняя месячная и годовая температура воздуха ( $^{\circ}\text{C}$ ) за 1957–1972 гг.**  
(приводится по: Гидрометеорологический режим..., 1975)

Месяц	Пункт наблюдений					
	Осташково	Брейтово	Череповец	Рыбинск	Кострома	Городец
Январь	-10.1	-11.2	-11.9	-11.3	-12.2	-13.4
Февраль	-9.1	-11.1	-11.3	-11.0	-11.3	-11.9
Март	-4.7	-5.8	-6.2	-5.7	-5.8	-7.0
Апрель	3.4	2.7	2.1	3.2	2.8	2.8
Май	10.5	9.9	9.6	10.5	10.7	10.3
Июнь	14.5	15.3	15.1	15.7	15.3	14.4
Июль	16.7	17.2	17.2	17.8	17.6	17.2
Август	15.1	15.9	15.6	16.4	16.0	15.6
Сентябрь	9.9	10.0	9.9	10.5	9.9	9.9
Октябрь	4.0	4.1	3.2	4.3	3.2	3.3
Ноябрь	-2.0	-2.9	-3.4	-2.8	-3.4	-3.6
Декабрь	-7.0	-7.3	-8.0	-7.4	-8.9	-9.3
Год	3.4	3.1	2.7	3.4	2.8	2.8

Основной приходной составляющей водного баланса водохранилищ является речной сток, дающий 94 % суммарного поступления воды в Рыбинское водохранилище и 97.8 % в Горьковское. В расходной части баланса главную роль играет сброс через Рыбинский и Горьковский гидроузлы (соответственно 93.7 % и 98.7 % суммарного расхода). Приток воды в водохранилища и сброс из них существенно меняются в различные по водности годы (табл. 1.3). Это обусловлено внутривековыми циклами в колебаниях общей увлажненности, продолжительность которых составляет 25-33 года. Каждый из таких циклов включает многоводную и маловодную фазы (Шнитников, 1969). За период с 1947 по 1990 гг. в бассейне водохранилищ отмечалось три фазы водности - две многоводные (1951–1962 гг. и 1977–1990 гг.) и маловодная (1963-1976 гг.). В многоводный период объем притока и сброса в подавляющем большинстве слу-

## Средний многолетний годовой водный баланс водохранилищ

Элементы водного баланса, км <sup>3</sup>	Средние значения	Пределы колебаний годовых величин
Рыбинское водохранилище, 1947-1990 гг.		
Приход		
приток	32.64	15.87–53.39
осадки	2.23	1.28–3.25
суммарный	34.87	17.15–55.64
Расход		
сброс через Рыбинский гидроузел	30.60	14.59–48.17
испарение	2.06	1.28–3.36
суммарный	32.66	15.87–51.53
Невязка баланса	2.21	–
то же, %	6.3	–
Горьковское водохранилище, 1957–1990 гг.		
Приход		
приток	51.0	26.0–71.22
осадки	1.0	0.65–1.18
суммарный	52.0	26.65–72.30
Расход		
сброс через Горьковский гидроузел	49.35	25.8–67.9
испарение	0.91	0.73–1.1
водозабор	0.08	0.04–0.12
суммарный	50.34	26.53–68.9
Невязка баланса	1.53	–
то же, %	3.0	–

чаев выше, а в маловодный ниже средних многолетних показателей. Практически все составляющие водного баланса за 1980-1990 гг., среди которых 1990 г. характеризуется максимальной водностью за все время существования водохранилищ, превышали среднюю многолетнюю величину.

Внутригодовое распределение объемов поступления воды в водохранилища неравномерное. В Рыбинском водохранилище максимальный среднемесячный приход превышает минимальный более чем в 9 раз. В расходной части водного баланса это соотношение снижается до 2.1, что свидетельствует о большой регулирующей способности водохранилища. Наибольший поверхностный приток наблюдается в апреле и мае (30 и 19 % годового объема), в июне он резко сокращается и на протяжении летних месяцев не превышает 4.2-7.9 % среднегодового. Незначительное увеличение объема притока в октябре-ноябре, вызываемое осенними паводками, сменяется его дальнейшим сокращением в зимние месяцы.

Вследствие зарегулированности стока р. Волги Рыбинским водохранилищем амплитуда колебаний месячных объемов воды, поступающих в Горьковское водохранилище, сравнительно невелика, и максимальный объем превышает минимальный в среднем в 2.6 раза. По той же причине основное наполнение водоема происходит за счет вод половодья боковых притоков в апреле и мае (80 и 67 %). В остальные месяцы преобладает поступление из Рыбинского водохранилища, составляющее 72-93 % от общего объема притока.

Водоохранилища значительно различаются по водообмену. Средний многолетний коэффициент условного водообмена  $K_v$  Рыбинского водохранилища равен 1.86, Горьковского 6.0, что соответствует периоду водообмена 6.4 и 2 месяца. Многолетняя динамика  $K_v$  согласуется с изменением величины годового притока. Так, в многоводном 1955 г.  $K_v$  Рыбинского водохранилища составил 2.99, а в маловодном 1973 г. 1.24, при этом время смены годовых объемов соответственно равнялось 4.0 и 9.7 месяца (Фомичев, Литвинов, 1980). Для Горьковского водохранилища в многоводном 1966 г.  $K_v$  увеличился до 8.7, а в маловодном 1973 г. уменьшился до 3.3. В течение года максимальный  $K_v$  отмечается в апреле и мае, минимальный - с июля по сентябрь.

Уровень Рыбинского водохранилища и характер его изменения (в том числе и во внутригодовых циклах) определяется водностью года и режимом регулирования стока. При этом средняя многолетняя амплитуда сезонных изменений уровня составляет 3.37, а в отдельные годы более 5 м (Буторин, 1969). В сезонном ходе уровня максимум, величина которого существенно зависит от объема половодья и отметки зимней сработки, наблюдается в конце весеннего наполнения (табл. 1.4).



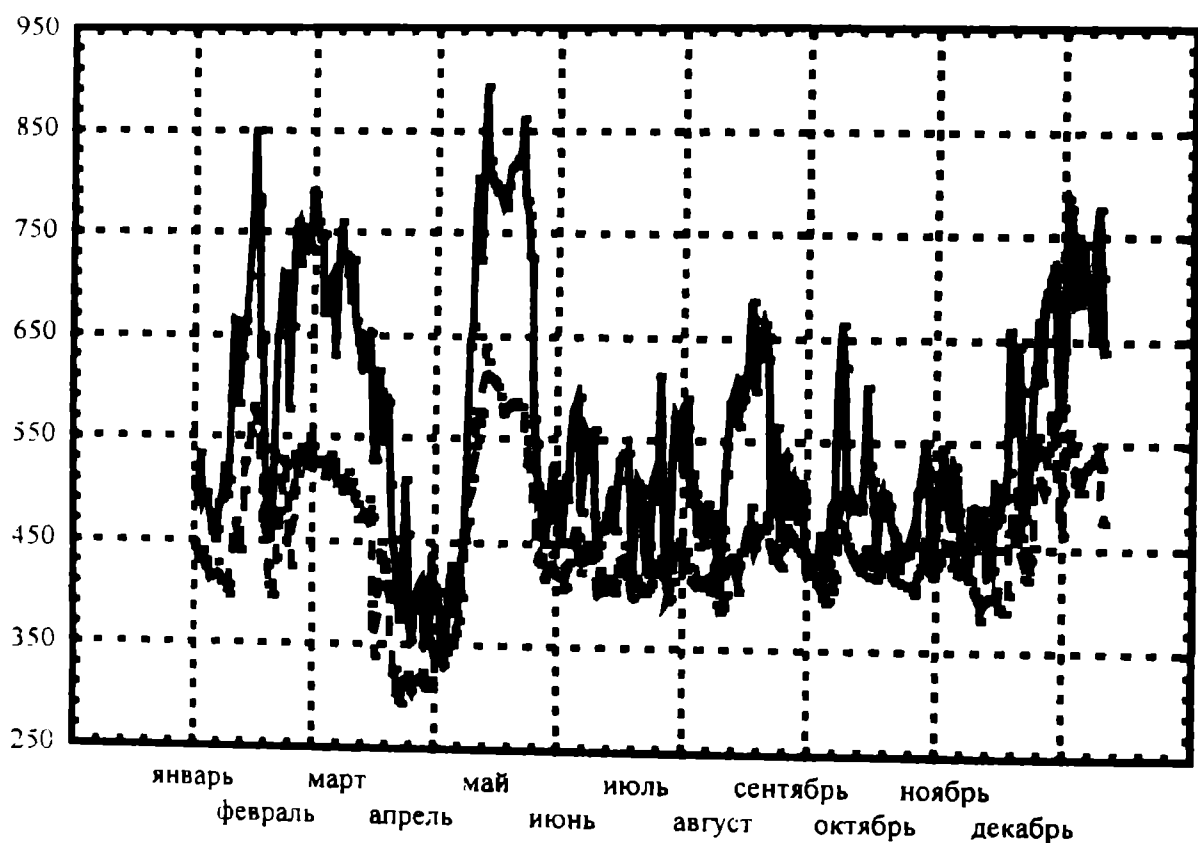
**Среднемесячные многолетние уровни (м БС) Рыбинского  
и Горьковского водохранилищ**

Месяц	Рыбинское водохранилище, 1947-1993 гг.	Горьковское водохранилище, 1957-1990 гг.	
		речная часть	озеро-видная часть
Январь	99.33	83.60	83.95
Февраль	98.83	83.17	83.83
Март	98.51	82.46	82.97
Апрель	99.31	82.71	83.80
Май	101.25	83.95	84.38
Июнь	101.50	83.97	84.15
Июль	101.28	83.95	84.15
Август	100.94	83.96	84.14
Сентябрь	100.58	83.96	84.13
Октябрь	100.27	83.98	84.16
Ноябрь	100.16	83.97	84.20
Декабрь	99.88	83.89	84.18

При глубокой зимней сработке и сравнительно небольшом объеме весеннего половодья уровень к концу наполнения может быть значительно ниже НПУ. В годы, по водности близкие к многоводным, снижение уровня в летне-осенний период составляет 0.24-0.59 м, а в средние по водности и маловодные годы может достигать 1.5 м. При этом колебания его средних величин редко превышает 5 см/сут. С началом зимнего периода интенсивность понижения уровня водохранилища увеличивается. По данным 1947-1991 гг. величина зимней сработки колебалась от 0.19 до 3.84 м и составляла в среднем 2.13 м. Вследствие мелководности водохранилища с колебаниями уровня тесно связаны изменения его площади и объема (см. табл. 1.4).

Горьковское водохранилище характеризуется разным ходом уровня на отдельных участках, что связано с его большой протяженностью и морфометрическими особенностями. Определяющее влияние на уровеньный режим верхней русловой части оказывает Рыбинский гидроузел. Амплитуда колебаний уровня в течение года составляет более 6 м у г. Рыбинска и снижается до 2.6 м у г. Костромы (см. табл. 1.4). При зимней и

предвесенней сработке водохранилища отмечается максимальная амплитуда, которая существенно уменьшается в летне-осенний период при отметке, близкой к НПУ. Внутрисуточный ход уровня обусловлен волной ппуска, которая возникает при резком изменении расхода воды через Рыбинскую ГЭС и «распластывается» по мере распространения вниз по речному участку. При этом у г. Рыбинска суточные колебания могут достигать 2 м, у Ярославля и Костромы они, как правило, снижаются до 60 и 20 см. Из-за значительного сокращения объема сбросов через Рыбинский гидроузел в воскресные и праздничные дни уровень верхнего участка имеет четко выраженный недельных ход (рис. 1.3). Наряду с колебаниями, связанными с изменением запасов воды, в водохранилищах наблюдаются сгонно-нагонные денивелиации уровня, которые, в зависимости от скорости и направления ветра, могут достигать 1 м.



**Рис. 1.3. Изменения среднесуточных уровней в речной части Горьковского водохранилища у городов Рыбинска (сплошная линия) и Ярославля (пунктир) в 1986 г.**

Средняя продолжительность безледного периода на Рыбинском водохранилище составляет 210 дней. Раннее вскрытие происходит 18-29 апреля, позднее 30 апреля - 8 мая; средняя многолетняя дата начала ледостава в Главном плесе 20 ноября, ранняя - 8 ноября, поздняя - 3 декабря. В русловой части Горьковского водохранилища средняя продолжительность ледостава составляет 125-135 суток. По многолетним данным раннее на-

чало ледостава отмечается 11 ноября, средняя дата - 26 ноября; очищение ото льда происходит 15-19 апреля. В озеровидной части ледовый период длится 147-155 суток, достигая 170 суток в суровые зимы, при средних многолетних датах замерзания и вскрытия 22 ноября и 28-30 апреля.

После полного очищения ото льда (в Рыбинском водохранилище обычно в первой половине мая) начинается интенсивный прогрев водной массы. Ранней весной разность температур у кромки льда и на свободных участках акватории может достигать 10 °С. Наиболее теплые воды половодья заполняют речные плесы, тогда как Главный плес занят холодными зимними водами. Во фронтальных зонах при смешении теплых вод половодья с холодными зимними горизонтальные градиенты температуры достигают 1-9 °С на 1 км. В процессе прогрева водохранилища возникает термическое расслоение водной толщи, которое отчетливо прослеживается по всему водоему при относительно тихой погоде. В Главном плесе разность между температурами воды на поверхности и у дна может достигать 10-15 °С. В речных плесах, как правило, наблюдается более плавное понижение температуры от поверхности до дна, что обусловлено вертикальным турбулентным обменом за счет стоковых течений. Наиболее резкое температурное расслоение обычно наблюдается с середины мая до середины июня. В летний период температура колеблется от 20 до 23 °С в верхнем двухметровом слое и от 18 до 22 °С в придонных слоях. Максимальный прогрев отмечается в речных участках вблизи мелководий с конца июня до первой половины августа. Анализ распределения температуры в поверхностном слое в весенне-летний период выявляет широкий спектр макро- и мезомасштабных неоднородностей, размеры которых изменяются от 2 до 11 км в меридианальном направлении и от 1.5 до 3.5 км по параллели. Градиенты температуры в этих неоднородностях составляют 0.3-1.0 °С на 1 км, достигая (как и во фронтальных зонах) 2 °С на 1 км (Литвинов, 1985). Во второй половине августа начинается интенсивное охлаждение водохранилища при среднем снижении температуры на поверхности 0.2 °С (в отдельных случаях до 0.5 °С) за сутки. Перед ледоставом характер распределения температуры, которая в Главном и Волжском плесах на 1-2.5 °С выше, чем на остальных участках, определяется гидрометеорологическими условиями. Зимой наиболее низкая температура воды (0.1-0.5 °С) наблюдается в речных плесах, в Главном плесе она сильно колеблется по годам и в придонных горизонтах к концу зимы может превышать 4 °С (Буторин и др., 1982а).

Горьковское водохранилище характеризуется довольно однородной температурой воды на русловом участке и ее значительной пестротой в озеровидном. Как и в Рыбинском водохранилище, наибольшие горизонтальные температурные различия наблюдаются весной. В начале интен-

сивного прогрева (III декада апреля - II декада мая) за счет сброса холодных вод из Рыбинского водохранилища температура воды в речной части значительно (в отдельные годы до 8 °С) ниже, чем в озеровидной, куда поступают более прогретые воды половодья рек Немды, Унжи и Елнать. В конце мая - начале июня в озеровидной части отмечается термическое расслоение с разницей температуры между поверхностью и дном до 4-8 °С. Максимальные средние месячные температуры поверхностного слоя воды наблюдаются в июле-августе и составляют 19.1-19.7 °С и 19.4-19.5 °С в речной и озерной частях соответственно. С середины августа начинается выхолаживание водной массы, которое наиболее интенсивно происходит в сентябре и октябре, когда (как и в Рыбинском водохранилище) температура понижается на 5.5 и 6.8 °С за месяц. В зависимости от гидрометеорологических условий года амплитуда колебаний средней месячной температуры поверхностного слоя и водной массы может составлять до 5 и 4 °С соответственно (Литвинов, Рощупко, 1993).

В водохранилищах существуют две генетически различающиеся разновидности вод - речные и воды собственно водохранилища, границы раздела между которыми представляют собой зоны трансформации речных вод (Буторин, 1969). В Рыбинском водохранилище выделяются водные массы рек Волги, Мологи, Шексны и центральной части. В Горьковском водохранилище различают водные массы р. Волги, поступающие из Рыбинского водохранилища, р. Унжи, р. Немды, и собственно Горьковского водохранилища (Эдельштейн, 1965). Водные массы занимают вполне определенные участки водоемов, но границы их расположения могут существенно изменяться по сезонам в зависимости от водности года. В Рыбинском водохранилище весной вся южная часть заполнена волжской водной массой, глубоко вклинивающейся в воды Главного плеса. В западной части вдоль затопленного русла р. Мологи располагается Моложская; а в северной - Шекснинская водная масса. Большая часть водоема занята водной массой Главного плеса, представляющей собой трансформированные осенне-зимние речные воды. В приустьевых участках крупных рек иногда прослеживаются местные воды. Акватории, занимаемые речными водами, значительно сокращаются летом за счет уменьшения объема стока основных рек. Исключение составляет Шекснинская водная масса, занимающая в летние месяцы большую площадь, чем весной. Несмотря на большую гидродинамическую активность в летне-осенний период, полного смешения разных водных масс не происходит, но наблюдается дальнейшее сокращение площадей, занимаемых речными водами. Зимой при возрастающей сработке водохранилища, которая происходит в основном за счет вод Главного плеса, площади, занятые речными водными массами, вновь увеличиваются.

В Горьковском водохранилище так же, как и в Рыбинском, весной приустьевые участки крупных притоков заполнены водными массами соответствующих рек. Речной участок занимает относительно холодная и высокоминерализованная водная масса р. Волги. С выходом в озеровидную часть волжские воды соприкасаются с водами рек Немды и Унжи. Слабоминерализованные воды р. Немды занимают северную часть Юрье-вского расширения, распространяясь к югу вдоль бровки русла Волги; воды р. Унжи занимают северо-восточную часть и распространяются к югу вдоль восточного берега. Большую часть расширения занимают холодные трансформированные зимние воды р. Волги. Летом все воды, связанные своим происхождением с весенним половодьем на реках, полностью трансформируются, и всю озерную часть занимает однородная водная масса собственно водохранилища. Осенью, как и в другие сезоны, вся речная часть заполнена волжскими водами, в озеровидной они расположены в северо-западной части и граничат с водами рек Немды и Унжи. Большую часть расширения занимает собственно водная масса водохранилища. В зимний период почти все водохранилище заполнено водной массой р. Волги.

Показатели водных масс волжских водохранилищ (электропроводность, прозрачность, цветность, температура воды) меняются в широком диапазоне в зависимости от водности года и сезона. Пределы колебаний основного из них - электропроводности - в Рыбинском водохранилище составляют: 109-440 мк Сим/см в волжских водах, 88-325 мк Сим/см в моложских, 84-275 мк Сим/см в шекснинских и 136-284 мк Сим/см в водах Главного плеса. В Горьковском электропроводность составляет 130-240 мк Сим/см в волжской водной массе, 50-350 мк Сим/см в р. Унже, 30-210 мк Сим/см в р. Немде и 80-180 мк Сим/см в водах собственно водохранилища (Буторин, 1969)

Отличительными особенностями речных водных масс весной являются минимальные значения электропроводности и прозрачности, а также повышенные цветность и температура. Во время половодья и далее от лета к осени электропроводность постепенно возрастает, достигая максимальных значений зимой, цветность понижается, а прозрачность увеличивается. Воды собственно водохранилищ характеризуются максимальными значениями электропроводности и прозрачности при минимальной цветности и температуре весной и самыми низкими значениями электропроводности в осенний период при некотором увеличении цветности. Величины прозрачности в большинстве случаев зависят от ветровой активности (Буторин, 1969).

Интенсивность трансформации и динамики водных масс во многом определяется общей циркуляцией вод. На речных участках Рыбинского

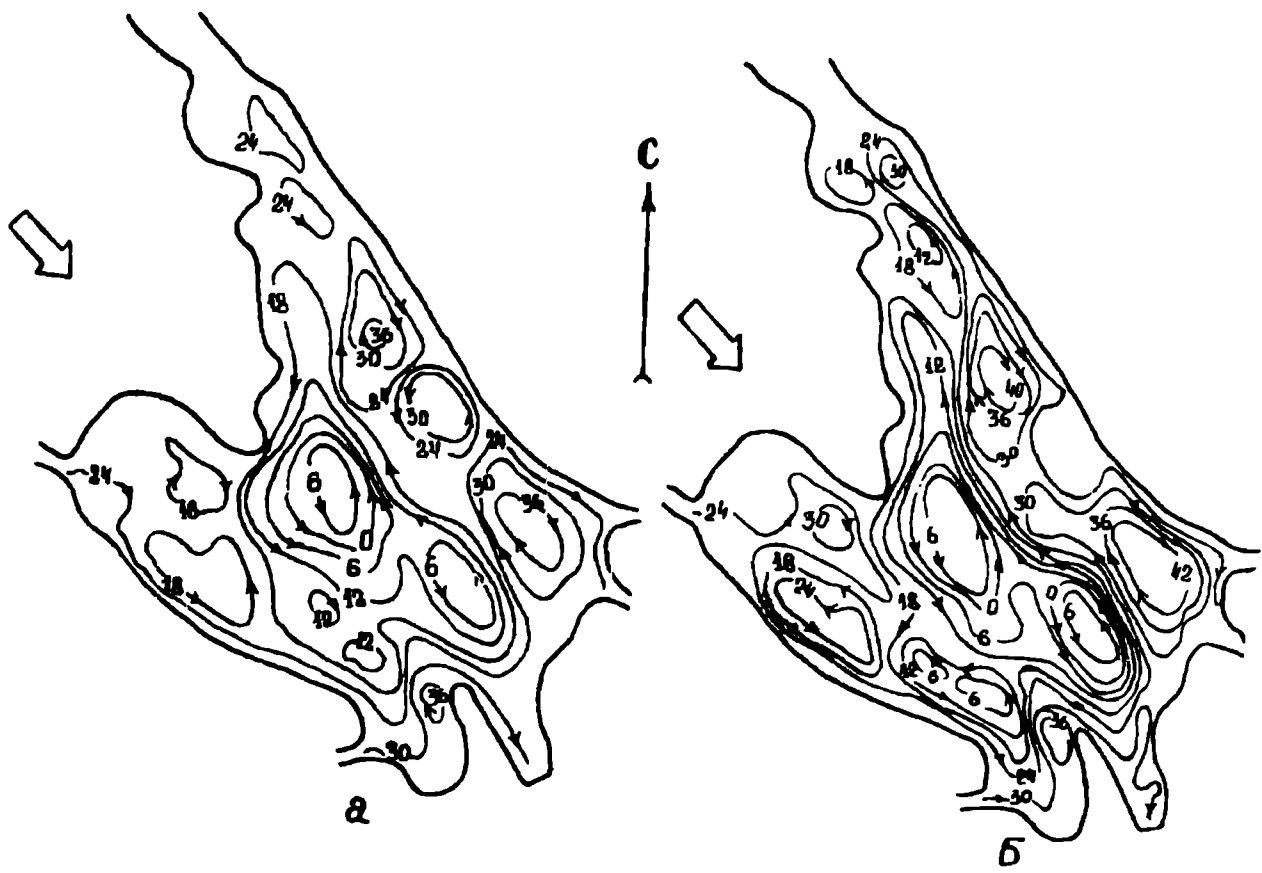
водохранилища преобладающими являются стоковые течения, которые обусловлены поступлением вод из Угличского и Шекснинского водохранилищ, стоком р. Мологи и сбросом вод через сооружения Рыбинского гидроузла. Каждый из основных притоков образует своеобразный поток, режим которого определяется сезонными изменениями стока, степенью и характером зарегулированности реки, а также водностью года. Наиболее мощным является поток волжских вод. Режим стоковых течений существенно зависит от внутримесячной и суточной неравномерности поступления через гидротехнические сооружения. Наиболее отчетливо они выражены зимой, когда водная поверхность изолирована от действия ветра (Литвинов, 1977).

В безледный период на всей акватории Главного плеса преобладает ветровая циркуляция вод, которая может быть представлена четырьмя типами. Первый из них характеризуется двумя антициклоническими круговоротами, расположенными в западной и северо-восточной частях водоема, а также обширным циклоническим круговоротом, вытянутым вдоль продольной оси водохранилища и занимающим его центральную и южную части. Второй тип характеризуется антициклоническим круговоротом, занимающим центральную, южную и северную части водоема, при этом циклонические вихри располагаются в его западном и северо-восточном секторах. Третий и четвертый типы циркуляции характеризуются обширным циклоническим или антициклоническим круговоротом, охватывающим практически всю центральную часть водохранилища, и локальными вихрями в его северной части. В качестве примера на рис. 1.4 приведены схемы интегральной циркуляции вод в летний период при преобладающем северо-западном умеренном, а также штормовом ветре того же направления.

Как показывают расчеты и наблюдения, по ветру перемещается верхний 2–3-метровый слой воды. Ниже этого слоя течение обычно направлено или под большим углом к ветру (в результате взаимодействия с остаточными течениями, вызванными предыдущими ветрами), или в сторону, противоположную ветру (Буторин и др., 19826).

В Горьковском водохранилище на участке от Рыбинска до Костромы скорости течения определяются расходами воды через Рыбинскую ГЭС и уровнем наполнения водохранилища. В связи с неустановившимся режимом движения на этом участке резко выражены и суточные колебания скорости течения. В районе г. Рыбинска при расходах воды от 300 до 1700 м<sup>3</sup>/с скорости течения составляют 0.25–0.55 м/с и возрастают до 0.85–1.10 м/с с увеличением расходов до 3300 м<sup>3</sup>/с; у г. Ярославля при тех же расходах скорости течения изменяются от 0.20 до 0.65 м/с. Обычный двухпиковый режим изменения скоростей течения нарушается в выход-

ные дни, когда снижается объем сбросов через Рыбинский гидроузел. При этом уровень у г. Костромы может быть на 10-22 см выше, чем у г. Тутаева (табл. 1.5), что приводит к возникновению обратных уклонов водной поверхности. Подобная ситуация возникает почти каждый раз, когда среднесуточные сбросы уменьшаются с 800-1100 до 20-100 м<sup>3</sup>/с. В такие периоды на данном участке возникают «обратные» течения (Литвинов, 1999).



**Рис. 1.4. Схема интегральной циркуляции вод (изолинии функции полных потоков  $\phi$ ) в Рыбинском водохранилище в весенний период для скорости ветра 6 м/с (а) и 10 м/с (б) при направлении 315° (среднесуточный расход воды через Угличскую ГЭС 800 м<sup>3</sup>/с, Шекснинскую ГЭС 400 м<sup>3</sup>/с, Рыбинскую ГЭС 550 м<sup>3</sup>/с, боковая приточность 1937 м<sup>3</sup>/с, уровень 101.44 м БС)**

Режим течений на участке между г. Кострома и озеровидным расширением определяется работой Рыбинского и Горьковского гидроузлов, причем вниз по течению влияние первого ослабевает, а второго усиливается. У г. Кинешмы средние по поперечному сечению скорости течения при расходах от 750 до 3800 м<sup>3</sup>/с изменяются от 0.06 до 0.45 м/с, а максимальные могут достигать 0.60-0.70 м/с (Гидрометеорологический режим..., 1975).

**Изменение уровня  $\Delta H$  (см) на водомерных постах в речной части  
Горьковского водохранилища**

Пост	1985 г.				1986 г.			
	11 VIII	29 IX	3 X	7 X	15 VI	5 VII	6 VII	2 VIII
Тутаев	382	419	411	387	400	403	392	389
$\Delta H$	-3	-1	-12	-9	-1	-4	-16	-5
Ярославль	385	420	423	396	411	407	408	394
$\Delta H$	-11	-9	-10	0	-1	-11	-3	-5
Кострома	396	429	433	396	412	418	411	399

В озеровидной части скорость стоковых течений зимой зависит от расхода воды через Горьковскую ГЭС и изменяется в затопленном русле р. Волги у г. Юрьевца от 0.10 до 0.40 м/с при среднесуточных расходах 1600 и 4000 м<sup>3</sup>/с. В летне-осенний период при среднесуточных расходах 800–1400 м<sup>3</sup>/с скорости стокового течения снижаются до 0.10–0.20 м/с, и активное развитие получают ветровые течения. При преобладающих ветрах юго-западного направления со скоростью около 10 м/с в пределах затопленной поймы могут возникать локальные циркуляционные зоны (рис. 1.5). Средние по акватории скорости суммарного течения на поверхности изменяются от 0.04 до 0.19 м/с, а максимальные на отдельных участках могут достигать 0.40 м/с.

Вследствие частого ветрового перемешивания воды Рыбинского водохранилища отличаются повышенным содержанием взвешенного вещества (ВВ) терригенной природы (Зиминова, 1966). Источниками его поступления служат взвешенные наносы рек, размыв торфяных сплавин, берегов и дна. Роль биотической компоненты, к которой относятся животные и растительные организмы планктона и бентоса, невелика. Доля фитопланктона в общем содержании взвешенного органического вещества не превышает 10–20 % (Ларионов, Скопинцев, 1980), однако это количество может увеличиваться в придонных слоях речных плесов весной, а также в поверхностных слоях в периоды массового развития фитопланктона. Весной в речных плесах наблюдается максимальное количество взвесей, достигающее 95 мг/л в Волжском, 20 мг/л в Моложском и 10 мг/л в Шекснинском; в Главном плесе оно зависит от степени проникновения речных вод. Летом среднее содержание ВВ составляет 5–7 мг/л в речных плесах при общей тенденции постепенного увеличения к началу осени, и



2-4 мг/л в центральной части Главного плеса. К концу лета в результате массового развития фитопланктона и усиления ветровой активности оно может увеличиваться до 6-8 мг/л. Минимальное содержание и относительно однородное распределение ВВ по всей акватории водохранилища отмечается зимой. После наступления ледостава в Главном плесе оно уменьшается от 2-3 до 1-2 мг/л. Распределение взвесей по глубине в большинстве случаев равномерное.

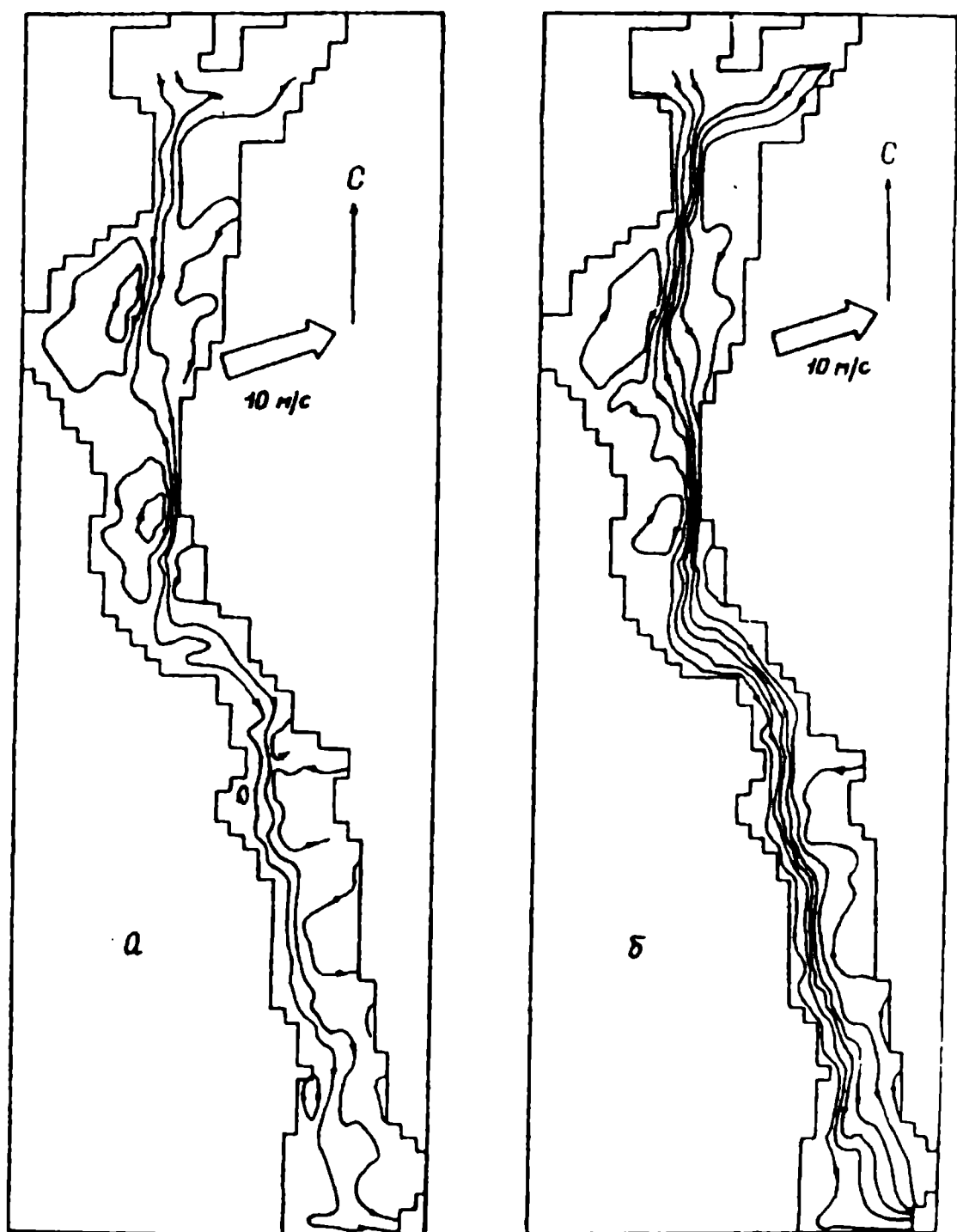


Рис. 1.5. Схема интегральной циркуляции вод (изолинии функции полных потоков  $\phi$ ) в озеровидной части Горьковского водохранилища при расходе через горьковский гидроузел  $1300 \text{ м}^3/\text{с}$  (а) и  $2800 \text{ м}^3/\text{с}$  (б) для скорости и направления ветра  $10 \text{ м/с}$  и  $250^\circ$  соответственно

После создания Горьковского водохранилища сезонный ход ВВ в его речной части не изменился, но в летне-осенний период их содержание уменьшилось примерно в 2 раза и составляет 5-10 мг/л, а зимой - 7-23 мг/л. В приплотинном расширении количество ВВ в половодье возрастает до 20-30 мг/л с максимумом близи устья притоков, в летне-осенний период оно изменяется от 2 до 25 мг/л. В пределах расширения отчетливо прослеживается уменьшение количества ВВ от 8-12 мг/л у г. Юрьевца до 4-8 мг/л по мере продвижения к плотине (Гидрологический режим..., 1975). По ширине водохранилища при слабом волнении ВВ распределены равномерно, определенных закономерностей в их распределении по глубине не выявлено. Большая часть ВВ, поступающего в водохранилище и образующегося в нем, аккумулируется на дне и формирует вторичные донные отложения, которые являются составной частью грунтового комплекса. Кроме вторичных донных отложений грунтовой комплекс включает первичные грунты, представляющие собой сохранившиеся после затопления незаиленные почвы, и трансформированные грунты - почвы, подвергшиеся существенным изменениям в условиях затопления.

Состав грунтов в различных частях водохранилищ неоднороден. В речных плесах Рыбинского водохранилища преобладают пески разной крупности, в нижних участках плесов получают развитие песчанистые серые и серые илы аллювиального происхождения. В Главном плесе на глубинах 0-4 м находятся пески, 4-6 м - пылеватый песок и серый песчанистый ил, 6-10 м - серый песчанистый ил, глубже 10 м - серый, переходный и торфянистый илы (Зиминова, Законнов, 1982). В Горьковском водохранилище до г. Костромы стрежневая часть затопленного русла Волги занята речными незаиленными песками. Ниже Костромы появляется тонкий слой серого ила, мощность которого не превышает 1-2 см. Склоны русла и пойму с глубинами 6-12 м занимает заиленный песок, а в нижней части участка - серый и серый песчанистый илы с толщиной слоя от 1 до 62 см. В Костромском расширении размытые почвы и песчанистые отложения занимают около 80 % площади дна. Илистые отложения приурочены к максимальным глубинам. В озеровидном расширении верхняя граница зоны аккумуляции смещается до глубины 7-9 м, выше нее преобладают размытые почвы. Средняя мощность илистых отложений в стрежневой части русла составляет 13-20 см. Отличительной особенностью грунтового комплекса приплотинной части является наличие отложений бурого ила, образованного в результате интенсивного размыва коренного берега водохранилища, сложенного глинисто-мергелистыми породами.

Средняя для Горьковского водохранилища годовая скорость осадконакопления составляет 0.24 см с колебаниями от 0.11 до 0.47 см. Наличие размытых почв и песчанистых отложений, занимающих 60 % площа-

ди дна, свидетельствует о большой гидродинамической активности водных масс (Законнов, Зиминова, 1984).

Бассейны водохранилищ имеют хорошо развитую речную сеть. Наиболее крупные притоки Рыбинского водохранилища - Волга, Молога, Шексна и Суда (площадь их водосбора составляет 75 % общей площади бассейна), Горьковского - Унжа, Кострома, Которосль, Немда, Нея (78 % площади бассейна). Общее количество рек длиной более 10 км, впадающих непосредственно в Рыбинское водохранилище, равно 64, средние и малые реки дают 1/3 общего объема притока. Реки северной части бассейна (Шексна и Молога) находятся в зоне избыточного увлажнения, а южной (бассейн Верхней Волги) - в теплой области достаточного увлажнения.

Речная сеть бассейна Горьковского водохранилища в орографическом отношении разделена на три основные группы: реки Костромской низины, реки Унженской низины и реки Волжско-Клязминского водораздела. Водосборы рек Унжи и Костромы расположены в зоне избыточного увлажнения и отличаются наибольшей густотой речной сети. Правобережная часть бассейна имеет слаборазвитую речную сеть. Боковая приточность составляет 37 % годового притока в водохранилище.

Бассейны рек сильно отличаются по степени заболоченности, заливенности, почвенному покрову и хозяйственной освоенности (табл. 1.6).

Таблица 1.6

**Характеристика притоков Рыбинского и Горьковского водохранилища**  
(приводится по: Савина, 1973; Рохмистров, 1969;  
Гидрометеорологический режим ..., 1975)

Река, пост	Площадь водосбора, км <sup>2</sup> *	Длина, км	Озерность, %	Лесистость, %	Заболоченность, %
<b>Рыбинское водохранилище</b>					
Чагодоша, с. Мегрино	<u>9680</u> 7330	242	3	72	26
Суда, д. Куракино	<u>5255</u> 4950	184	3	70-80	25-30
Сить, д. Игнатово	<u>1900</u> 1760	159	0.03	35	5
Корожечня, д. Сумы	<u>1690</u> 1550	147	0.03	28	2
Согожа, д. Родионка	<u>2900</u> 814	129	-	68	0.4

Река, пост	Площадь водосбора, км <sup>2</sup> *	Длина, км	Озерность, %	Лесистость, %	Заболоченность, %
Сутка, д. Речково	<u>609</u> 391	81	-	41	0.1
Латка	15	35	0.03	40	-
Ухра, д. Панино	<u>1590</u> 396	135	-	56	1.2
Ягорба, д. Мостовая	<u>458</u> 374	53	0.03	61	1.2
Горьковское водохранилище					
Черемуха, д. Дмитриевка	<u>661</u> 455	73	0.01	58	6
Ить, д. Нестерово	<u>718</u> 702	68	0.02	50	4.6
Которосль, г. Гаврилов Ям	<u>6370</u> 4980	125	1.05	41	2.0
Солоница, д. Бортниково	<u>1470</u> 739	138	0.9	36	0.0
Соть, д. Верхний Жар	<u>1460</u> 683	-	< 1	65	< 1
Кострома, г. Буй	<u>16000</u> 8870	354	0.82	75	2
Мера, д. Малоберезово	<u>2380</u> 820	-	3	70	0
Желвата, пос. Красногорье	<u>477</u> 433	-	0	85	10
Унжа, г. Макарьев	<u>27800</u> 18500	426	< 1	80	2
Немда, с. Селище	<u>4750</u> 3810	170	< 1	70	2
Нея, д. Буслаево	<u>6060</u> 5760	241	-	-	-
Шача, г. Приволжск	<u>631</u> 601	-	< 1	32	3

\* - над чертой - общая, под чертой - до гидрометрического створа.

Величина среднего годового модуля стока изменяется в пределах 5-9 л/(с·км<sup>2</sup>). Наибольшие модули стока приходятся на северную и вос-

точную части бассейна, наименьшие - на южную. В отдельные годы модуль стока может существенно отклоняться от среднееголетних значений (пределы колебаний для р.Сутки - 1.5-10.8, для р.Унжи - 4.4-16.8 л/(с км<sup>2</sup>)). Высота слоя стока рек уменьшается с севера на юг от 290 (р. Ягорба) до 190-200 мм (рр. Которосль, Сутка). По характеру водного режима реки относятся к восточно-европейскому типу. Основная роль принадлежит снеговому питанию. Водный режим рек в целом характеризуется следующими чертами: весенним ярко выраженным половодьем, летней относительно низкой меженью, прерываемой иногда паводками, осенним паводком и зимней меженью, более низкой по сравнению с летней. На весну приходится 60-70 % годового стока, на лето 10-15, на осень 10-20 и на зиму 5-10 %. Следует отметить, что для рек бассейна Рыбинского водохранилища, где высокие показатели заболоченности и лесистости, доля весеннего стока ниже - 45-55 %. Характерной особенностью режима рек являются осенние паводки, причем в отдельные годы они могут достигать размеров среднего весеннего половодья.

### ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ<sup>1</sup>

Расположение водосбора Верхней Волги в лесной зоне обуславливает общность ряда химических показателей поверхностного стока, формирующего химические свойства воды Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Дальнейшая трансформация химического состава воды в водохранилищах зависит от многих абиотических факторов, к основным из которых относятся особенности морфометрии, гидрологического режима и влияние источников загрязнения, расположенных на береговой полосе.

Избыточная увлажненность верхних слоев почвогрунтов лесной зоны приводит к вымыванию большого количества органических веществ и незначительному выносу неорганических соединений из хорошо промытого слоя почвы. В результате поверхностный сток характеризуется высоким содержанием водного гумуса, повышенной цветностью и низкими концентрациями солей, в том числе минеральных соединений азота и фосфора. Все это свойственно поверхностному стоку с дерново-подзолистых почв с выраженными признаками заболоченности и, в частности, характерно для водосборов северных рек, к числу которых относятся левобережные притоки Волги, дающие существенный вклад в водный баланс Рыбинского и Горьковского водохранилищ (табл. 2.1). Содержание химических составляющих поверхностного стока заметно изменяется по годам и зависит от водности года, ее внутрисезонного распределения и степени освоения площади водосбора.

В целом степень освоения территории водосбора Верхней Волги относительно невелика, лишь 24 % площади (около 5.5 тыс. га) занято сельскохозяйственными угодьями. Плотность населения, сосредоточенного в крупных городах береговой полосы водохранилищ, здесь составляет 4-7 чел./км<sup>2</sup> (Лукияненко и др. 1994). Наиболее освоен в сельскохозяйственном отношении водосбор Волги, сток которого питает Волжский плес Рыбинского водохранилища. Высокая освоенность способствует развитию эрозионных процессов и увеличению выноса взвешенных и растворенных веществ. В отличие от весеннего стока северных рек, в волжских водах весной повышается содержание всех компонентов солевого состава (сумма солей составляет 175–200 мг/л), снижается концентрация органического вещества, содержание общего азота достигает 2.1 мг/л, общего фосфора - 0.1 мг/л.

---

<sup>1</sup> Глава написана Л.А. Былинкиной

**Химический состав весеннего стока притоков  
Рыбинского и Горьковского водохранилищ**  
(приводится по: Бикбулатов, Бикбулатова, 1993; Разгулин, 1985)

Ингредиенты	Рыбинское водохранилище		Горьковское водохранилище	
	р. Суда	р. Чагодоща	р. Унжа	р. Немда
Солевой состав, мг/л				
$\text{Ca}^{2+}$	12.6	12.4	9.2	6.9
$\text{Mg}^{2+}$	3.3	3.4	2.3	3.2
$\text{Na}^+$	0.7	0.5	2.0	1.9
$\text{K}^+$	0.5	0.3	0.9	1.0
$\text{NH}_4^+$	0.08	0.09	0.08	0.06
$\text{HCO}_3^-$	42.7	42.7	29.6	29.6
$\text{Cl}^-$	1.2	0.9	1.7	2.6
$\text{SO}_4^{2-}$	10.1	11.0	7.9	11.0
$\text{NO}_3^-$	0.67	0.52	0.13	0.41
Сумма ионов	71.5	71.8	53.8	56.7
Азот, мг/л				
$\text{NH}_4^+$	0.07	0.08	0.07	0.06
$\text{NO}_2^-$	0.003	0.003	0.006	0.005
$\text{NO}_3^-$	0.15	0.12	0.03	0.09
$\text{N}_{\text{общ}}$	1.0	0.90	0.79	0.83
Фосфор, мг/л				
$\text{PO}_4^{3-}$	0.012	0.015	0.019	0.013
$\text{P}_{\text{общ}}$	0.045	0.055	0.079	0.083
Кремний, мг/л	2.6	3.7	2.1	2.6
Железо, мг/л	0.91	1.12	1.60	1.08
Цветность, град.	170	170	95	87
ХПК, мг/л	43	40	35	32
БПК <sub>5</sub> , мг/л	1.23	1.22	2.62	1.72

Мелководность и большая площадь водного зеркала Рыбинского водохранилища и озеровидного плеса Горьковского способствуют размыву берегов и взмучиванию донных отложений при ветровом волнении. В результате в период открытой воды прозрачность в среднем не превышает 150 см по диску Секки при незначительном изменении ее значений. Максимальные величины наблюдаются в кратковременные периоды стагнации: в Главном плесе Рыбинского водохранилища до 220 см, в Волжском до 200 см, в Моложском и Шекснинском до 150 см при содержании взвешенных веществ 1.8–4.4 мг/л. Сравнительно низкая прозрачность воды верхневолжских водохранилищ, обусловленная в основном терригенной взвесью и в меньшей степени фитопланктоном, является характерным признаком, отличающим их от крупных глубоководных озер и водохранилищ.

Высокое содержание органического вещества (ОВ) гумусового происхождения в водных массах определяется в основном природными свойствами водосбора. Межгодовые и сезонные изменения цветности и химического потребления кислорода (ХПК) зависят от водности года и гидрологических характеристик водохранилищ.

Ход сезонных изменений содержания ОВ в плесах Рыбинского водохранилища различен. Влияние замедленного водообмена на качество воды отчетливо проявляется в основной водной массе водоема - Главном плесе. Присутствующие здесь весной зимние малоцветные воды постепенно смешиваются с весенними, для которых характерно повышенное содержание гумусовых веществ, поступающих из речных плесов. Летом в период максимального прогрева воды увеличивается содержание легкоусвояемого ОВ автохтонного происхождения, тогда как цветность снижается. Распад аллохтонного ОВ происходит под воздействием ультрафиолета, микробиальных процессов и седиментации. По многолетним данным среднее значение цветности в Главном плесе составляет 50 градусов, такая же величина наблюдалась и в августе 1997 г. (табл. 2.2).

Для мелководного малого по объему Моложского плеса, источником водного питания которого служит незарегулированный сток р. Мологи, характерна широкая амплитуда колебаний цветности и содержания ОВ. Летом преобладает автохтонная органика, обусловленная высокой первичной продукцией фитопланктона. В Волжском плесе, который относится к наиболее проточным участкам водохранилища, содержание ОВ существенно зависит от водности года. В многоводный год здесь присутствуют весенние трансформированные волжские воды с относительно высокой цветностью и окисляемостью. В летне-осенний период показатели содержания ОВ близки к таковым в расположенном выше Угличском водохранилище, в котором аллохтонное ОВ существенно преобладает над



автохтонным. Шекснинский плес по содержанию гумусовой органики заметно отличается от Волжского, хотя питающий его сток р. Шексны также зарегулирован. Более высокая цветность и окисляемость в нем обусловлены поступлением вод крупного притока р. Суды, водосбор которого отличается высокой лесистостью (более 70 %) и заболоченностью.

Таблица 2.2

**Показатели содержания органического вещества в воде водохранилищ в августе 1997 г.**

Водохранилище, плес, участок	Число проб	Цветность, град	ХПК, мг О/л	Углеводы, мг/л
Рыбинское:				
Волжский	4	<u>50-53</u> 51	<u>23.2-28.2</u> 26.4	<u>0.06-0.08</u> 0.07
Главный	12	<u>40-60</u> 49	<u>22.6-28.2</u> 24.7	<u>0.05-0.11</u> 0.07
Шекснинский	4	<u>50-70</u> 63	<u>27.2-33.7</u> 29.6	<u>0.05-0.08</u> 0.07
Моложский	2	80*	<u>26.3-35.5</u> 30.9	<u>0.06-0.07</u> 0.07
Горьковское:				
речной от г. Рыбинска до г. Юрьевца	9	<u>45-50</u> 47	<u>21.3-26.3</u> 24.0	<u>0.06-0.11</u> 0.08

*Примечание:* Таблицы 2.2-2.9 составлены по материалам лаб. гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН. Здесь и в таблицах 2.3-2.5, 2.7: над чертой пределы, под чертой среднее; звездочкой отмечены одинаковые значения для всех станций.

Особенности гидрологического режима Горьковского водохранилища (см. гл. 1) обуславливают неоднородность химического состава водных масс речной и озеровидной части. Различия наиболее отчетливо проявляются весной, когда в озеровидный плес поступают обогащенные гумусовым ОВ окрашенные воды незарегулированных притоков с верхними пределами цветности и ХПК 95 градусов и 64.5 мг О/л. Речной участок в это время принимает отстойные зимние воды Рыбинского водохранилища с относительно малой (около 40 градусов) цветностью и содержанием ОВ 20.1 мг О/л.

Общность условий водного питания определяет однородность солевого состава водохранилищ Верхней Волги. Карбонаты кальция со-

составляют около 70 %-экв., сумма растворенных солей в период открытой воды не превышает 300 мг/л.

Внутрисезонные изменения суммы ионов в плесах Рыбинского водохранилища различны. В наибольшей степени они выражены в Моложском плесе, что обусловлено поступлением незарегулированного стока р. Мологи. Содержание всех компонентов солевого состава увеличивается от весны к зиме по мере возрастания роли грунтового питания. В центральной части Главного плеса амплитуда концентраций основных ионов минимальна. Весной здесь сохраняются зимние воды, отличающиеся повышенной минерализацией, незначительное снижение которой происходит только при постепенном смешении с весенними водами речных плесов. Районы, находящиеся под непосредственным влиянием последних, заметно отличаются от центральной части по составу ионов и их суммы. Эти различия наглядно подтверждаются данными, представленными в таблице 2.3.

Водам Шекснинского плеса свойственно высокое содержание сульфатов. Оно обусловлено сочетанием природных свойств водосбора (повышенным сульфатным фоном за счет гипса почвообразующих пород) с возросшим в последние годы сбросом сульфат-иона предприятиями г. Череповца - основного источника загрязнения Рыбинского водохранилища, расположенного в верхней части плеса. В начале 90-х годов со сточными водами в водохранилище поступало около 15 тыс. т сульфатов в год. С учетом среднего многолетнего годового стока р. Шексны ниже впадения р. Суды (7400 млн. м<sup>3</sup>) прибавка сульфатов составляла 2.3 мг/л. Повышенное содержание сульфатов отмечается на всем протяжении затопленного русла Шексны в Главном плесе, при этом по мере продвижения от границы Шекснинского плеса к верхнему бьефу Рыбинской ГЭС концентрация сульфат-иона постепенно снижается. Вдоль затопленного русла Мологи содержание сульфатов в 4 раза ниже, а содержание карбонатов кальция составляет почти 70 %-экв. Такое же соотношение ионов наблюдается и в Моложском плесе.

В условиях зарегулированного стока Волги для речного плеса Горьковского водохранилища характерно смещение календарных сроков прохождения весенних вод с пониженной минерализацией. Сезонные различия в соотношении и содержании главных ионов здесь сглажены, и сумма ионов максимальна весной. В озеровидном плесе, в питании которого велика роль крупных боковых незарегулированных притоков, наблюдается противоположная картина. Сезонный ход минерализации характеризуется отчетливым весенним минимумом. Летом, по мере уменьшения в водном балансе местного стока и его смешения с волжскими водами, минерализация возрастает и достигает максимума зимой.

**Солевой состав вод Рыбинского водохранилища в августе 1997 г.**  
(над чертой—пределы, под чертой — среднее, мг/л; в скобках %-экв.)

Плес, участок	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	Σ ионов
Шекснинский	<u>23.5-34.5</u>	<u>7.7-12.8</u>	<u>2.0-4.6</u>	<u>0.7-1.8</u>	<u>82.2-117</u>	<u>15.1-42.4</u>	<u>3.1-5.5</u>	<u>136-217.5</u>
	28.3 (29.2)	10.2 (17.2)	3.2 (2.9)	1.3 (0.7)	94.1 (34.0)	29.3 (13.4)	4.2 (2.6)	170.6 (100)
Главный Район затопленного русла р. Шексны	<u>26.8-30.0</u>	<u>9.5-11.5</u>	<u>3.3-4.4</u>	<u>1.3-1.6</u>	<u>87.9-99.9</u>	<u>18.3-26.7</u>	<u>4.3-6.4</u>	<u>152.9-173.8</u>
	28.0 (28.6)	10.3 (17.3)	3.7 (3.3)	1.5 (0.8)	95.8 (35.8)	22.8 (10.8)	5.2 (3.3)	167.3 (100)
Центральная часть	<u>25.2-28.0</u>	<u>8.4-9.6</u>	<u>2.7-3.3</u>	<u>1.2-1.4</u>	<u>87.9-102.8</u>	<u>15.0-20.1</u>	<u>4.2-5.0</u>	<u>151.1-167</u>
	26.8 (29.8)	9.1 (16.6)	3.0 (2.9)	1.3 (0.7)	95.0 (38.9)	17.4 (8.8)	4.7 (3.2)	157.3 (100)
Район затопленного русла р. Мологи	<u>28.4-28.9</u>	<u>9.3-11.4</u>	<u>3.7-4.7</u>	<u>1.8-2.1</u>	<u>95.0-112.7</u>	<u>8.0-10.1</u>	<u>4.9-6.2</u>	<u>153.7-173.5</u>
	28.7 (28.5)	10.4 (16.9)	4.2 (3.6)	1.9 (1.0)	103.8 (41.6)	9.0 (4.6)	5.6 (3.8)	163.6 (100)
Моложский	<u>32.0-34.5</u>	<u>10.6-11.9</u>	<u>2.9-3.3</u>	<u>1.2* (0.6)</u>	<u>117.7-127.6</u>	<u>13.8-14.4</u>	<u>5.1* (2.9)</u>	<u>184.6-196.7</u>
	33.3 (30.3)	11.2 (16.7)	3.1 (2.5)		122.7 (41.1)	14.1 (6.0)		190.7 (100)
Волжский	<u>27.1-33.7</u>	<u>10.3-12.0</u>	<u>3.8-5.2</u>	<u>1.7-2.4</u>	<u>112.7-127.6</u>	<u>14.6-15.9</u>	<u>5.8-7.9</u>	<u>177.5-203.7</u>
	31.4 (28.5)	11.3 (16.9)	4.7 (3.6)	2.1 (1.0)	121.2 (39.9)	15.1 (6.2)	6.9 (3.9)	192.7 (100)

В августе 1997 г. сумма ионов на всех исследованных станциях речного участка колебалась в пределах 177-192 мг/л (табл. 2.4). Обращает на себя внимание, что среди анионов содержание сульфат-ионов не снижается ниже 10 %-экв.

Таблица 2.4

Солевой состав вод Горьковского водохранилища в августе 1997 г.  
(над чертой – мг/л, под чертой – %-экв.)

Место отбора проб	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	Σ ионов
Ниже шлюзовой камеры	<u>28.5</u> 28.2	<u>10.4</u> 17.1	<u>4.4</u> 3.7	<u>2.0</u> 1.0	<u>110.6</u> 37.8	<u>18.9</u> 8.2	<u>6.7</u> 4.0	181.5
В черте г. Рыбинска	<u>30.4</u> 31.4	<u>8.4</u> 14.5	<u>3.7</u> 3.3	<u>1.5</u> 0.8	<u>101.4</u> 35.3	<u>25.9</u> 11.5	<u>5.3</u> 3.2	176.6
Ниже г. Тутаева	<u>29.0</u> 29.1	<u>9.9</u> 16.7	<u>3.9</u> 3.4	<u>1.5</u> 0.8	<u>102.1</u> 35.5	<u>25.3</u> 11.3	<u>5.4</u> 3.2	177.1
Выше г. Ярославля	<u>29.0</u> 28.8	<u>10.2</u> 16.9	<u>4.1</u> 3.6	<u>1.6</u> 0.8	<u>114.8</u> 36.4	<u>25.3</u> 10.3	<u>6.0</u> 3.3	191
Ниже г. Ярославля	<u>30.7</u> 30.0	<u>9.6</u> 15.5	<u>4.3</u> 3.7	<u>1.6</u> 0.8	<u>113.4</u> 35.9	<u>26.7</u> 10.8	<u>6.0</u> 3.3	192.3
Ниже г. Костромы	<u>29.6</u> 29.0	<u>9.9</u> 16.3	<u>4.3</u> 3.7	<u>1.8</u> 1.0	<u>105.6</u> 35.4	<u>25.9</u> 11.1	<u>6.0</u> 3.5	183.1
У г. Плеса	<u>28.8</u> 27.7	<u>11.0</u> 17.7	<u>4.5</u> 3.8	<u>1.6</u> 0.8	<u>103.5</u> 35.0	<u>26.5</u> 11.3	<u>6.5</u> 3.7	182.4
Ниже г. Кинешмы	<u>28.7</u> 27.4	<u>11.0</u> 17.5	<u>5.1</u> 4.2	<u>1.8</u> 1.0	<u>107.7</u> 36.1	<u>24.7</u> 10.4	<u>6.1</u> 3.5	185.1
У г. Юрьевца	<u>28.7</u> 28.6	<u>10.4</u> 17.3	<u>3.8</u> 3.4	<u>1.5</u> 0.8	<u>107.7</u> 36.4	<u>23.7</u> 10.1	<u>6.2</u> 3.5	182.0

В соответствии с источниками питания, основная водная масса Рыбинского водохранилища относительно бедна биогенными элементами. Более высокий уровень биогенов, отмечаемый в предыдущие годы в Волжском плесе, был обусловлен значительным сельскохозяйственным использованием площади водосбора, а также влиянием сточных вод г. Твери, несмотря на то, что этот город расположен в верхней части Иваньковского водохранилища. В последнее время такие же величины отмечаются и в Шекснинском плесе, испытывающем влияние Череповецкого промышленного комплекса (Былинкина, 1993; Минеева, Разгулин, 1995). В летний период 1997 г. содержание общего азота и общего фосфора в плесах водохранилища различалось незначительно, более высокие концентрации отмечены в Моложском и Шекснинском плесах (табл. 2.5).

Таблица 2.5

Содержание тяжелых металлов (мкг/л) и биогенных элементов (мг/л) в воде Рыбинского водохранилища  
в августе 1997 г.

Плес, участок	Cu	Zn	Cd	Ni	Pb	N общ	P общ
Главный							
Район затопленного русла Шексны	<u>0.4-1.4</u> 0.8	<u>2.4-5.1</u> 4.0	<u>0.16-0.31</u> 0.21	<u>0.99-1.44</u> 1.17	<u>0.6-1.2</u> 0.9	<u>0.55-0.87</u> 0.73	<u>0.025-0.040</u> 0.033
Центральная часть							
Район затопленного русла Мологи	<u>0.7-1.4</u> 0.9	<u>3.2-8.8</u> 4.9	<u>0.17-0.20</u> 0.19	<u>0.86-1.45</u> 1.16	<u>0.8-1.2</u> 0.9	<u>0.54-0.68</u> 0.60	<u>0.024-0.040</u> 0.030
Шекснинский	<u>0.4-0.6</u> 0.5	<u>4.2-6.2</u> 5.2	<u>0.19-0.20</u> 0.20	<u>1.01-1.29</u> 1.15	0.8*	<u>0.60-0.72</u> 0.66	<u>0.048-0.084</u> 0.066
Волжский	<u>0.5-1.5</u> 0.8	<u>1.6-3.7</u> 2.7	<u>0.11-0.34</u> 0.18	<u>0.75-1.28</u> 1.02	<u>0.7-1.0</u> 0.8	<u>0.63-0.95</u> 0.77	<u>0.044-0.124</u> 0.073
Моложский	<u>0.8-2.4</u> 1.6	<u>4.0-31.8</u> 14.3	<u>0.16-0.22</u> 0.20	<u>1.09-1.87</u> 1.33	<u>0.8-1.2</u> 1.0	<u>0.70-0.92</u> 0.81	<u>0.074-0.105</u> 0.088
	<u>0.4-0.6</u> 0.5	<u>4.2-6.2</u> 5.2	<u>0.19-0.20</u> 0.19	<u>1.01-1.29</u> 1.15	0.8*	<u>0.75-0.76</u> 0.75	<u>0.060-0.064</u> 0.062

Различия средних за сезон концентраций азота и фосфора в северных притоках водохранилища и Волжском плесе позволили рассчитать вклад антропогенной составляющей в общий бюджет биогенных веществ этого участка. Величина «аграрной прибавки» за счет освоения волжского водосбора составила для азота 13 % и для фосфора 8 % от их суммарного поступления из внешних источников. Поступление биогенов со сточными водами г. Твери увеличивает эти величины до 20 и 17 % соответственно. С учетом состава и объемов сточных вод г. Череповца, вся антропогенная часть биогенной нагрузки в Рыбинском водохранилище оценивается в 28 % для азота и 29 % для фосфора. Эти расчеты основаны на материалах 1982-1985 гг., однако можно предположить, что в 90-е годы нагрузка существенно не изменилась.

В 1989-1991 гг. в Шекснинский плес со сточными водами в среднем за год поступило 4.1 тыс. т азота и 336 т фосфора. Сброс азота примерно на 70 % обусловлен промышленными отходами, сброс фосфора - хозяйственно-бытовыми стоками. (Оценка «бытового» поступления азота и фосфора основана на численности населения города (310 тыс.) и суточной физиологической норме сброса 1 жителем). Приведенные выше количества соизмеримы с годовым поступлением этих элементов со стоком р. Шексны выше г. Череповца. Сброс сточных вод городской канализации - основного источника биогенов - осуществляется через глубинный выпуск, что обеспечивает относительно большое начальное разбавление стоков. Поступление биогенов через отдельные береговые выпуски в малые притоки и непосредственно в Шексну заметно увеличивает их содержание в прибрежной полосе в пределах города. Относительно высокий уровень биогенов наблюдается на расстоянии 8 км ниже г. Череповца до впадения р. Суды. Дальнейшее их распространение на основную водную массу плеса в значительной мере зависит от годового объема стока Шексны и его внутрисезонного распределения, которое весьма неравномерно. В маловодные годы сброс биогенов со сточными водами Череповца может быть мощным фактором эвтрофирования Шекснинского плеса на значительном расстоянии вплоть до районов Главного плеса, прилегающих к затопленному руслу Шексны.

Режим биогенных элементов в речном плесе Горьковского водохранилища наиболее подвержен влиянию антропогенных факторов. Под воздействием бытовых и промышленных сточных вод заметное увеличение концентраций общего азота от 1.5 до 1.8 мг/л и общего фосфора от 70 до 90 мкг/л отмечается весной, когда разбавление стоков снижается примерно в 2 раза вследствие малого объема сбросов через Рыбинский гидроузел. В это время в речном плесе нитратный и аммонийный азот, а также фосфатный фосфор составляют около 50 % от  $N_{общ}$  и  $P_{общ}$ . Высокое

содержание минеральных форм азота и фосфора обуславливает массовое развитие диатомовых водорослей, за счет чего в отдельные годы содержание кремния снижается до десятых долей мг/л. Летом 1997 г. содержание биогенов было невелико (табл. 2.6) и находилось в пределах величин, наблюдаемых в этот же период в 80-е годы.

Таблица 2.6

**Содержание тяжелых металлов (мкг/л) и биогенных элементов (мг/л) в воде речной части Горьковского водохранилища в августе 1997 г.**

Место отбора проб	Cu	Zn	Cd	Ni	Pb	N <sub>общ</sub>	P <sub>общ</sub>
Ниже шлюзовой камеры	2.4	6.3	0.18	1.66	1.1	1.08	0.104
В черте г. Рыбинска	1.0	6.6	0.19	1.30	1.1	0.71	0.040
Ниже г. Тутаева	1.3	5.8	0.2	1.24	1.0	0.92	0.048
Выше г. Ярославля	0.5	7.3	0.19	1.45	0.8	1.50	0.048
Ниже г. Ярославля	0.9	18.1	0.18	1.43	1.3	0.84	0.050
Ниже г. Костромы	0.8	8.6	0.2	1.41	1.0	0.95	0.054
У г. Плеса	0.6	18.3	0.18	0.97	0.8	0.84	0.104
Ниже г. Кинешмы	0.8	11.2	0.15	1.26	0.7	0.86	0.060
У г. Юрьевца	0.7	5.5	0.16	1.57	0.8	1.00	0.070

В озеровидном расширении летом общий азот и общий фосфор содержатся примерно в таких же количествах, как и в речном плесе, но, в отличие от последнего, здесь резко преобладают органические соединения азота, а также фосфор взвесей. В разгар вегетации концентрация минерального азота не превышает 0.1–0.2 мг/л, содержание фосфатов часто снижается до аналитического нуля. Об интенсивно идущих микропроцессах в поверхностном слое воды и, в частности, о напряженном фосфатном обмене свидетельствует высокая скорость оборота фосфатов (константа скорости может возрастать до 2-3 час<sup>-1</sup> (Былинкина, 1989)). При отсутствии внешних источников поступления дефицит фосфатов пополняется за счет внутриводоемных процессов, скорость фосфатазного гидролиза органических соединений достигает 2.3-5.1 мкг Р/(л·ч) (Трифонов, 1990).

Промышленный комплекс основного источника загрязнения Рыбинского водохранилища г. Череповца включает предприятия металлургии (АО «Северосталь») и химии по производству удобрений (АО «Ам-

мофос», АО «Азот»). Муниципальное предприятие «Водоканал» принимает и очищает бытовые и частично промышленные сточные воды, которые затем сбрасываются непосредственно в Шексну (русловую часть плеса). Годовой объем стока в 1989-1991 гг. составлял 90 млн. м<sup>3</sup>. В водохранилище ежегодно сбрасывалось 187 тыс. т взвешенных веществ, 85 т нефтепродуктов, десятки тонн других загрязняющих веществ, в том числе полихлорированные бифенилы (ПХБ) и полиароматические углеводороды (ПАУ) (Козловская, персональное сообщение). Значительный объем сточных вод поступает через отдельные береговые выпуски в Шекснинский плес и малые притоки (реки Серовка, Ягорба, Кошта) в районе города. В результате залив в устье р. Кошты представляет собой накопитель и отстойник сточных вод, а воды побережья в пределах города сильно загрязнены. Среднее содержание углеводородов (УВ) нефтяного происхождения в районе г. Череповца в 1987-1989 гг. варьировало здесь в пределах 0.06-0.35 мг/л. Ниже впадения р. Суды, сток которой почти удваивает расход р. Шексны, оно составляло 0.04-0.07 мг/л и практически не отличалось от концентраций, обнаруженных в р. Суде и Главном плесе водохранилища (0.04-0.05 мг/л) (Ершов, 1990). Величины такого же порядка получены летом 1997 г. в воде Шекснинского плеса ниже г. Череповца (см. табл. 2.2). Следует отметить, что эти концентрации УВ отчасти обусловлены природным фактором. Об этом свидетельствует низкое (менее 0.3 %) отношение УВ/ХПК, которое составляет 0.1% на не загрязненных нефтепродуктами участках.

Донные отложения водохранилища значительно обогащены битумоидами и углеводородами, особенно в пределах города. Степень загрязнения этими поллютантами зависит от типа грунтов. В черных илах антропогенного происхождения отмечаются самые высокие концентрации нефтепродуктов, а также ПХБ. Определение нефтепродуктов в донных отложениях Рыбинского и Горьковского водохранилищ, выполненное в августе 1997 г., показало широкий разброс концентраций (табл. 2.7). Содержание битумоидов и углеводородов в отложениях Шекснинского плеса было таким же, как в других участках Рыбинского водохранилища. Основным источником загрязнения нефтепродуктами является, по-видимому, водный транспорт, в том числе - маломерный флот. Широкий диапазон концентрации обусловлен различным содержанием этих соединений в седиментах разного типа.

По ряду химических показателей (БПК, ХПК) загрязнения в Шекснинском плесе обнаруживаются в основном в пределах г. Череповца. Это связано с активными процессами самоочищения, которые стимулируются сбросом большого количества биогенных веществ, а также смешением шекснинских вод с чистыми водами р. Суды, устье которой расположено в 8 км ниже города.



Таблица 2.7

**Содержание нефтепродуктов (мг/г сухого веса) в донных отложениях  
Рыбинского и Горьковского водохранилищ в августе 1997 г.**

Водохранилище, плес, участок	Число проб	Битумоиды	Углеводороды
<b>Рыбинское:</b>			
<b>Волжский</b>	4	<u>0.12-6.7</u> 2.15	<u>0.02-0.22</u> 0.16
<b>Главный</b>	11	<u>0.02-10.7</u> 3.59	<u>0.006-0.72</u> 0.23
<b>Шекснинский</b>	4	<u>0.13-4.5</u> 2.34	<u>0.008-0.32</u> 0.21
<b>Моложский</b>	2	<u>0.25-2.83</u> 1.55	<u>0.03-0.22</u> 0.13
<b>Горьковское:</b>			
<b>речной от г. Рыбинска до г. Юрьевца</b>	9	<u>0.04-3.0</u> 0.93	<u>0.002-0.70</u> 0.16

Значительное разбавление сточных вод подтверждается относительно низкими концентрациями тяжелых металлов в воде Шекснинского плеса летом 1997 г. (см. табл. 2.5). Обнаруженные здесь количества почти не отличались от содержания металлов в центральной части Главного плеса, которое можно рассматривать в качестве фоновое.

Результаты определения хлорорганических пестицидов в Волжском и Главном плесах, выполненных в летне-осенний период 1993 г., свидетельствуют о незначительном загрязнении Рыбинского водохранилища этими поллютантами (табл. 2.8).

Основные источники загрязнения Горьковского водохранилища расположены в пределах речного участка. В отличие от рек со свободным течением, во время половодья через Рыбинскую ГЭС сбрасывается объем воды, примерно в три раза меньший, чем в другие месяцы, что существенно снижает степень разбавления бытовых и промышленных стоков в данный период.

Годовой объем сточных вод, поступающих на очистные сооружения Рыбинска и Ярославля, составляет около 170 млн. м<sup>3</sup>. Если даже удвоить количество стоков за счет отдельных промышленных выбросов, сточных вод малых городов и предприятий береговой полосы Волги от Рыбинска до Ярославля, то и тогда суммарный сброс не превысит 1 % от объема воды, поступающей из Рыбинского водохранилища. Эти цифры дают ориентировочное представление о разбавлении стоков.

Таблица 2.8

**Содержание хлорорганических пестицидов ( $10^{-9}$  г/л) в воде на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 1993 г.**

Станции	Σ ДДТ	α ГХЦГ	γ ГХЦГ	Σ ГХЦГ
Коприно	—	1.2	0.4	1.6
Молога	1.0	2.4	2.3	4.7
Наволоч	0.5	2.0	1.2	3.2
Измайлово	0.9	2.4	1.6	4.0
Средний Двор	0.2	2.3	1.4	3.7
Брейтово	0.4	2.0	1.5	3.5

*Примечание:* ГХЦГ - гексахлорциклогексан, прочерк - отсутствие данных.

Влияние сточных вод на качество волжской воды существенно зависит от характера выпуска стоков. Городские сточные воды г. Рыбинска поступают в р. Черемуху, устьевой залив которой превращен в накопитель и отстойник. Стоки г. Ярославля сбрасываются ниже города в русловую часть водохранилища через глубинный выпуск, что способствует их активному смешению с основным волжским потоком. Несмотря на большой объем сточных вод содержание ОВ в 20 км ниже г. Ярославля практически не отличается от его концентраций в воде, поступающей из Рыбинского водохранилища (табл. 2.9).

Таблица 2.9

**Некоторые показатели качества воды речной части Горьковского водохранилища в летний период**

Район наблюдения	Взвесь, мг/л	Цвет- ность, град	ХПК, мг О/л	С <sub>орг.</sub> , мг/л	БПК <sub>5</sub> , мг О/л
Нижний бьеф Рыбинской ГЭС	4.4	45	30.7	11.5	1.92
Залив в устье р. Черемухи	10.2	115	47.5	17.8	3.88
20 км ниже г. Рыбинска	5.8	50	39.3	14.7	1.17
23 км ниже г. Ярославля	10.6	55	29.2	10.9	1.24
20 км ниже г. Костромы	9.8	65	28.3	10.6	1.59
Залив в устье р. Шачи	12.4	60	64.4	24.2	2.31
20 км ниже г. Кинешмы	7.5	50	24.4	9.2	2.22

Сброс канализационных вод г. Костромы осуществляется также через глубинный выпуск, суммарный объем стоков составляет около 140–150 тыс. м<sup>3</sup>/сут. Ниже Костромы речной поток существенно увеличивается за счет боковой приточности (рек Кострома, Мера и др.), в результате уже в 20 км ниже города влияние стоков по ряду показателей обнаружить не удастся (см. табл. 2.9).

Подогретые воды Костромской ГРЭС (ее мощность 4800 МВт), расположенной в 40 км ниже г. Костромы, поступают в водохранилище по отводящим каналам через устьевые заливы рек Кешки и Шачи. Вода в заливе р. Шачи отличается высоким содержанием ОВ и взвесей (см. табл. 2.9), летом ее температура на 7–8 °С выше, чем на русле Волги.

Вследствие высокого разбавления летом компонентный солевой состав и минерализация основной волжской водной массы в речной части в 15–20 км ниже выпуска стоков практически не отличается от вод, поступающих из Рыбинского водохранилища. Такие же результаты получены и в 1997 г. (см. табл. 2.4). Повышенное содержание сульфат-ионов позволяет предполагать, что под воздействием промышленных стоков имеет место начальная стадия (тенденция) перехода от карбонатно-кальциевых вод к сульфатным.

В Горьковском водохранилище, как и в Рыбинском содержание в воде углеводов нефтяного происхождения незначительно превышало рыбохозяйственное ПДК, равное 0.05 мг/л (см. табл. 2.2). При небольшом колебании концентраций наблюдалось их увеличение с 0.07 мг/л у г. Рыбинска до 0.11 мг/л у г. Плеса. В пробах донных отложений, отобранных на протяжении всего речного участка, высокое содержание битумоидов обнаружено ниже г. Тутаева в результате сброса сточных вод химического завода им. Д.И. Менделеева (0.43 мг/г), а также у пос. Красный Профинтерн в 35 км ниже г. Ярославля (0.73 мг/г); максимальные концентрации битумоидов (3 мг/г) и углеводов (0.70 и 0.53 мг/г) обнаружены ниже Кинешмы и Юрьевца (табл. 2.7).

На основе данных 1997 г. не представляется возможным говорить о существенном влиянии стоков на содержание тяжелых металлов в воде Горьковского водохранилища (см. табл. 2.6). Относительно низкий уровень их концентрации отчасти обусловлен высокими сорбционными свойствами донных отложений.

Таким образом, общность условий водного питания - преобладание весеннего поверхностного стока с водосбора лесной зоны - обуславливает общность природных химических свойств воды Рыбинского и Горьковского водохранилищ. К ним относится малое содержание растворенных солей, среди которых главенствуют бикарбонаты кальция; низкие концентрации минеральных форм азота и фосфора; высокое содержание ор-

ганического вещества гумусовой природы и, как следствие последнего - повышенная цветность воды. Изменение этих свойств происходит в результате внутриводоемных процессов, характерных для водоемов замедленного водообмена, и действия антропогенных факторов.

В Рыбинском водохранилище наиболее подвержены антропогенному влиянию Волжский и Шекснинский плесы. В первом оно проявляется в основном в повышении содержания биогенных элементов, обусловленном высоким сельскохозяйственным освоением волжского водосбора и сбросом сточных вод г. Твери. Источником загрязнения Шекснинского плеса являются промышленные и бытовые сточные воды г. Череповца. В пределах границы города в водоеме наблюдаются высокие концентрации сульфатов, хлоридов, тяжелых металлов, нефтепродуктов, органических поллютантов (фенолы, ПАУ, ПХБ), а также биогенных элементов, которые способствуют развитию активных процессов самоочищения. Важным фактором снижения загрязненности воды является разбавление стоков водами Шексны и ее притока р. Суды, поэтому распространение загрязнений по плесу в значительной мере зависит от водности года и внутригодового распределения речного стока. В маловодные годы по ряду показателей загрязнение может прослеживаться на прилегающих к затопленному руслу Шексны участках Главного плеса. В целом же Главный плес, содержащий основную водную массу водохранилища, относится к категории практически чистых или слабозагрязненных водоемов. Средние значения ХПК, БПК<sub>5</sub>, а также концентрации нефтепродуктов, тяжелых металлов, хлороорганических пестицидов в воде не превышают ПДК, установленные для водоемов хозяйственного и питьевого назначения.

Рыбинское водохранилище следует рассматривать как мощный потенциальный источник питьевого водоснабжения, требующий проведения соответствующих водоохраных мероприятий и соблюдения условий водопользования.

В Горьковском водохранилище наибольшему антропогенному влиянию подвержен речной плес. В него поступают сточные воды городов Рыбинска, Тутаева, Ярославля, Костромы, сбросные воды крупнейшей тепловой электростанции - Костромской ГРЭС - и других более мелких объектов загрязнения. В черте крупных городов и в местах выпуска сточных вод обнаружены высокие величины ХПК, БПК<sub>5</sub>, повышенные концентрации углеводородов нефтяного происхождения и смолистых веществ. Однако содержание этих компонентов, а также тяжелых металлов в основном в водном потоке ниже предельно допустимых значений, что подтверждают результаты обследования, выполненного в 1997 г. Сохранению этого состояния способствует преобладающая роль в водном питании практически чистых вод, поступающих из Рыбинского водохранилища, а также высокая степень разбавления ими промышленных и бытовых стоков.

### ФИТОПЛАНКТОН<sup>1</sup>

Фитопланктон - один из наиболее важных компонентов водных экосистем, участвующий в создании первичного органического вещества. Его жизнедеятельность определяет функционирование других трофических уровней и способствует самоочищению воды.

Последние сведения о фитопланктоне Рыбинского водохранилища относятся к 1989 г. и базируются на данных, собранных на шести стандартных станциях Волжского и Главного плесов (Митропольская, 1996, Экология фитопланктона..., 2000). Кроме того, летом 1989 г. на 76 станциях получена подробная информация о пространственном распределении фитопланктона по акватории водоема (Корнева, 1993). Последние данные о фитопланктоне Горьковского водохранилища получены авторами в 1989-1992 гг. и частично опубликованы (Корнева, Соловьева, 1995; Охапкин и др., 1997).

В июне-июле 1995 г., в августе 1997 г. и сентябре-октябре 1998 г. нами были предприняты экспедиции по Рыбинскому водохранилищу с целью оценки современного состояния автотрофного звена биоты водоема. Отбор проб в 1995 г. осуществлялся на 13 станциях. Обследованы были также устья отдельных рек, впадающих в водохранилище. В 1997 г. сбор фитопланктона проводили на 21 станции, а в 1998 г. - на 15 станциях, расположенных практически по всей акватории водохранилища (см. рис. 1.1).

В Горьковском водохранилище фитопланктон собирали в августе 1989 г., июне, августе, октябре 1990 г. и июне, августе 1991 гг. на 7-10 русловых станциях по продольному профилю всего водоема (см. рис. 1.2); в мае и августе 1992 г. на 10-12 створах (25-26 станций), а в июле на 9 станциях речной части от г. Ярославля до г. Плеса. В 1992 г. в это же время был исследован фитопланктон Костромского расширения, а также водоема-охладителя и зоны влияния подогретых вод Костромской ГРЭС. В августе 1997 г. исследования проводили на 9 русловых станциях от г. Рыбинска до п. Красный Профинтерн. В июне 1992 г. и октябре 1993 г. в районе пос. Медведково (Ивановская область) изучался фитопланктон р. Шача, впадающей в Горьковское водохранилище около Костромской ГРЭС.

---

<sup>1</sup> Глава написана Л.Г. Корневой и В.В. Соловьевой

Пробы отбирались в основном с помощью метрового батометра системы «Элгморка» (объемом 4 л) послойно из всего столба воды, а в р. Шаче - путем простого зачерпывания. Концентрация, консервация проб фитопланктона и количественный учет водорослей проводился по методике, принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975) в некоторой модификации (Корнева, 1993).

Флора планктона Рыбинского водохранилища очень разнообразна (табл. 3.1) и насчитывает свыше 1000 таксонов рангом ниже рода (Экология фитопланктона..., 2000), что сопоставимо с общим числом таксонов, обнаруженных по всей Волге (Волга и ее жизнь, 1978). Это позволяет заключить, что флористический состав планктона Рыбинского водохранилища в целом отражает весь потенциал разнообразия волжской альгофлоры.

Таблица 3.1

**Таксономический состав фитопланктона Рыбинского водохранилища по данным 1953-1995 гг.**

Отделы	Число видов	Число внутривидовых таксонов	Идентифицировано до рода	Общее число таксонов
<i>Cyanophyta</i>	97	40	3	140
<i>Chrysophyta</i>	91	20	-	111
<i>Bacillariophyta</i>	234	51	-	285
<i>Xanthophyta</i>	22	-	-	22
<i>Cryptophyta</i>	8	-	-	8
<i>Dinophyta</i>	14	-	-	14
<i>Euglenophyta</i>	55	19	1	75
<i>Chlorophyta</i>	354	34	6	394
Всего	875	164	10	1049

Фитопланктон Рыбинского водохранилища представлен в основном широко распространенными видами, обитающими в пресных водоемах и предпочитающими нейтрально-щелочные воды, умеренно загрязненные органическими веществами ( $\beta$ -мезосапробные). Число доминирующих таксонов в разные годы варьирует от 8 до 30. Как правило, это виды родов *Aulacosira*, *Stephanodiscus* и *Skeletonema* из диатомовых, *Microcystis* и *Aphanizomenon* из синезеленых. В 60-е годы начинает уве-

личиваться участие показателей органического загрязнения - мелкокле-  
точных центрических диатомей из рода *Stephanodiscus* (*S. hantzschii*  
Grun., *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller), а в 70-е годы - криптонад  
*Chroomonas acuta* Uterm. (Корнева, 1993; Экология фитопланктона ...,  
2000). Начиная с 80-х годов, в составе доминантов устойчиво закрепился  
 $\alpha$ -мезосапроб *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (Митропольская, 1992).

В 90-е годы в планктоне водохранилища наблюдались дальнейшие  
структурные преобразования. В 1993 г. в верхней части Шекснинского  
плеса зафиксировано появление нового представителя диатомовых *Acti-  
nocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend. Genkal et Korneva (Генкал, Елиза-  
рова, 1996, Генкал и др., 1999). Этот вид, обнаруженный в 1986 г. в Ниж-  
ней Волге (Зеленевская, 1998), в последующие годы продолжал прогрес-  
сивно развиваться в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Корнева,  
1998; Генкал и др., 1999). В понимании отдельных авторов ранее он рас-  
сматривался как *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. (Генкал и др.,  
1992; Корнева, Соловьева, 1996; Зеленевская, 1998). В начале лета 1995 г.  
на всей акватории водоема в составе сообществ преобладали диатомовые  
водоросли, составляя на открытых участках в среднем по плесам 65-92 %  
от общей биомассы фитопланктона. В Волжском (ст. Молога) и Шекс-  
нинском (ст. Любец) плесах в значительном количестве были отмечены  
синезеленые - предвестники летнего «цветения» воды (табл. 3.2), и преж-  
де всего *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В Шекснинском плесе сине-  
зеленые уже составляли в среднем 23 % от суммарной биомассы фито-  
планктона, третье место (9 %) занимали зеленые. Такая же картина, но в  
другом процентном соотношении (87, 6 и 3 %, соответственно) наблюда-  
лась и в Волжском плесе. В Главном плесе заметный вклад в общую био-  
массу после диатомовых вносили криптомонады (9 %), а в Моложском -  
динофлагелляты (6 %). Представленность в сообществах остальных круп-  
ных таксономических групп водорослей была незначительной. В составе  
доминирующих видов насчитывалось семь таксонов: *Aulacosira granulata*  
(Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *Cryptomo-  
nas sp. sp.*, *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. agassizensis* Håk. et  
Kling., *S. minutulus* и *Aphanizomenon flos-aquae*. На большей части аквато-  
рии (в 54 % случаев) доминировала *Aulacosira granulata*, в Главном плесе  
ей не уступали криптомонады, а также *Stephanodiscus agassizensis* и *Aula-  
cosira islandica*, последняя из которых преобладала и в Шекснинском. В  
состав доминантов фитопланктона Волжского, Главного и Моложского  
плесов входила *Aulacosira ambigua*; *Stephanodiscus binderanus* превалиро-  
вал лишь на отдельных участках Волжского и Главного плесов, а *S. mi-  
nutulus* - только в Шекснинском, ниже Череповецкого промышленного  
комплекса (ст. Торowo). В фитопланктоне Шекснинского плеса в неболь-  
шом количестве был обнаружен *Actinocyclus normanii* (табл. 3.3). По  
сравнению с 1993 г. (Генкал, Елизарова, 1996), этот вид продвинулся из

верхней части плеса до ст. Любец. В западной части водохранилища нами зарегистрирован представитель рода *Rhizosolenia*. В таксономический список планктонных водорослей (Рыбинское водохранилище..., 1972) включены два вида из этого рода - *R. longiseta* Zachar. и *R. eriensis* H. Sim. Однако за последние 20 лет его присутствие не отмечалось исследователями. Нами уже высказывалось предположение о том, что проникновение в 80-е годы из Каспия в волжский бассейн солоновато-водных видов, в частности *Actinocyclus normanii* (Корнева, 1998), обусловлено цикличностью гидроклиматических процессов, а также природой почв водосборного бассейна. Последние сведения о состоянии биоты Северного Каспия свидетельствуют о том, что в современных условиях увеличения стока Волги, повышения уровня Каспия и опреснения вод его северной части происходит изменение в составе доминирующих видов планктона, в частности, увеличивается представленность *Rhizosolenia* (Ардабьева и др., 1997). Не исключено, что очередное возрастание ее обилия в Рыбинском водохранилище - это продолжающаяся цепь последовательных событий, связанных с естественными колебаниями водного стока Волги.

Биомасса фитопланктона Рыбинского водохранилища в начале лета 1995 г. (см. табл. 3.2) варьировала в широких пределах от 0.194 до 9.643 г/м<sup>3</sup> ( $\sigma^2 = 7.34$ ), максимальная была зарегистрирована на ст. Торowo (Шекснинский плес), минимальная - на ст. Наволок (Главный плес). Наибольшая средняя по станциям величина отмечена в Шекснинском ( $5.171 \pm 2.502$  г/м<sup>3</sup>) и Волжском ( $3.758 \pm 1.473$  г/м<sup>3</sup>) плесах, в Главном она не превышала  $1.054 \pm 0.399$  г/м<sup>3</sup>, средняя для водоема составила  $2.510 \pm 0.751$  г/м<sup>3</sup>. В устьях исследованных рек биомасса изменялась в меньшем диапазоне - от 1.266 до 6.009 г/м<sup>3</sup> ( $\sigma^2 = 3.29$ ), достигая максимальных значений в реках Коште и Суде, впадающих в Шекснинский плес. В планктоне всех водотоков преобладали диатомовые, составляя 70-88 % от общей биомассы. В отличие от открытой части водохранилища, в устьях рек заметно увеличивалось участие зеленых водорослей, составляющих 4-17 % от суммарной биомассы. В устье р. Ухры им не уступали динофлагелляты. В состав доминирующих видов практически во всех притоках входила *Aulacosira ambigua*, которая вместе с *Actinocyclus normanii* достигала наибольшей представленности в р. Серовке. Однако наибольший вклад в биомассу фитопланктона рек Сить, Суды и Ягорбы вносила *Aulacosira granulata*. В устьях рек, расположенных около Череповецкого промышленного комплекса, среди доминирующих видов отмечались  $\alpha$ -мезосапробы *Cyclotella meneghiniana* и мелкоклеточные представители рода *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* и *S. minutulus*). Последние присутствовали и в устье р. Сить около пос. Брейтово. По составу доминирующего планктонного комплекса и величинам биомассы водорослей устья рек достаточно близки к открытой части водоема.



Таблица 3.2

Биомасса (г/м<sup>3</sup>) различных таксономических групп фитопланктона Рыбинского водохранилища 30 июня – 5 июля 1995 г.

Станции	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые	Криптофитовые	Динофитовые	Эвгленовые	Желтозеленые	Золотистые	Общая
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Волжский плес									
Глебово	4.919	0.038	0.055	0.137	0.063	0	0	0.019	5.231
Молога	1.647	0.429	0.194	0.014	0	0	0	0.001	2.285
Главный плес									
Брейтово	0.564	0.017	0.016	0.185	0	0	0	0.069	0.851
Первомайка	2.389	0.015	0.102	0.217	0.019	0.004	0	0.022	2.768
Средний Двор	1.706	0.338	0.113	0.034	0.100	0.023	0	0.025	2.339
Всехсвятское	0.365	0.037	0.067	0.110	0	0	0.003	0.024	0.606
Новолок	0.135	0.014	0.005	0.031	0	0.001	0.001	0.007	0.194
Переборы	0.301	0.001	0.010	0.001	0	0	0	0	0.313
В/б Рыбинской ГЭС	0.181	0.023	0.016	0.062	0.020	0	0	0.005	0.307
Моложский плес									
Противье	2.043	0.001	0.027	0.005	0.125	0.018	0	0.006	2.225
Шекснинский плес									
Мякса	0.536	0.097	0.194	0.022	0.098	0.007	0	0.009	0.963

Окончание табл. 3.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Любец	2.244	2.441	0.175	0.009	0.021	0.014	0.003	0.001	4.908
Торово	7.290	1.041	1.089	0.010	0.095	0.027	0.091	0	9.643
Устья рек									
Сить	3.199	0.062	0.373	0.018	0.119	0.042	0.013	0.153	3.979
Кошта	4.217	0.335	0.995	0.233	0.186	0.043	0	0	6.009
Суда	4.239	0.002	0.490	0	0.118	0.038	0	0.024	4.911
Ягорба	2.320	0.040	0.165	0.024	0	0.053	0	0.022	2.624
Серовка	1.112	0.034	0.054	0.003	0.020	0.040	0	0.003	1.266
Ухра	1.409	0.144	0.190	0.009	0.200	0.040	0.103	0.021	2.016

Примечание: Схема расположения станций дана на рис. 1.1.

**Численность и биомасса *Actinocyclus normanii* и *Rhizosolenia* sp. на станциях Рыбинского водохранилища в июне-июле 1995 г.**

Станция	Численность, тыс. кл./л	Биомасса, г/м <sup>3</sup>
<i>Actinocyclus normanii</i>		
Торово	136	0.881
Устье р. Кошты	33	0.262
Устье р. Серовки	51	0.365
Устье р. Суды	2	0.014
Любец	12	0.084
<i>Rhizosolenia</i> sp.		
Устье р. Сить	20	0.002
Брейтово	8	0.002

В начале августа 1997 г. во всех плесах водохранилища также преобладали диатомовые, составлявшие 45-62 % общей биомассы фитопланктона. Вклад синезеленых увеличивался в среднем до 12-24 %, наибольшее их участие в структуре сообществ отмечено в водах Шекснинского (24 %) и Волжского (21 %) плесов (табл. 3.4). По сравнению с ранним летом 1995 г. число доминирующих видов увеличилось вдвое, а представленность зеленых водорослей повсеместно возросла до 11-16 %, что свойственно летнему сообществу планктона. В составе доминирующих таксонов насчитывалось 14 видов: диатомовые *Aulacosira granulata*, *A. ambigua*, *Cyclotella meneghiniana*, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Stephanodiscus binderanus*, *S. invisitatus* Hohn et Hellerman; синезеленые *Microcystis aeruginosa* Kutz. emend. Elenk., *M. holsatica* Lemm., *Oscillatoria limosa* Ag., *Anabaena scheremetievi* Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae*; динофитовые *Glenodinium quadridens* (Stein) Schiller и *G. penardii* Lemm.. К центрическим диатомовым из родов *Aulacosira* и *Stephanodiscus* добавились бесшовные пеннатные *Fragilaria crotonensis* и *Tabellaria fenestrata*. В 50-70-е годы два последних вида нерегулярно, но с определенной частотой входили в группу ценозообразующих. В частности, *F. crotonensis* доминировала в пелагиали в составе летних (редко весенних) сообществ в 1956, 1959, 1962, 1963, 1965, 1967, 1972 и 1976 гг. В течение последующих 13 лет этот таксон не упоминался

Таблица 3.4

Биомасса (г/м<sup>3</sup>) различных таксономических групп фитопланктона Рыбинского водохранилища 2 - 10 августа 1997 г.

Станции	Диатомо- вые	Синезе- леные	Зеленые	Крипто- фитовые	Динофи- товые	Эвглено- вые	Желто- зеленые	Золотис- тые	Общая
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Волжский плес									
Н/б Угличской ГЭС	0.010	0.013	0.005	0	0.011	0.001	0	0	0.040
Охотино	0.440	0.006	0	0	0.023	0	0	0.012	0.481
Коприно	0.303	0.147	0.146	0	0	0	0	0.008	0.604
Молога	0.260	0.192	0.120	0	0.016	0.009	0	0.008	0.605
Главный плес									
Брейтово	1.001	0.469	0.229	0	0.077	0.001	0	0.018	1.795
Наволоч	0.156	0.230	0.042	0.001	0.079	0	0	0.019	0.527
Средний Двор	0.899	0.133	0.144	0.004	0.042	0.010	0	0.117	1.349
Бабинский тор- фяник	0.387	0.054	0.099	0	0.038	0	0	0.006	0.584
Гаятино	0.843	0.070	0.106	0.001	0.026	0.002	0.001	0.003	1.052
Захарьино	1.005	0.135	0.216	0.002	0.056	0.002	0	0.086	1.502
Измайлово	0.307	0.070	0.185	0	0.032	0	0	0.045	0.639
Всехсвятское	0.307	0.085	0.149	0.003	0.053	0	0	0.045	0.642
Волково	0.177	0.037	0.067	0	0.112	0.012	0	0.002	0.407

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Переборы В/б Рыбинской ГЭС	0.156	0.096	0.153	0	0.002	0	0	0	0.407
	0.063	0.013	0.017	0	0	0	0	0	0.093
Шекснинский плес									
Мякса	0.377	0.127	0.119	0	0.028	0.005	0	0.014	0.670
Любец	1.037	0.253	0.151	0	0.119	0.013	0	0.085	1.638
Торово	1.689	0.558	0.275	0	0	0.021	0	0	2.543
Моложский плес									
Противье	0.447	0.335	0.291	0	0.729	0.109	0.001	0.034	1.946
Весьегонск	0.887	0.009	0.033	0.001	0.064	0.003	0	0.004	1.001

среди структуроорганизующих видов и вновь появился среди них лишь в 1989 г. (Экология фитопланктона..., 2000). Сходная картина наблюдалась и для *Tabellaria fenestrata*, которая с 1970 г. перестала фигурировать в составе доминирующих комплексов и только в 1985 г. (т.е. через 15 лет) стала упоминаться среди них снова (Экология фитопланктона..., 2000). Летние данные 1997 г. еще раз подтвердили факт продолжающегося значительного присутствия в водоеме этих видов, причем в основном в водах Главного и Волжского плесов. Кроме диатомовых в составе доминантов отмечены синезеленые водоросли, достигающие высокого разнообразия. Среди них *Anabaena scheremetievi* преобладала в водах северных плесов - Шекснинского и Моложского, а виды из родов *Microcystis* и *Oscillatoria* - в Главном и Волжском. На отдельных станциях Моложского и Волжского плесов наряду с синезелеными и диатомовыми отмечено значительное развитие динофлагеллят. Биомасса фитопланктона по водохранилищу варьировала в меньших пределах ( $0.040-2.559 \text{ г/м}^3$ ,  $\sigma^2 = 0.54$ ), чем в начале лета 1995 г. Максимальное ее значение наблюдалось выше водозабора г. Череповца, минимальное - в районе нижнего бьефа Угличской ГЭС. Средняя по станциям биомасса достигала наибольших величин в Моложском ( $1.474 \pm 0.473 \text{ г/м}^3$ ) и Шекснинском ( $1.853 \pm 0.449 \text{ г/м}^3$ ) плесах, наименьших в Волжском ( $0.433 \pm 0.134 \text{ г/м}^3$ ) и Главном ( $0.807 \pm 0.157 \text{ г/м}^3$ ), средняя для водоема ( $0.998 \pm 0.161 \text{ г/м}^3$ ) была ниже  $1 \text{ г/м}^3$ , что характерно для олиготрофных вод.

Такие же величины ( $0.493-0.974 \text{ г/м}^3$ ) в начале августа отмечались в маловодный период 1962-1977 гг. (Экология фитопланктона..., 2000). Они свойственны для летнего спада биомассы фитопланктона (Корнева, 1993; Митропольская, 1987, 1992).

Сезонные еженедельные наблюдения, выполненные в 1997 г. на станции Коприно в Волжском плесе, подтвердили летнюю картину умеренного развития фитопланктона, а также показали незначительное варьирование биомассы в период открытой воды (рис. 3.1).

Однако эти исследования были начаты лишь в конце июня, и весенний максимум, обычно обусловленный развитием диатомовых, был пропущен. Средняя за сезон биомасса ( $1.019 \pm 0.267 \text{ г/м}^3$ ,  $\sigma^2 = 0.99$ ) незначительно отличалась от среднегодовой ( $1.841 \pm 0.239 \text{ г/м}^3$ ,  $n = 17$ ), полученной в 1954-1981 гг., т.е. ее величина была обычной для данного участка. Численно в конце июня - начале июля здесь преобладали *Diatoma tenuis* Ag., *Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, характерные для весеннего фитопланктона. Уже в начале июля к ним начали присоединяться синезеленые *Aphanothece clathrata* W. et G. S. West и *Microcystis holsatica* Lemm., которые достигали соответственно 41 % и 87 % общей численности и преобладали в фитопланктоне

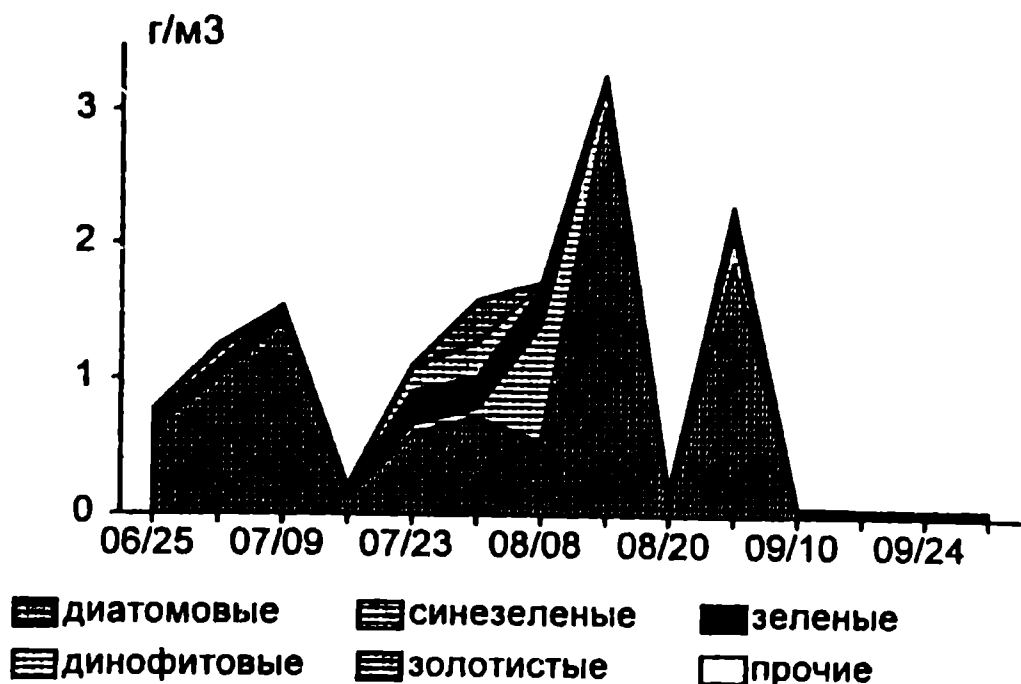


Рис. 3.1. Сезонная динамика биомассы фитопланктона на станции Коприно в 1997 г.

вплоть до октября. Начиная с августа, к ним присоединился *Microcystis aeruginosa* (12-29 %). Интересно отметить, что в 1997 г. в составе доминирующих видов отсутствовал *Aphanizomenon flos-aquae*, обычно определяющий облик планктонного сообщества водохранилища в летний период. О причине этого явления можно строить различные догадки. Следует вспомнить, что в доминирующих комплексах фитопланктона Шошинского плеса Ивановского водохранилища, начиная с середины 70-х годов, его постепенно вытеснил безгетероцистный *Planktothrix agardhii* Syn.: *Oscillatoria agardhii* Gom. (Корнева, 1998). По нашим данным последний превалирует среди синезеленых и в отдельных притоках Рыбинского водохранилища (р. Ягорба, август 1989 г), а в настоящее время увеличивается его участие в фитопланктоне Угличского (Корнева, 1999). С 1986 г. в Рыбинском водохранилище стала заметно возрастать представленность безгетероцистных синезеленых из родов *Microcystis* (*M. holsatica*, *M. incerta* Lemm.). (Корнева, 1993) и *Merismopedia* (наши данные 90-х годов). Увеличение подобных форм синезеленых может быть сопряжено с продолжающимся перераспределением соединений минерального азота (изменением соотношения нитратного и аммонийного азота), наблюдавшимся в Верхней Волге в середине 80-х годов (Былинкина и др., 1993). Известно, что увеличение содержания в воде аммонийного азота стиму-

лирует развитие безгетероцистных (неазотфиксирующих) синезеленых водорослей, а нитратного азота - гетероцистных - азотфиксирующих (Blomquist et al., 1994).

В августе 1997 г. на участках Шекснинского плеса, приближенных к центральной части водохранилища (ст. Мякса), был обнаружен *Actinocyclus normanii* (табл. 3.5). Наибольшее количество этого вида зафиксировано выше г. Череповца, что еще раз подтверждает факт его поступления из Шекснинского водохранилища (Корнева, в печати). Кроме этого, следует отметить значительное обилие в планктоне *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm. (Syn.: *C. comta* (Ehr.) Kütz.) - характерного обитателя вод Белозерского плеса Шекснинского водохранилища (Антро-погенное влияние..., 1981). Расположение станций, где встречался этот таксон, четко повторяло направленность шекснинского водного потока от верховьев Шекснинского плеса до верхнего бьефа Рыбинской ГЭС. При этом *Cyclotella radiosa* распространялась и в центральную часть водоема (ст. Наволок). За последние 20 лет в Рыбинском водохранилище этот вид отмечался крайне редко, в основном в постоянных препаратах диатомовых, приготовление которых требует сильной концентрации материала. Присутствие *Rhizosolenia* sp. в августе 1997 г. зарегистрировано как в Главном, так и Волжском плесах (ст. Коприно), причем в большем количестве, чем в 1995 г. (см. табл. 3.5).

Осенью 1998 г. варьирование средней по водоему биомассы (табл. 3.6) увеличилось до  $1.823 \pm 0.412$  г/м<sup>3</sup> ( $\sigma^2 = 2.54$ ) по сравнению с летними данными 1997 г., но было меньше, чем ранним летом 1995 г. В планктоне преобладали диатомовые, составляя в среднем по плесам 89-96 % от суммарной биомассы, доля синезеленых была очень незначительной (2-9 %). Доминирующие виды были представлены диатомовыми *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Actinocyclus normanii*, синезелеными *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. *Aulacosira islandica* превалировала на всех участках водоема, достигая 41-85 % биомассы альгоценоза. Солоновато-водный вселенец *Actinocyclus normanii* как ценозообразующий вид был отмечен в центральном плесе на ст. Средний Двор (табл. 3.7), что свидетельствует о дальнейшем расширении ареала вида в Рыбинском водохранилище. Белозерский представитель *Cyclotella radiosa* был обнаружен не только в Главном плесе, где он распространяется до западной части (ст. Брейтово).



Таблица 3.5

**Численность и биомасса *Actinocyclus normanii*, *Cyclotella radiosa* и *Rhizosolenia* sp. на станциях Рыбинского водохранилища в августе 1997 г.**

Станция	Численность, тыс. кл./л	Биомасса, г/м <sup>3</sup>
<i>Actinocyclus normanii</i>		
Выше г. Череповца	12	0.065
Торово	8	0.054
Любец	6	0.061
Мякса	0.5	0.008
<i>Cyclotella radiosa</i>		
Выше г. Череповца	20	0.062
Измайлово	1.5	0.012
Наволоок	0.5	0.003
Гаятино, русло	4	0.007
То же, левый берег	2	0.005
То же, правый берег	15	0.035
Верхний бьеф Рыбинской ГЭС	1	0.003
<i>Rhizosolenia</i> sp		
Коприно	4	0.004
Наволоок	2	0.002
Средний Двор	3	0.025
Измайлово	4	0.005
Всехсвятское	1	0.006
Гаятино, правый берег	3	0.014

Таблица 3.6  
Биомасса фитопланктона (г/м<sup>3</sup>) на станциях Рыбинского водохранилища 29 сентября - 2 октября 1998 г.

Станции	Синезе- леные	Диато- мовые	Зеле- ные	Эвгле- новые	Криптофи- товые	Динофи- товые	Желто- зеленые	Золо- тистые	Общая
Волжский плес									
Коприно	0.115	1.135	0.014	0	0	0	0	0	1.264
Молога	0.023	0.828	0.002	0	0	0.001	0	0	0.854
Главный плес									
Наволоч	0.140	0.517	0.029	0	0	0	0	0	0.686
Всехсвятское	0.294	2.484	0.035	0	0	0	0.052	0	2.865
Измайлово	0.188	2.239	0.039	0.001	0	0	0	0	2.467
Брейтово	0.053	5.715	0.013		0	0.008	0	0	5.789
Средний Двор	0.076	0.709	0.014	0	0	0	0	0	0.799
Гаятино	0.410	2.495	0.031	0	0	0	0	0.002	2.938
Волково	0.155	0.483	0.024	0	0	0	0	0	0.662
Переборы	0.012	0.828	0.015	0	0.001	0	0	0	0.866
В/б Рыбинской ГЭС	0.374	1.62	0.013	0.002	0	0.005	0	0	2.014
Шекснинский плес									
Мякса	0.061	0.169	0.006	0.001	0	0	0	0	0.237
Любец	0.023	0.506	0.008	0	0	0	0.011	0	0.548
Торово	0.005	1.004	0.003	0	0	0	0	0.001	1.013
Череповец	0.016	4.239	0.026	0.001	0	0	0.069	0.005	4.356

Показатели обилия *Actinocyclus normanii*, *Cyclotella radiosa* и *Rhizosolenia sp.* на станциях Рыбинского водохранилища в сентябре-октябре 1998 г.

Станция	Численность, тыс. кл./л	Биомасса, г/м <sup>3</sup>
<i>Actinocyclus normanii</i>		
У г. Череповца	2.0	0.022
Торово	2.4	0.036
Любец	5.3	0.067
Мякса	0.5	0.010
Гаятино	1.0	0.010
Средний Двор	1.0	0.012
<i>Cyclotella radiosa</i>		
У г. Череповца	1.5	0.015
Торово	1.5	0.008
Любец	3.0	0.023
Брейтово	1.0	0.004
Молога	0.5	0.002
Переборы	1.0	0.004
<i>Rhizosolenia sp</i>		
Мякса	1.0	0.002

Флора планктона Горьковского водохранилища несколько уступает по своему таксономическому богатству флоре Рыбинского (см. табл. 3.1 и 3.8). Это может объясняться меньшими размерами Горьковского водохранилища по сравнению с Рыбинским (см. гл. 1). Большему разнообразию биотопов Рыбинского водохранилища способствует поступление вод трех крупных притоков (Волга, Шексна и Молога), а также сложная морфометрия водоема.

Соотношение крупных систематических групп в обоих водоемах близко, наибольшим разнообразием выделяются зеленые и диатомовые водоросли. Однако Горьковское водохранилище характеризуется более высоким таксономическим богатством криптофитовых и динофлагеллят, а Рыбинское - синезеленых, эвгленовых и золотистых. Основным источником последних из них являются высокоцветные воды Моложского плеса.

**Таксономический состав фитопланктона Горьковского водохранилища по данным 1956 -1992 гг. (Охапкин и др., 1997)**

Отделы	Число видов	Число внутривидовых таксонов	Идентифицировано до рода	Общее число таксонов
<i>Cyanophyta</i>	78	16	-	94
<i>Chrysophyta</i>	40	6	-	46
<i>Bacillariophyta</i>	195	38	1	234
<i>Xanthophyta</i>	16	-	-	16
<i>Cryptophyta</i>	17	-	1	18
<i>Dinophyta</i>	22	2	1	25
<i>Raphidophyta</i>	-	-	1	1
<i>Euglenophyta</i>	32	5	-	37
<i>Chlorophyta</i>	327	24	3	354
Всего	727	91	7	825

В отдельные годы в составе флоры планктона Горьковского водохранилища насчитывали от 139 до 426 таксонов рангом ниже рода (табл. 3.9).

Таблица 3.9

**Многолетние изменения таксономического состава фитопланктона Горьковского водохранилища**

Отделы водорослей	Годы				
	1935 - 1939 <sup>1</sup>	1956 - 1957 <sup>2</sup>	1973 - 1975 <sup>3</sup>	1968-1970, 1972, 1975-1976 <sup>4</sup>	1989 - 1992 <sup>5</sup>
<i>Cyanophyta</i>	-	29	21	58	41
<i>Chrysophyta</i>	-	13	7	19	12
<i>Bacillariophyta</i>	140	89	33	112	150
<i>Xanthophyta</i>	-	3	1	6	4
<i>Cryptophyta</i>	-	9*	3*	15*	10
<i>Dinophyta</i>	-	-	-	-	6
<i>Raphidophyta</i>	-	-	-	-	1
<i>Euglenophyta</i>	-	28	8	32	14
<i>Chlorophyta</i>	-	139	66	184	156
Всего	235	310	139	426	394

Примечание. Данные работ: <sup>1</sup> - Есырева, 1945; <sup>2</sup> - Приймаченко, 1961; <sup>3</sup> - Лаврентьева, 1977; <sup>4</sup> - Кузьмин, 1980; <sup>5</sup> - данные авторов. \* - *Cryptophyta* + *Dinophyta*

По их общему числу и соотношению альгофлора за 57 лет наблюдений не претерпела существенных изменений. Среди новых таксонов в 1989-1992 гг. в единичных экземплярах обнаружен *Actinocyclus normanii*. Этот вид еще не достигал значительного обилия и регистрировался только в постоянных препаратах диатомовых водорослей. Возможно, прогрессирующее распространение *Actinocyclus* в Рыбинском водохранилище будет способствовать расширению его ареала с нарастанием численности и в Горьковском.

Весной в планктоне Горьковского водохранилища по биомассе доминировали *Aulacosira islandica*, *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth, *Stephanodiscus minutulus*, *S. binderanus*, *S. agassizensis*, *Cryptomonas ovata* Ehr., *Lyngbya bipunctata* Lemm. (Корнева, Соловьева, 1995). В конце мая 1990 г. и начале июня 1991 г. были обнаружены все перечисленные виды, а в середине мая 1992 г. лишь *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus minutulus*. Эти центрические диатомовые обычно формируют весенний максимум фитопланктона Рыбинского водохранилища. В период их доминирования в Горьковском наблюдалась самая высокая ( $5.146 \text{ г/м}^3$ ) весенняя биомасса (табл. 3.10).

Таблица 3.10

**Средняя биомасса фитопланктона Горьковского водохранилища  
в разные годы**

Период наблюдения	Число станций	Биомасса, $\text{г/м}^3$		
		речная часть	озеровидная часть	все водохрани- лище
1989, 23-26 VIII	9	$5.245 \pm 0.708$	$7.615 \pm 3.615$	$6.035 \pm 1.206$
1990, 29-30 V	10	$0.385 \pm 0.074$	$2.763 \pm 0.955$	$1.098 \pm 0.442$
2-3 VIII	8	$3.948 \pm 1.521$	$3.276 \pm 1.549$	$3.696 \pm 1.048$
2-4 X	9	$4.628 \pm 0.988$	$4.588 \pm 1.316$	$4.615 \pm 0.742$
1991, 8-11 VI	8	$0.617 \pm 0.064$	$1.692 \pm 0.939$	$0.886 \pm 0.254$
7-9 VIII	7	$5.603 \pm 1.001$	$5.752 \pm 1.250$	$5.667 \pm 0.714$
1992, 14-19 V	25	$5.146 \pm 0.359$	-	-
8-14 VII	9	$0.676 \pm 0.144$	-	-
5-13 VIII	26	$4.742 \pm 0.509$	-	-
1997, 8-10 VIII	9	$0.374 \pm 0.054$	$5.596 \pm 0.000$	$0.955 \pm 0.582$

Примечание: Здесь и в табл. 3.11 прочерк - отсутствие данных.

В конце мая и начале июня, вероятно, уже происходил спад развития водорослей, и биомасса снижалась до  $0.385-0.617 \text{ г/м}^3$ . Следует отметить, что в мае и августе 1992 г. отбор проб проводился на створах, и станции располагались не только на русле, но и у берегов речной части водохранилища. Однако весной средняя биомасса на русловых станциях ( $5.276 \pm 0.672 \text{ г/м}^3$ ) мало отличалась от таковой, рассчитанной с учетом прибрежных (см. табл. 3.10). Это обусловлено слабой развитостью мелководной зоны и, соответственно, отсутствием условий, формирующих высокопродуктивные сообщества со специфическим набором видов. В летнем планктоне в разные годы преобладали синезеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii* Kom., *M. viridis* (A. Br.) Lemm., *M. holsatica*, *Anabaena* sp., диатомовые *Stephanodiscus binderanus*, *S. agassizensis*, *Aulacosira granulata*, *A. ambigua*, *Sceletonema subsalsum*, криптофитовые *Cryptomonas marssonii* Skuja, *C. ovata*, *Chroomonas acuta*. Причем в 1997 г., когда из состава доминирующих видов Рыбинского водохранилища выпал *Aphanizomenon flos-aquae*, в Горьковском этот вид был отмечен только на станции Юрьевец в озеровидной части водоема. На остальных участках из синезеленых преобладали представители рода *Microcystis*. Летние величины биомассы фитопланктона в 90-е годы ( $3.948 - 5.603 \text{ г/м}^3$ ) были близки к полученным в предыдущие годы (табл. 3.11). Низкие ее значения в 1997 г. ( $0.374 \text{ г/м}^3$ ) сходны с июльскими в 1969 и 1992 гг. Осенью (октябрь 1990 г.) в водохранилище доминировали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aulacosira islandica* и *Melosira varians* Ag. Уровень развития фитопланктона был также близок к обычному.

Сравнение показателей обилия фитопланктона, полученных в 90-е годы и предыдущий период, показывает, что их значения в целом различались незначительно. Максимальные величины зафиксированы в 1970-1973 гг. - в годы с повышенной инсоляцией. Тогда же подъем биомассы наблюдался и в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993; Экология фитопланктона..., 2000).

Флористический состав фитопланктона Костромского расширения, который нами описывается впервые, представлен теми же отделами водорослей, что и в речной части водохранилища. Однако состав сообществ был достаточно пестрым и существенно отличался от планктоценозов руслового участка. Весной основной фон фитопланктона также составляли диатомовые водоросли. Около устья р. Костромы наряду со *Stephanodiscus minutulus* преобладали бесшовные пеннатные *Fragilaria crotonensis*. Из нитчатых центрических наибольшего развития достигала *Aulacosira ambigua*, входившая в состав доминирующего комплекса также и у д. Петрилово. Заметно увеличивалось разнообразие золотистых водорос-

лей, в районе р. Соть и у д. Спас был обнаружен *Mallomonas akrokomos* Ruthn., свойственный водам с низким уровнем трофии. Летом численно преобладали синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *M. holsatica*, соотношение которых на различных участках менялось. По биомассе синезеленым не уступали центрические диатомовые *Stephanodiscus minutulus*, *Aulacosira granulata* и *A. ambigua*. В целом фитопланктон Костромского расширения характеризовался невысоким уровнем развития. Весной суммарная биомасса и численность водорослей не превышала 0.76 г/м<sup>3</sup> и 3 млн. кл./л соответственно (в районе р. Костромы), а летом - 1.8 г/м<sup>3</sup> и 15 млн. кл./л (у д. Петрилово).

Таблица 3.11

Биомасса фитопланктона (г/м<sup>3</sup>) Горьковского водохранилища  
в разные годы (слой 0-2 м)

Год, месяц	Участок			Источник сведений
	речной	озеро- видный	все водохра- нилище	
Весна				
1956, V	0.14	0.67	0.62	Приймаченко, 1961
1957, V	4.52	2.64	2.95	То же
1970, VI	33.71	10.70	28.30	Кузьмин, 1974, 1980
1972, VI	8.65	-	-	Шахматова и др., 1975
V	44.60	11.09	26.91	Кузьмин, 1980
VI*	0.63	0.55	0.57	То же
1973, V	2.75	-	-	Шахматова и др., 1975
1975, V	0.90	0.47	0.55	Лаврентьева, 1977
1980, V	-	0.17	-	Охупкин, Субботина, 1987
1981, V	-	0.67	-	То же
VI	-	0.80	-	То же
Лето				
1956, VIII	0.85	1.04	1.01	Приймаченко, 1961
1957, VIII	2.80	4.81	4.75	То же
1968, VII	1.40	1.05	1.13	Лаврентьева, 1972

Год, месяц	Участок			Источник сведений
	речной	озеро- видный	все водохра- нилище	
1969, VII	0.68	0.96	0.90	Кузьмин, 1974
VII	1.00	1.30	1.30	Лаврентьева, 1974
1970, VII	2.12	3.14	2.75	Кузьмин, 1980
1972, VIII- IX*	-	-	5.30	Кузьмин, 1974
VIII	21.42	161.21	67.35	Кузьмин, 1980
1973, VIII	7.50	33.9	29.72	Лаврентьева, 1976
1974, VIII	0.34	3.60	2.88	Лаврентьева, 1977
1975, VII*	2.17	2.26	2.07	Кузьмин, 1980
VII	4.14	7.92	5.09	То же
1980, VII	-	1.19	-	Охалкин, Субботина, 1987
1981, VII	-	8.87	-	То же
VIII	-	9.83	-	То же

## Осень

1956, X	0.10	0.23	0.20	Приймаченко, 1961
1957, X	0.96	1.24	1.24	То же
1969, X	1.50	1.81	1.65	Лаврентьева, 1974
1970, IX*	1.89	1.77	2.22	Кузьмин, 1974, 1980
X	0.96	0.56	0.68	Кузьмин, 1980
1972, IX*	3.84	7.95	5.31	То же
X*	6.69	12.56	8.38	То же
XI	7.97	14.46	9.82	То же
1975, X	0.25	0.44	0.40	Лаврентьева, 1977
1980, X	-	4.73	-	Охалкин, Субботина, 1987
1981, X	-	0.87	-	То же

Примечание: \* - данные для слоя воды 0 м - дно.



Фитопланктон р. Шачи изучался в разные годы только в июне и октябре, тем не менее, на основании этих данных можно получить определенное представление о его составе. Всего зафиксировано 145 таксонов рангом ниже рода, из них: *Cyanophyta* -5, *Chrysophyta* -3, *Bacillariophyta* -42, *Cryptophyta* -3, *Dinophyta* -1, *Euglenophyta* -14, *Chlorophyta* -77. Биомасса фитопланктона на трех станциях в районе п. Медведково в июне изменялась от 1.868 до 2.413 г/м<sup>3</sup> при доминировании динофлагеллят - *Peridinium latum* Pauls и диатомовых - *Cyclotella meneghiniana*. В октябре биомасса составляла 0.188-0.434 г/м<sup>3</sup>, а доминирующие виды были представлены различными отделами водорослей: диатомовыми *Stephanodiscus minutulus*, *Cocconeis* sp.; криптофитовыми *Cryptomonas curvata* Ehr., *C. marssonii*; золотистыми *Synura* cf. *uvella* Ehr. em. Korsch.; динофитовыми *Glenodinium* sp.. К особенностям фитопланктона р. Шачи относится значительная представленность жгутиковых форм. Среди 5 видов синезеленых, обнаруженных в реке, следует отметить наличие лишь безгетероцистных форм из родов *Gloeocapsa*, *Gomphosphaeria*, *Microcystis*, а также два вида *Oscillatoria* - *O. agardhii* и *O. limosa*.

В мае и августе 1992 г. детально исследовался участок водохранилища, расположенный в зоне влияния Костромской ГРЭС. Весной суммарная численность и биомасса фитопланктона на разрезе, расположенном выше поступления теплового стока, не превышали 4.9 млн. кл./л и 4.4 г/м<sup>3</sup> соответственно, около водозабора они не менялись (4.7 млн. кл./л и 4.1 г/м<sup>3</sup>). В Шачинском заливе в месте сброса теплового стока, где температура воды составляла 16 °С и была в 2 раза выше фоновой на русле (8.2-8.6 °С), численность фитопланктона, обусловленная развитием мелкоклеточного *Stephanodiscus minutulus*, оставалась на прежнем уровне (4.4-4.9 млн. кл./л), однако биомасса снижалась до 3 г/м<sup>3</sup>. Это было связано с уменьшением обилия крупнопанцирных нитей представителя холодолюбивой флоры *Aulacosira islandica*, численность и биомасса которого не превышали 250-330 тыс. кл./л и 1.0-1.4 г/м<sup>3</sup> (в русловой части водохранилища эти показатели достигали 590-730 тыс. кл./л и 2.1-3.5 г/м<sup>3</sup>, соответственно). По мере удаления от места сброса при снижении температуры воды на 2-3 °С происходило постепенное уменьшение численности фитопланктона. На фоне этого в центре залива при температуре 14.2 °С наблюдалось восстановление обилия популяции *Aulacosira islandica* до 577 тыс. кл./л и 2.8 г/м<sup>3</sup>. Летом в месте выхода теплых вод наблюдался максимум развития синезеленых (125 млн. кл./л и 8.4 г/м<sup>3</sup>) при температуре 24.4 °С, которая была выше фоновой на русле на 2-3 °С. Как и весной, по мере удаления от места сброса обилие водорослей резко снижалось до 23 млн. кл./л и 1.6 г/м<sup>3</sup>, хотя температура воды практически не менялась, а в устье р. Шачи даже увеличивалась до 25 °С. В целом ин-

тегральные характеристики сообщества (суммарная численность и биомасса) в зоне влияния теплового стока варьировали в тех же пределах, что и в русловой части водохранилища (табл. 3.12).

Таблица 3.12

**Изменения показателей обилия фитопланктона Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС**  
(над чертой - май, под чертой - август 1992 г.)

Участок	Численность, млн. кл./л	Биомасса, г/м <sup>3</sup>
Русло Волги	<u>3 - 11</u>	<u>2.65 - 7.07</u>
	50 - 122	2.93 - 7.81
Шачинский залив	<u>0.5 - 5</u>	<u>0.51 - 4.95</u>
	9 - 125	0.64 - 8.44

Состав и уровень развития фитопланктона водоема-охладителя Костромской ГРЭС в общих чертах сходен с таковыми в русловой части водохранилища. Весной 1992 г. также доминировали диатомовые *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus minutulus*, а летом синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Изменение количественных суммарных характеристик фитопланктона вдоль температурного градиента происходило так же, как и в Шачинском заливе. Около сброса теплых вод отмечалось снижение относительного обилия *Aulacosira islandica*, которое варьировало от 30 до 46 % и было ниже, чем в водохранилище (50-80 %). Определенные закономерности прослеживались в распределении биомассы фитопланктона по акватории водоема-охладителя. Весной ее величины варьировали от 2.663 до 3.045 г/м<sup>3</sup>, летом - от 1.020 до 5.120 г/м<sup>3</sup> при максимальных в районе сброса. По мере удаления от сброса при снижении температуры воды (от 16.2 до 14.5 °С весной и от 27.6 до 23.6 °С летом) биомасса снижалась и на выходе из водоема составляла всего 0.506 г/м<sup>3</sup> весной и 0.637 г/м<sup>3</sup> летом, несмотря на высокое содержание в воде биогенных веществ (1.6 г/л общего азота и 0.44 мг/л общего фосфора<sup>1</sup>). Вызывает сомнение, что такой градиент биомассы был вызван разницей температуры воды в 2-4 °С. Подобный эффект может быть простимулирован и изменением гидродинамического режима в водоеме-охладителе, где, в частности, весной скорость течения составляет 5-14 см/с и намного ниже, чем в русловой части водохранилища (74 см/с)<sup>2</sup>. В таких условиях могло происходить торможение развития

<sup>1</sup> данные М.И. Васильевой

<sup>2</sup> данные С.А. Поддубного

видов рода *Aulacosira*, предпочитающих высокую степень подвижности воды (Лунд, 1966). Возможно, что резкое снижение обилия фитопланктона на выходе из водоема-охладителя вызвано и эффектом разбавления, связанным с поступлением вод р. Кешки. В летний период по мере удаления от источника поступления подогретых вод увеличивался вклад жгутиковых форм водорослей. Этому тоже могли способствовать снижение скорости течения и небольшие глубины - 1.5-2 м.

В целом наиболее чувствительными к изменениям температуры воды оказались отдельные группы водорослей. Весной с повышением температуры снижалась общая биомасса фитопланктона, обусловленная развитием диатомовых водорослей. Соответственно снижалось обилие холодолюбивых форм *Aulacosira islandica* и *A. subarctica*. Температурная зависимость показателя относительного обилия у весенних диатомей *Stephanodiscus binderanus* и *S. minutulus* была наоборот положительной (рис. 3.2).

Летом отмечалось положительное влияние температуры на развитие диатомовых (рис. 3.3), но реакция отдельных видов была различной.

Положительно реагировала на повышение температуры (свыше 25 °C) *Aulacosira granulata*, отрицательно - *Stephanodiscus binderanus* и *S. agassizensis*. Из других крупных таксономических групп наиболее чувствительными к температурному фактору были зеленые водоросли, численность которых нарастала в летний период в диапазоне температур 20-27 °C.

Таким образом, влияние теплых вод Костромской ГЭС на фитопланктон Горьковского водохранилища в основном проявлялось на уровне отдельных таксономических групп и популяций. По нашим данным наиболее чувствительными к изменению температуры оказались диатомовые водоросли. Известно, что на ростовые характеристики некоторых диатомовых положительно влияет температура около 10 °C (Козицкая, 1991). Схема Кернса (Cairns, 1956), демонстрирующая температурный оптимум видового богатства диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей, дает возможность говорить лишь о соотношении этих групп в диапазоне увеличения температуры от 20 до 40 °C. Если отвлечься от абсолютных значений температуры, то схема в целом совпадает с последовательностью сезонной смены доминирующих групп фитопланктона в водоемах умеренной зоны. Температурный фактор является одним из определяющих сезонную смену сообществ. Однако сведения о влиянии температуры на рост отдельных видов водорослей, тем более планктонных, достаточно скудны.

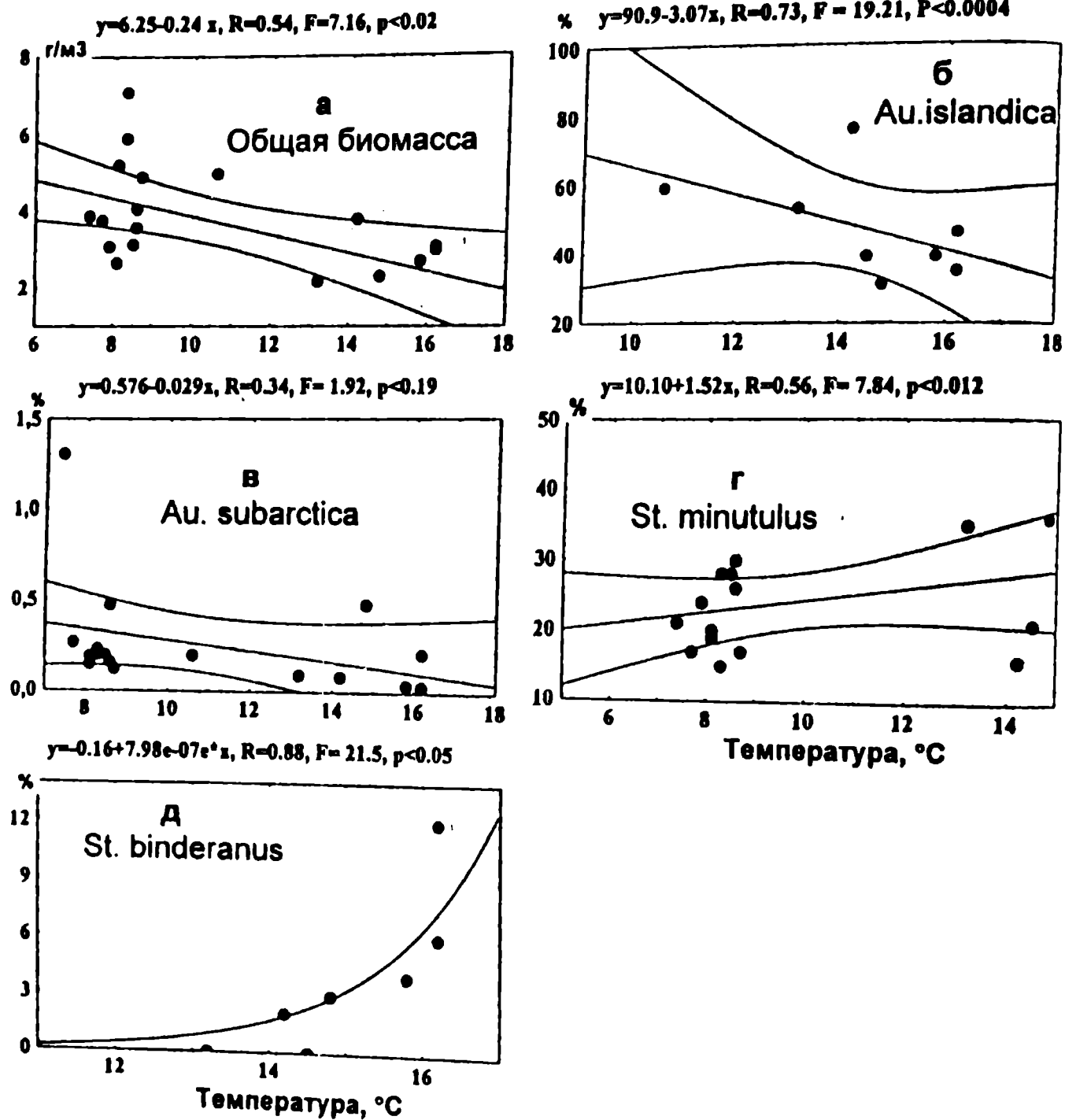


Рис. 3.2. Связь общей биомассы фитопланктона (а) и относительной биомассы отдельных видов водорослей (б-д) с температурой воды в мае 1992 г.

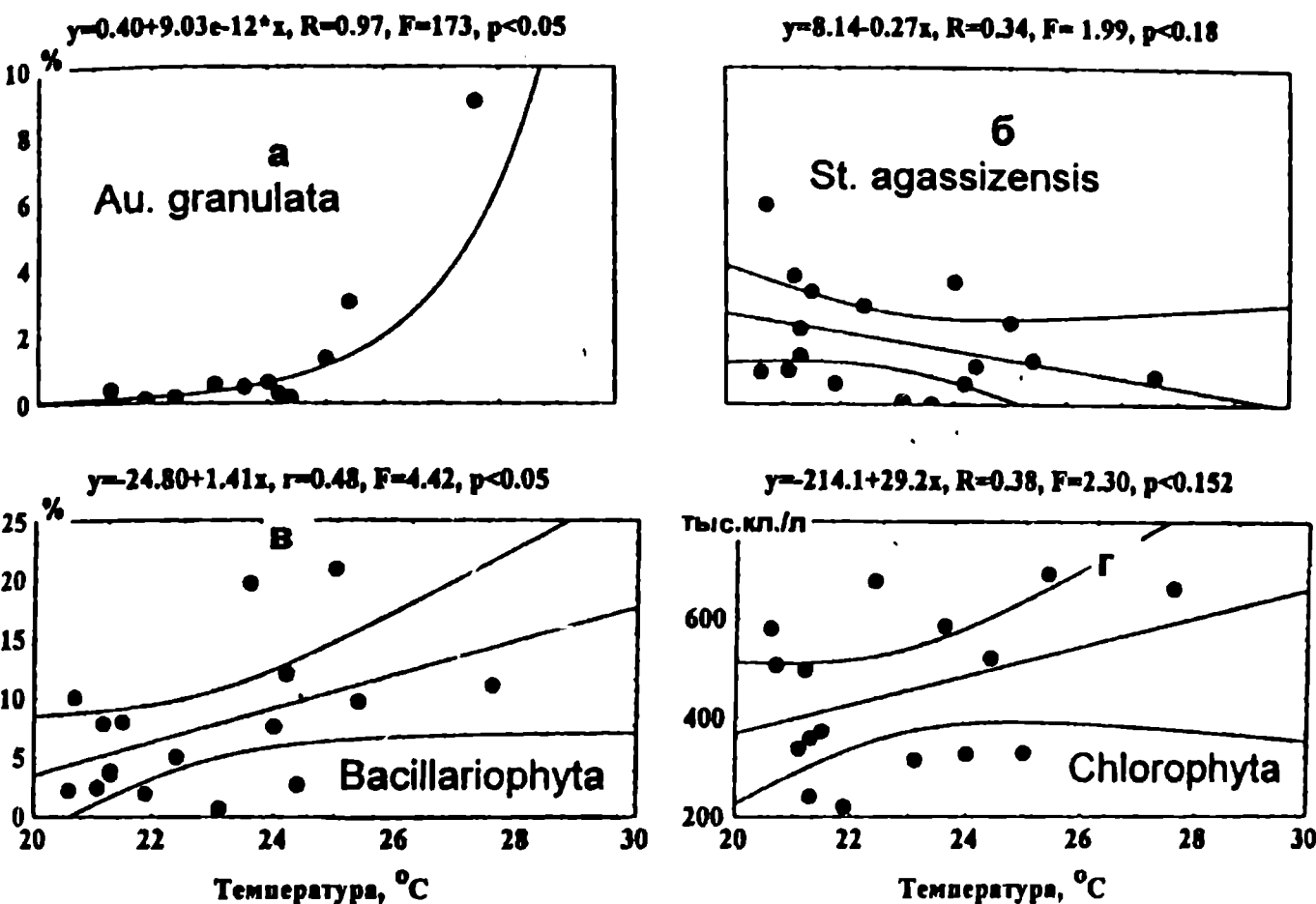


Рис. 3.3. Связь относительной биомассы отдельных видов (а, б) и обилия отдельных групп водорослей (в, г) с температурой воды в августе 1992 г.

В заключение следует отметить, что в 90-годы на общем фоне стабильности уровня развития фитопланктона Рыбинского и Горьковского водохранилищ, существенные изменения произошли в составе сообществ, что связано с распространением в водоемах представителей каспийской и белозерской флоры и свидетельствует о продолжающихся сукцессионных перестройках альгоценозов.

# РАСТИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

## ПИГМЕНТЫ ПЛАНКТОНА<sup>1</sup>

Исследования биологической продуктивности водоемов, а также закономерностей трансформации вещества и энергии в водных экосистемах неотъемлемой частью входят в любую комплексную экологическую программу. Фотосинтез водорослей и высших водных растений вместе с бактериальным хемосинтезом являются источником автохтонного органического вещества в водной экосистеме, составляющего энергетическую основу существования всех последующих звеньев трофической пирамиды от беспозвоночных до рыб. Основной фонд первичной продукции в крупных озерах и водохранилищах образуется за счет фотосинтеза фитопланктона. Исследования продуктивности фитопланктона многогранны, они охватывают широкий спектр экологических и физиологических показателей, среди которых к наиболее распространенным вместе с интенсивностью фотосинтеза относится содержание фотосинтетических пигментов. Растительные пигменты определяются инструментально и дают объективную информацию о динамике, пространственном распределении и состоянии альгоценозов, о формировании в водоеме зон с различной продуктивностью. Содержание основного пигмента зеленых растений хлорофилла «а» служит показателем обилия, продукционных возможностей водорослей и используется для оценки трофической принадлежности водоема. Дополнительные хлорофиллы «b» и «с», продукты превращения зеленых пигментов и растительные каротиноиды также выполняют жизненно важные функции в клетке и сообществе.

К настоящему времени накоплены обширные материалы по содержанию фотосинтетических пигментов в Горьковском и Рыбинском водохранилищах. На Рыбинском водохранилище регулярные сезонные наблюдения, начатые в 60-е годы, проводятся на стандартных станциях Волжского и Главного плесов, в отдельные годы в Моложском и Шекснинском плесах, а в последнее время - по расширенной сетке станций на всей акватории водохранилища. Полученные результаты достаточно полно отражены в публикациях (Елизарова, 1973, 1978; Минеева, 1986, 1993а; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, 1966, 1991, 1995; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Сигарева, 1986; Пырина и др., 1993; Mineeva,

---

<sup>1</sup> Раздел написан Н.М. Минеевой

Litvinov, 1998). Определение пигментов в Горьковском водохранилище проводится нами с 1989 г. (Минеева, 1995; Соловьева, 1998).

В основу настоящей работы положены данные, полученные в период с 1989 по 1995 гг. и дающие современное представление о состоянии автотрофного звена водохранилищ. Определение пигментов выполнено стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966), концентрации хлорофиллов «а», «b», «с» (Хл «а», Хл «b», Хл «с»), феопигментов и растительных каротиноидов рассчитано по соответствующим уравнениям (Jeffrey, Humphrey, 1975; Lorenzen, 1967; Parsons, Strickland, 1963).

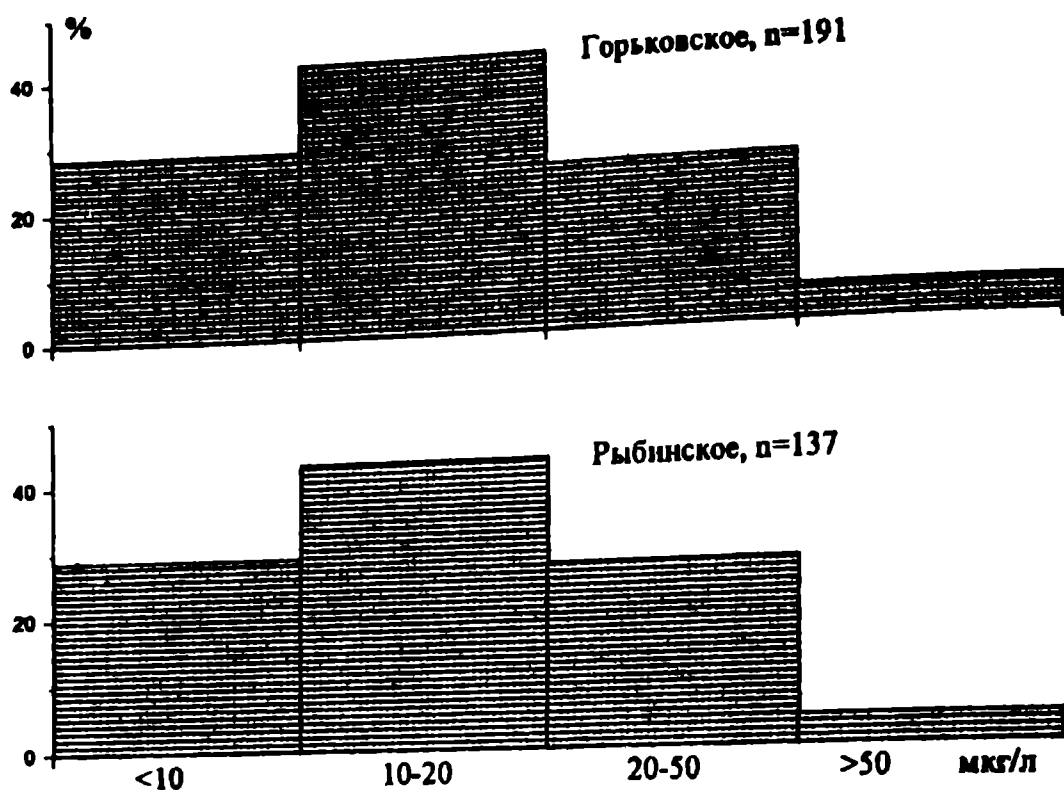
Содержание Хл «а» в Рыбинском водохранилище было представлено диапазоном величин, типичных для соответствующих периодов сезонного цикла фитопланктона (табл. 4.1). В июле 1989 г. оно составило 8.2-26.2 мкг/л в Волжском плесе, 6.3-27.0 мкг/л в Главном, 9.5-51.7 мкг/л в Шекснинском, и 13.6-32.8 мкг/л в Моложском. В 1992 г. концентрации изменялись от 7 до 52 мкг/л, в 1993 г. - от 6 до 116 мкг/л, в 1995 г. - от 6 до 79 мкг/л. Диапазон наиболее часто встречаемых величин составил 10-30 мкг/л (рис. 4.1).

Таблица 4.1

Содержание хлорофилла «а» (мкг/л) в Рыбинском водохранилище

Период наблюдения	Волжский плес	Главный плес	Шекснинский плес	Моложский плес	Водохранилище
1989, VII	16.1±2.4	16.5±1.9	30.3±4.4	21.1±2.2	24.4±2.5
1992, VIII	9.0±0.9	35.8±16.3	-	-	22.0±3.3
V-X	18.8±3.2	-	-	-	-
1993, VIII	37.5±19.9	16.8±7.0	-	-	27.0±7.8
V-X	12.0±2.3	-	-	-	-
1995, VII	27.2±10.5	11.1±1.3	31.0±3.8	19.6±2.8	22.4±6.5

Примечание: Здесь и в таблицах 4.2-4.7 приведены средние с ошибкой ( $X \pm m_x$ ). Прочерк - отсутствие данных.



**Рис. 4.1. Частота встречаемости концентраций хлорофилла «а» в Рыбинском (а) и Горьковском (б) водохранилищах.**  
(n - число наблюдений)

Анализ литературных данных (Елизарова, 1973, 1978; Минеева, 1986, 1993а; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, 1966, 1991, 1995; Пырина, Минеева, 1990; Пырина, Сигарева, 1986; Mineeva, Litvinov, 1998) показывает, что в течение всего периода наблюдений с 1969 г. содержание Хл «а» в водохранилище изменялось в широком диапазоне от минимальных 1-3 до максимальных 100-150 мкг/л, отражая динамику биомассы фитопланктона. Сезонный ход Хл «а» характеризуется весенним, летним, а в отдельные годы еще и осенним подъемами. Такой тип сезонной сукцессии фитопланктона типичен для водоемов умеренной зоны и, как будет показано ниже, наблюдается также в Горьковском водохранилище.

Содержание Хл «а» в Горьковском водохранилище также изменялось в широких пределах от 3 до 88 мкг/л, отражая особенности сезонного развития и пространственного распределения фитопланктона. Весной (май 1992 г.) оно составило 7-18 мкг/л при средних около 11 мкг/л, затем снижалось почти вдвое в конце мая - начале июня (среднее около 6 мкг/л). Максимальные значения и наибольший диапазон величин (от минимальных 3-25 до максимальных 40-88 и средних 13-33 мкг/л) отмечались в августе, довольно высокие (15-20 мкг/л) - осенью в октябре (табл. 4.2).



## Содержание хлорофилла в Горьковском водохранилище

Период наблюдения	Хлорофилл «а», мкг/л		n	Cv, %
	пределы	среднее		
1989, VIII	15.0-60.5	33.8±3.3	9	29
1990, VI	2.7-13.2	6.2±1.3	10	66
VIII	4.1-47.8	17.1±3.4	8	56
X	5.3-19.5	12.5±1.3	9	31
1991, VI	4.3-6.4	5.8±0.2	8	10
VIII	10.7-88.2	17.0±1.5	8	25

*Примечание:* Здесь и в таблицах 4.4-4.6: n - число станций, Cv - коэффициент вариации средних.

Уровень весенних и раннелетних величин, вероятно, указывает на завершающий этап весеннего максимума фитопланктона, который формируют диатомовые водоросли (Охапкин и др., 1997), и переход к весенне-летней депрессии, соответствующей сезонной смене сообществ. Это можно предположить по аналогии с сезонными изменениями Хл «а» в сопредельном Рыбинском водохранилище, в котором по данным многолетних наблюдений (Пырина, Сигарева, 1986; Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990) в разгар весеннего пика отмечаются более высокие концентрации пигмента, достигающие 40-50 мкг/л. В августе получены величины, типичные для летнего сообщества с преобладанием синезеленых водорослей, осенние концентрации характерны для соответствующего сезонного «диатомового» максимума. Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций Хл «а» в Горьковском водохранилище так же, как и в Рыбинском, составляет 10-20 мкг/л (см. рис. 4.1).

Остальные пигментные характеристики в обоих водохранилищах представлены величинами, типичными для планктона пресных вод. В фонде зеленых пигментов Хл «а» является преобладающим и составляет в среднем 58-92 % от их общей суммы, на долю Хл «b» приходится от 1 до 17 %, Хл «с» - 7-26 % при невысоких абсолютных концентрациях (табл. 4.3). Относительное содержание Хл «а» достигает максимальных значений летом в период массовой вегетации синезеленых водорослей, в это же время снижается относительное содержание Хл «b». Доля Хл «с» варьирует в меньшей степени, отражая постоянное присутствие в составе фитопланктона диатомовых водорослей. Содержание растительных каротиноид-

дов соизмеримо с Хл «а», показатели, характеризующие их соотношение (пигментный индекс  $E_{480}/E_{664}$  и отношение концентраций К/Хл - см. табл. 4.5), колеблются около 1. Концентрации феопигментов невелики, их относительное содержание в среднем составляет 12-37 % от суммы с Хл «а».

Горизонтальное распределение фитопланктона в обоих водохранилищах характеризуется значительной крупномасштабной неоднородностью, особенно выраженной в период летнего максимума. Об этом свидетельствует широкий диапазон величин, высокие значения ошибки средней и коэффициентов вариации средних (табл. 4.2, 4.4, 4.5). В периоды сезонной депрессии различия в пространственном распределении фитопланктона выражены в меньшей степени, разница между предельными концентрациями и коэффициенты вариации снижаются.

Анализ данных, полученных на Рыбинском водохранилище в течение длительного периода, показывает, что в зависимости от внешних условий повышенное обилие фитопланктона (концентрации Хл «а») может наблюдаться на различных участках акватории. Из 4-х плесов водохранилища с начала 80-х годов максимальными концентрациями Хл «а» и биогенных веществ выделяется Шекснинский плес, подверженный сильному антропогенному воздействию расположенного в его верхней части промышленного комплекса г. Череповца (Минеева, 1986). Увеличение концентраций Хл «а» отмечается также в зонах слияния водных масс, которые можно рассматривать как зоны экотонов. Типичным примером может служить район слияния водных масс собственно водохранилища, рек Волги и Мологи: по данным многолетних наблюдений стандартная станция, расположенная на границе Волжского и Главного плесов устойчиво характеризуется высокими показателями обилия фитопланктона. Кроме этого при продолжительном штиле летом в центральной части водохранилища отмечается массовое развитие синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды. Однако это наблюдается нечасто, т.к. над большим открытым пространством создаются благоприятные условия для повышенной ветровой активности. В качестве примера можно привести 1972 и 1981 гг. (Пырина, Сигарева, 1986; Пырина, Минеева, 1990), которые характеризовались преобладанием жаркой маловетреной погоды и высоким обилием летнего фитопланктона.

Горизонтальное распределение фитопланктона находится «в противофазе» с гидрологической ситуацией. Максимальные пространственные градиенты концентраций Хл «а» отмечаются не весной, когда в водными массами (различия в температуре, электропроводности, цветности), а летом, когда гидрологические показатели сглаживаются. Эти тенденции хорошо иллюстрирует картина пространственного распределения кон-

Таблица 4.3

## Пигментный состав планктона Рыбинского и Горьковского водохранилищ

Период наблюдения	Хл «а»		Хл «b»		Хл «с»		Феопигменты		Каротиноиды, μSPU/л	E <sub>480</sub> /E <sub>664</sub>
	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%		
Рыбинское водохранилище										
1991, V	10.0±1.8	69±4	1.0±0.2	11±2	2.5±0.4	20±2	4.2±0.8	37±5	7.7±0.9	1.04±0.07
VIII	10.1±1.3	80±2	0.7±0.1	7±1	1.3±0.1	13±1	2.4±0.3	22±4	9.1±1.0	1.12±0.06
1992, VIII	9.4±1.2	85±1	<1	<1	1.6±0.2	15±1	1.2±0.1	15±3	7.1±0.8	0.89±0.02
1993, VI	11.4±1.2	81±2	0.5±0.1	4±1	1.9±0.2	15±2	3.8±0.5	29±3	11.0±0.8	1.15±0.07
VIII	27.3±7.8	94±1	0.1±0.1	<1	1.9±0.5	6±1	2.4±0.2	12±2	30.4±9.2	1.24±0.05
1994, VII	9.0±0.9	87±1	0.6±0.1	6±1	0.8±0.2	7±1	1.3±0.3	16±3	6.5±0.6	0.85±0.02
Горьковское водохранилище										
1989, VIII	31.8±3.7	89±1	<0.1	<1	3.6±0.3	10±1	4.6±0.8	15±2	24.5±4.2	0.80±0.07
1990, VI	6.1±0.7	58±2	1.6±0.01	17±1	2.5±0.2	25±1	2.8±0.3	36±4	7.6±0.7	1.33±0.06
VIII	17.6±5.6	82±2	0.2±0.01	4±2	2.3±0.4	14±2	2.7±0.5	17±5	15.7±2.3	1.03±0.02
X		85±1		3±1		12±1	4.5±0.6	35±6	10.9±0.9	1.01±0.04
1991, VI	5.6±0.2	60±3	1.3±0.01	14±2	2.6±0.4	26±2	2.0±0.4	26±6	7.5±0.3	1.45±0.06
VIII	24.7±5.2	82±2	0.7±0.01	4±1	3.9±0.5	14±1	3.2±0.5	19±4	23.8±5.3	1.0±0.06
1992, V	11.7±0.4	85±1	0.2±0.01	3±1	2.4±0.9	14±1	3.9±0.2	28±1	9.9±0.3	0.98±0.02
VIII	26.7±2.2	92±1	0.1±0.01	2±0.4	1.6±0.2	8±1	5.5±0.6	21±2	24.0±2.0	1.05±0.02

Таблица 4.4

**Характеристика пространственного распределения фитопланктона  
(по содержанию Хл «а») в Рыбинском водохранилище**

Период наблюдения	Хлорофилл, мкг/л		n	Cv, %
	пределы	среднее		
1989, VII	6.7-72.9	24.4±2.5	36	61
1992, V	1.4-20.0	8.2±0.5	44	44
VIII	7.1-52.1	21.9±2.5	12	75
1993, VI	7.0-19.2	11.5±0.6	11	34
VIII	9.7-116	27.0±4.3	13	105
1994, VI	5.1-17.4	9.5±0.5	18	34
1995, VII	7.1-78.6	24.8±3.2	17	87

Таблица 4.5

**Характеристика пространственного распределения фитопланктона  
(по содержанию Хл «а») в речной части Горьковского водохранилища**

Период наблюдения	Хлорофилл «а», мкг/л		n	Cv, %
	пределы	среднее		
1992, V <sup>1</sup>	7.8-17.1	11.3±0.7	26	31
Тот же <sup>2</sup>	6.7-17.6	10.6±1.0	12	32
VIII <sup>1</sup>	7.2-80.0	26.8±3.1	25	58
Тот же <sup>2</sup>	7.6-19.8	13.0±1.3	8	29
X <sup>2</sup>	3.8-5.9	4.7±0.3	7	6
1993, VI <sup>2</sup>	6.3-13.6	8.9±0.8	9	26
VII	3.4-40.0	9.0±3.7	9	124
X	7.4-14.6	10.5±0.6	14	22

Примечание: <sup>1</sup> - участок от г. Ярославля до г. Плеса, <sup>2</sup> - 20-км участок ниже плеса в районе г. Рыбинска.

концентраций Хл «а» в июле 1989 г. Минимальные величины в этот период были ниже 10 мкг/л, а максимальные достигали 73 мкг/л на глубоководных станциях и превышали 100 мкг/л на мелководьях (Минеева, 1993).

В Горьковском водохранилище, которое имеет значительную протяженность, морфометрически неоднородные участки и принимает речные воды различного генезиса, повышенное содержание Хл «а», как правило, отмечаются на станциях, расположенных вблизи городов, в том числе - промышленных центров Рыбинска, Ярославля, Костромы, Кинешмы, а также ниже поступления подогретых вод Костромской ГРЭС (Охупкин и др., 1997). Можно предположить, что формирование зон с высоким обилием фитопланктона (зон повышенной продуктивности) здесь связано с антропогенным воздействием. Содержание Хл «а» в верхней части испытывает непосредственное влияние Рыбинского водохранилища и определяется обилием фитопланктона этого водоема. Увеличение концентраций пигмента часто отмечается в нижнем озеровидном расширении, что может быть как результатом замедления скорости течения, так и поступления вод притоков - рек Елнати, Немды, Унжи. Это может наблюдаться в центре плеса (август 1990 г.) или в приплотинном участке (в августе 1989 и 1991 гг. и июне 1990 г.). Средние концентрации Хл «а» в речной и озеровидной части водохранилища могут быть представлены или близкими величинами (август 1989 и 1990 гг., июнь 1991 г.), или различаться в 1.6-2 раза (август 1991 г., июнь 1990 г. соответственно) (табл. 4.6). Однако во всех случаях их различия статистически недостоверны (критерии Стьюдента ниже критического значения, равного 2.36 при  $P < 0.05$ ).

Таблица 4.6

**Среднее содержание хлорофилла «а» (мкг/л) в Горьковском водохранилище**

Период наблюдений	Речная часть (n=6)	Озеровидная часть (n=3)	Критерий Стьюдента
1989, VIII	34.8±7.5	31.0±13.3	0.2
1990, VI	4.4±0.5	9.3±2.6	1.9
VIII	19.0±3.0	15.6±6.5	0.5
X	12.2±2.1	13.4±2.7	0.4
1991, VI	5.2±0.4	6.1±0.3	0.8
VIII	40.9±13.2	26.0±6.5	1.0

Существенное влияние на горизонтальное распределение фитопланктона оказывают гидродинамические условия и морфометрические

особенности участков. К такому заключению приводит картина распределения концентраций Хл «а» на поперечных разрезах в речной части: различия между ними на правобережной и левобережной станции составили 20-70 % в мае 1992 г. и возросли до 3.5 раз в августе (Охалкин и др., 1997).

Содержание Хл «а» в сестоне широко используется для оценки трофического состояния водоемов (Винберг, 1960; Likens, 1975 и др.). Предпочтение при этом отдается не потенциальной (содержание биогенов), а именно реализованной биомассе фитопланктона (Трифенова, 1993). Если сопоставить существующие шкалы, то можно выделить следующие категории трофности:

олиготрофные	< 1-3 мкг/л Хл «а»
мезотрофные	3 - 10 мкг/л
умеренно эвтрофные	10 - 15 мкг/л
эвтрофные	15 - 30 мкг/л
гипертрофные	30 - 60 мкг/л
политрофные	> 60 мкг/л.

Для оценки трофии используются средние за год или вегетационный сезон, максимальные (чаще летние) и наиболее часто встречаемые концентрации пигмента. В обоих водохранилищах средние и наиболее часто встречаемые концентрации Хл «а» характерны для эвтрофных вод, а максимальные летние - для гипер- и политрофных. Принадлежность водохранилищ к эвтрофному типу подтверждается и высоким содержанием основных биогенных элементов общего азота и общего фосфора (Былинкина, 1993; Минеева, 1995; Минеева, Разгулин, 1995).

Использование стандартного спектрофотометрического метода (SCOR-UNESCO, 1966) дает возможность получить набор пигментных характеристик, включающий кроме основного пигмента Хл «а» дополнительные хлорофиллы «b» и «с», продукты распада хлорофилла феофитины и желтые пигменты каротиноиды. Все они играют определенную роль в экологической физиологии клетки и сообщества в целом, отражая обилие, продуктивность, состояние альгоценозов, их приблизительный состав и условия существования. Дополнительные хлорофиллы содержатся у представителей определенных таксонов: Хл «b» в клетках зеленых и эвгленовых водорослей, Хл «с» - диатомовых, золотистых, динофитовых и криптофитовых (Водоросли..., 1989; Саут, Уиттик, 1990). Это наиболее распространенные обитатели пресных вод в умеренных широтах и, в частности - в водохранилищах Волги (Волга и ее жизнь, 1978; Корнева, Соловьева, 1996 и др.). Состав каротиноидов многообразен (в общей сложности в природных системах идентифицировано около 500 желтых пигментов: Бриттон, 1986) и также специфичен (Водоросли..., 1989), но стандартное определение в смешанном ацетоновом экстракте

позволяет оценить лишь их суммарное содержание без идентификации отдельных пигментов. Вместе с каротиноидами Хл «b» и Хл «с» играют роль дополнительных светосборщиков, расширяя спектр используемой при фотосинтезе световой энергии. Кроме этого желтые пигменты выполняют светозащитную функцию, предохраняя хлорофилл от фотоокисления (Тарчевский, 1977; Эдвардс, Уокер, 1986).

Первая попытка рассмотреть изменчивость некоторых пигментных показателей в зависимости от трофности (на примере водохранилищ Волги), а также от степени закисления природных вод (на примере озер Дарвинского заповедника) была предпринята нами ранее (Минеева, 1993б; Mineeva, 1995). Здесь мы остановимся на характеристике этих изменений более подробно.

Исходя из того, что в основу трофических шкал положено содержание Хл «а», его концентрации были ранжированы по возрастанию величин и разбиты на классы, близкие к границам выделенных трофических категорий. Для каждого класса рассчитывали средние значения остальных пигментных характеристик и сопоставляли их с Хл «а».

По мере увеличения концентраций Хл «а» каждый из рассмотренных показателей претерпевает определенные изменения, которые носят сходный характер в обоих водохранилищах (табл. 4.7). Средние для каждого выделенного класса величины в обоих водоемах в большинстве случаев различаются незначительно. Тесная корреляционная связь каждой переменной с содержанием основного пигмента свидетельствует об их сопряженной изменчивости (табл. 4.8).

Близкая к функциональной прямая пропорциональная зависимость ( $R^2 = 0.99$ ) отмечена между Хл «а» и суммарным количеством зеленых пигментов (Хл «а», «b», «с»), а также между Хл и каротиноидами (рис. 4.2, 4.3). Все они характеризуют обилие фитопланктона и могут быть использованы для оценки трофического состояния вод. Известны работы (Foy, 1987), где биомассу водорослей рекомендуется оценивать именно по содержанию растительных каротиноидов.

Дополнительные пигменты (Хл «b» и Хл «с») ведут себя по-разному (см. рис. 4.2). Хл «с» так же, как и два предыдущих показателя, увеличивается прямо пропорционально Хл «а». Это согласуется с данными по составу планктонных альгоценозов, доминирующие комплексы которых в обоих водохранилищах формируют в основном диатомовые водоросли (Корнева, 1993; Охапкин и др., 1997). Содержание Хл «b», напротив, снижается: в Горьковском водохранилище - резко при концентрациях Хл «а» 10-15 мкг/л, в Рыбинском плавно во всем диапазоне Хл «а». Хл «b» отражает развитие зеленых водорослей, которые постоянно присутствуют в планктоне обоих водохранилищ и входят в состав доминирующих видов (Охапкин и др., 1997, Экология фитопланктона..., 2000).

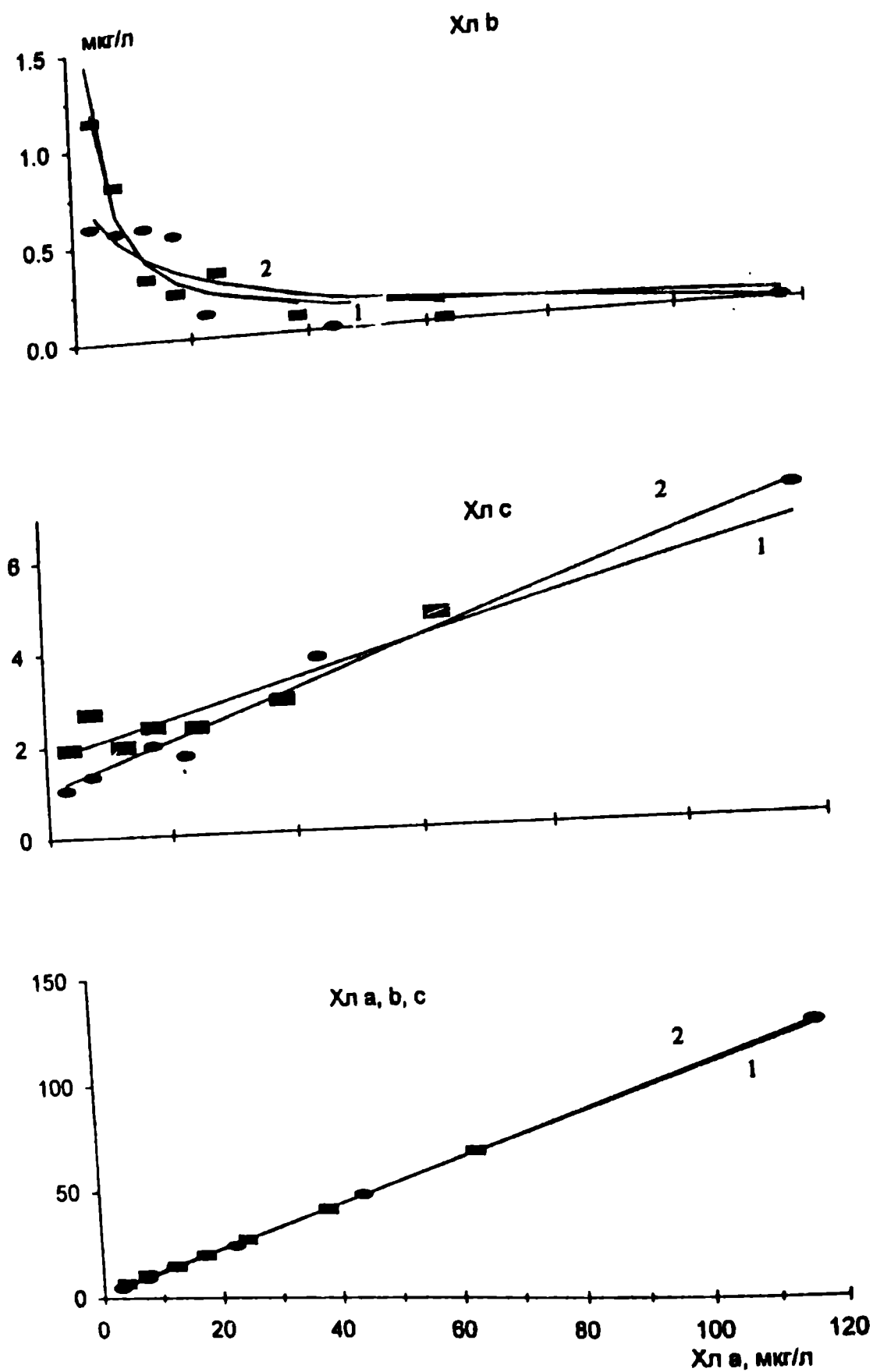


Рис. 4.2. Изменения содержания дополнительных хлорофиллов и суммы зеленых пигментов в водах разной трофии в Рыбинском (1) и Горьковском (2) водохранилищах



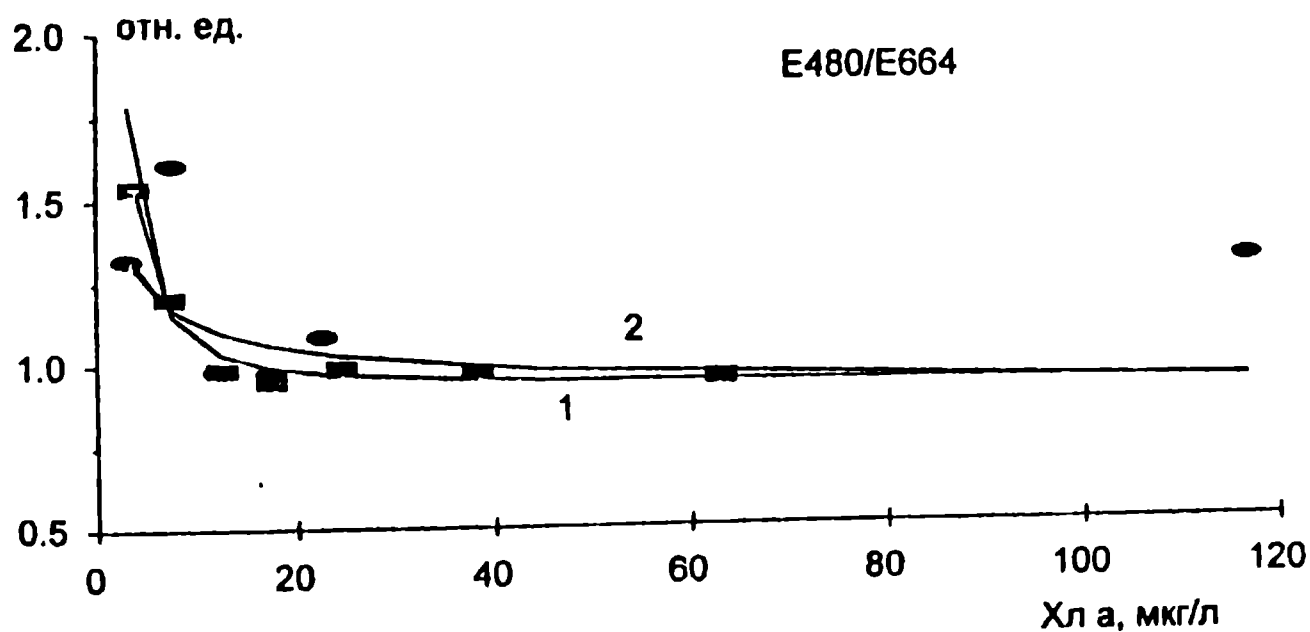
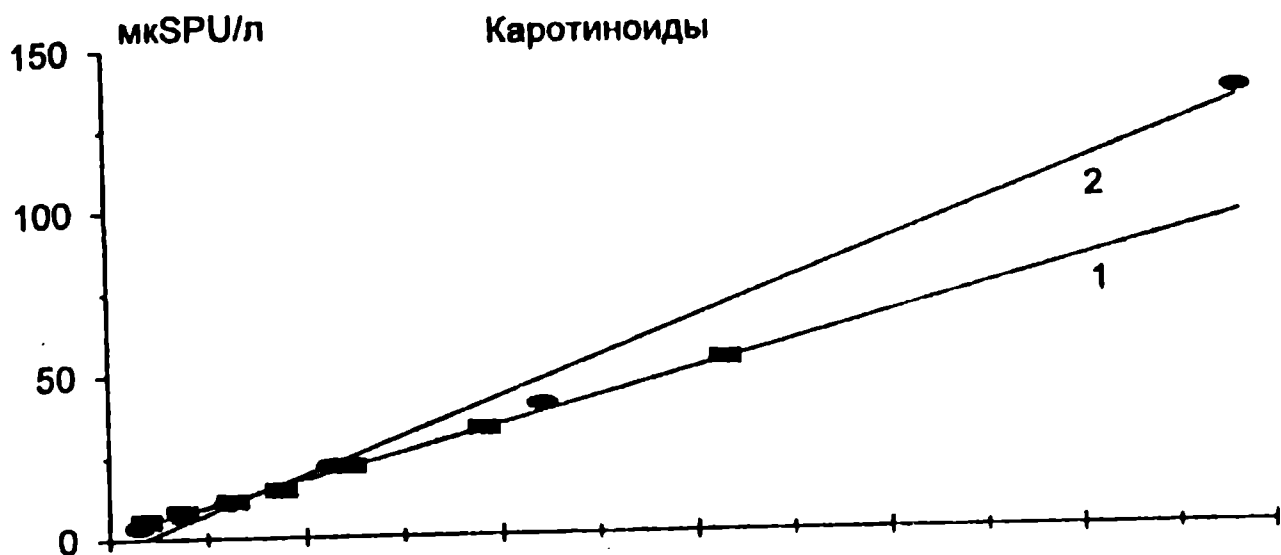


Рис. 4.3. Изменение содержания каротиноидов и соотношения желтых и зеленых пигментов в водах разной трофии в Рыбинском (1) и Горьковском (2) водохранилищах

Таблица 4.7

Изменение пигментных характеристик планктона в водах разной трофии

Хл «а»	Хл «b»	Хл «с»	% Хл «а»	% Хл «b»	% Хл «с»	Хл «а» + «b» + «с»	Феопигменты	% феопигментов	Каротиноиды	E <sub>480</sub> /E <sub>664</sub>	К/Хл	п
Горьковское водохранилище												
3.9±0.2	1.1±0.2	1.9±0.3	57.3±3.7	16.0±2.4	26.7±2.0	6.9±0.5	2.4±0.4	48.2±5.4	5.6±0.5	1.54±0.09	1.44±0.08	12
7.4±0.2	0.8±0.1	2.7±0.5	70.6±2.0	7.4±1.0	22.0±1.4	10.9±0.5	2.5±0.2	29.3±2.1	8.0±0.2	1.20±0.03	1.11±0.03	48
12.6±0.2	0.3±0.1	1.9±0.1	85.0±0.8	1.9±0.5	13.0±0.6	14.8±0.3	3.7±0.3	25.3±1.7	11.1±0.3	0.98±0.02	0.89±0.02	46
17.5±0.2	0.2±0.1	2.4±0.2	87.5±0.9	1.0±0.4	11.5±0.7	20.1±0.3	4.1±0.4	20.7±1.9	14.6±0.5	0.95±0.02	0.83±0.02	34
24.6±0.6	0.3±0.2	2.3±0.3	90.6±1.3	1.0±0.6	8.4±0.9	27.2±0.7	4.2±0.4	16.6±1.4	21.7±0.8	0.99±0.03	0.89±0.02	23
38.3±1.4	0.1±0.1	2.8±0.6	93.4±1.1	0.2±0.2	6.4±1.2	41.2±1.7	7.8±1.1	19.7±2.2	32.6±1.5	0.97±0.02	0.85±0.02	21
63.0±4.6	0.01±0.01	4.5±1.0	93.6±1.2	0.02±0.0	6.4±1.2	67.5±5.2	5.0±1.0	10.0±2.2	52.8±6.6	0.95±0.07	0.83±0.06	9
Рыбинское водохранилище												
3.1±0.2	0.6±0.1	1.0±0.1	65.6±4.3	12.7±2.6	21.7±1.8	4.8±0.2	3.1±0.9	49.8±4.5	3.6±0.3	1.32±0.07	1.21±0.07	15
7.5±0.2	0.6±0.1	1.2±0.2	80.8±1.9	5.8±1.0	13.5±1.2	9.4±0.3	1.8±0.2	22.0±2.8	6.8±0.3	1.61±0.42	0.90±0.03	30
12.3±0.3	0.6±0.2	2.0±0.2	83.8±1.8	3.7±0.9	12.5±1.2	14.8±0.4	2.7±0.3	20.7±2.4	10.5±0.4	0.98±0.03	0.86±0.03	25
17.4±0.4	0.5±0.2	1.9±0.2	87.8±1.4	2.6±0.9	9.6±1.2	19.9±0.5	3.4±0.4	19.2±1.9	14.8±1.0	0.97±0.06	0.84±0.05	18
22.6±0.8	0.1±0.1	1.7±0.4	92.5±1.9	0.5±0.4	7.0±1.7	24.4±0.6	1.9±0.4	8.6±1.5	21.6±2.2	1.08±0.07	0.95±0.07	6
44.2±2.9	0.01±0.01	3.7±0.8	92.1±2.0	0.02±0.0	7.9±2.0	47.9±2.5	6.9±3.2	16.7±8.2	39.7±5.9	2.82±1.80	0.88±0.11	5
116.6	0.01	6.8	94.5	0.0	5.5	123.4	3.3	2.9	134.9	1.3	1.16	1

Примечание: Хл «а», Хл «b», Хл «с»; Хл «а»+ «b»+ «с», феопигменты - мкг/л; % Хл «а», % Хл «b», % Хл «с» - процент от их суммарного содержания; % феопигментов - от суммы с Хл «а»; каротиноиды - мСПУ/л; п - число наблюдений.

Различия в форме зависимости могут быть связаны с особенностями состава фитопланктона в конкретные периоды наблюдения. Вклад хлорофиллов в общий фонд зеленых пигментов тесно связан с содержанием Хл «а» (рис. 4.4). По мере роста происходит быстрое увеличение его собственного процентного содержания и одновременное уменьшение доли Хл «b» и Хл «с». При концентрации основного пигмента около 20 мкг/л все три показателя достигают своего предела, который составляет около 90 % для Хл «а», 7-10 % для Хл «с» и менее 1-2 % для Хл «b».

Вместе с Хл «а» возрастают концентрации феопигментов и снижается относительное (процент от суммы с хлорофиллом) количество (рис. 4.5). Уменьшение абсолютного и относительного содержания феопигментов в водоемах мезотрофии в Рыбинском (1) и Горьковском (2) водохранилищах. Эти показатели, как и три предыдущих, изменяются нелинейно, но для первого из них наблюдается плавное увеличение во всем диапазоне Хл «а», для второго - довольно резкое уменьшение при концентрациях Хл «а» ниже 10-15 мкг/л. Концентрации феопигментов в наименьшей степени связаны с Хл «а», содержание объясняет только 62 % их изменчивости. Это дает основание считать феопигменты в водной толще наряду с сестоном, в состав которого входят клетки водорослей, служат и другие компоненты взвеси, среди них растительные остатки (детрит, взмученные седименты, пеллеты бесцветных). К факторам образования феопигментов в водоеме относят световое воздействие, динамику водных масс, пресс зоопланктона (Бульон, 1983). Присутствие феопигментов отводится наиболее существенная роль. Уменьшение относительного содержания феопигментов, отмечаемое в высокопродуктивном водоеме (оз. Неро), связано с преобладанием здесь мелкоклеточного зоопланктона, который потребляет крупные клетки водорослей (Сигарева, 1993).

К показателям состояния сообщества относятся процентное содержание феопигментов, а также количественное соотношение зеленых пигментов, выраженное через отношение концентраций каротиноидов и Хл «а» ( $K/Хл$ ) или оптических плотностей в максимумах поглощения ( $E_{480}/E_{664}$ ). Эти показатели также демонстрируют тесную связь с Хл «а», которая носит нелинейный характер (см. рис. 4.6). Все они резко снижаются с ростом Хл «а» до 10-15 мкг/л и уже не так сильно меняются при его содержании выше 20 мкг/л. Судя по соотношению каротиноидов и хлорофилла, мезотрофные воды относятся к «каротиноидному» (Бокова, 1988) типу с  $K/Хл > 1$ , эвтрофные - к «хлорофилловому» ( $K/Хл < 1$ ). Это должно соответствовать отрицательной в первом случае и положительной во втором направленности биотического сдвига в экосистеме (Одум, 1975), который выражается через соотношение функциональных величин первичной продукции и деструкции в толще во-

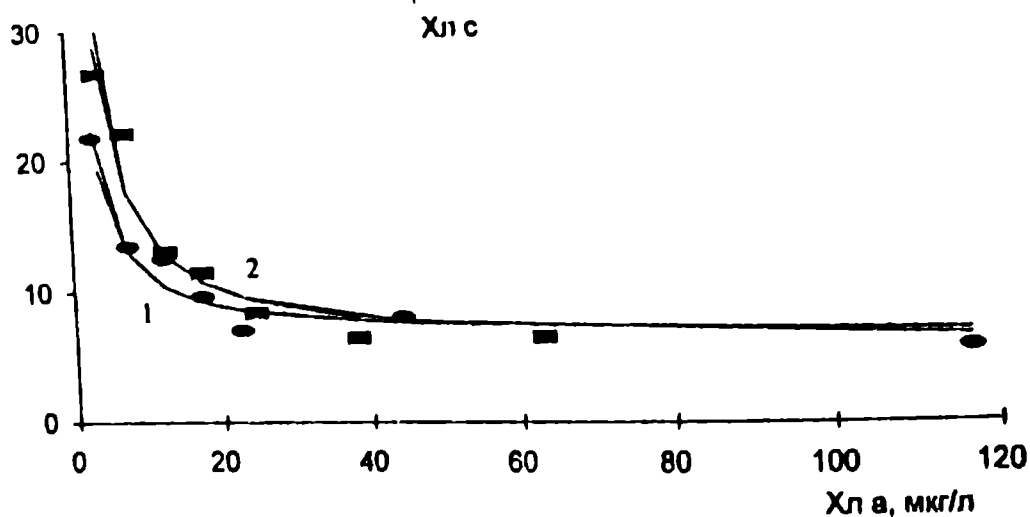
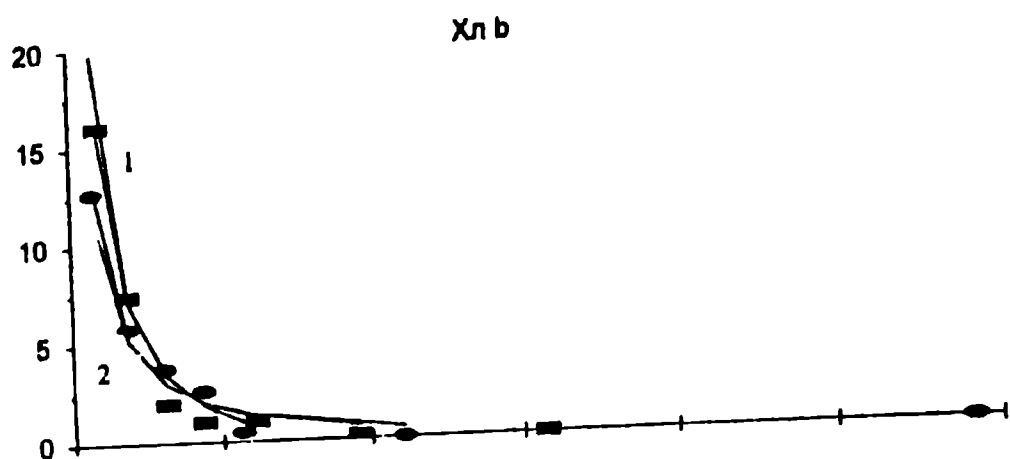
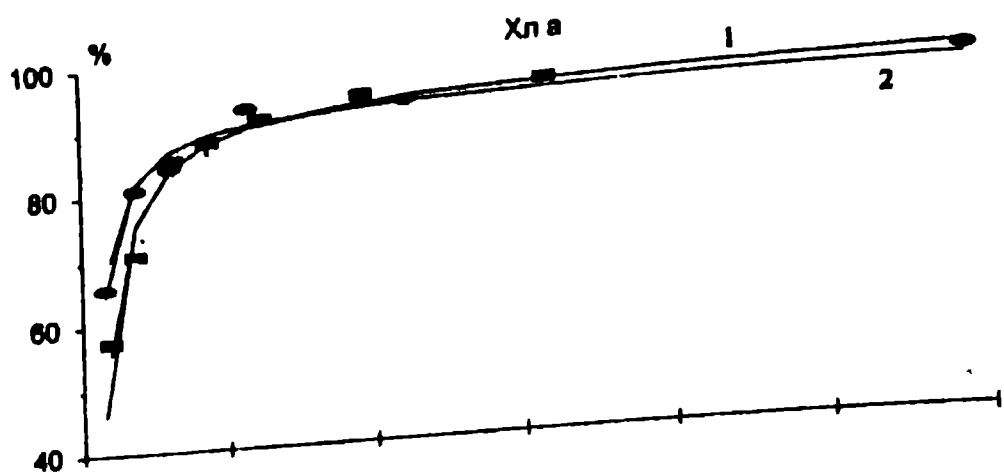
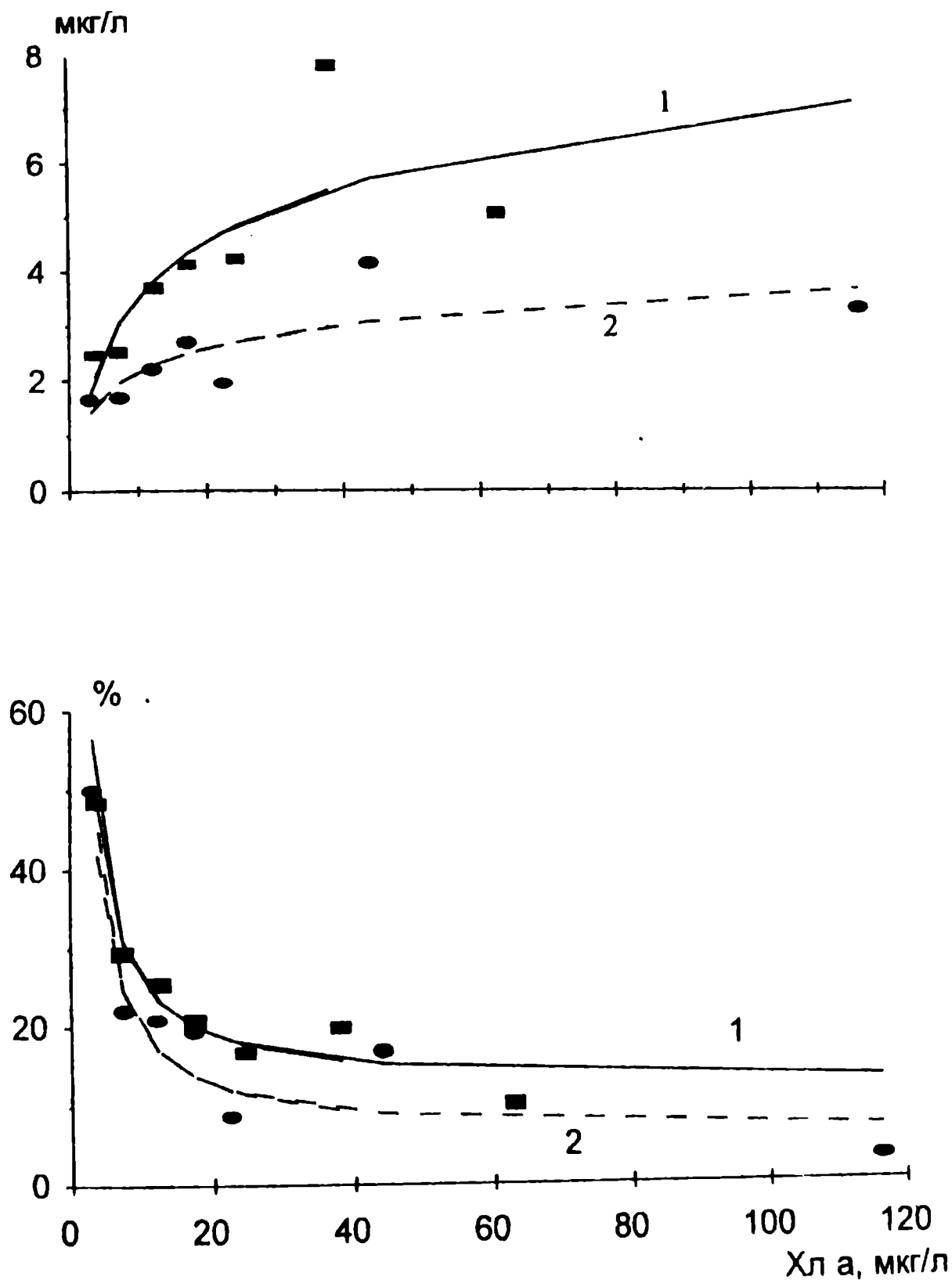


Рис. 4.4. Изменение относительного содержания зеленых пигментов в водах разной трофи в Рыбинском (1) и Горьковском (2) водохранилищах



**Рис. 4.5. Изменение абсолютного и относительного содержания феопигментов в водах разной трофи в Рыбинском (1) и Горьковском (2) водохранилищах**

**Характеристика связи пигментных характеристик планктона (у)  
с содержанием Хл «а» (х)**

Показатели	Уравнение регрессии	
	Рыбинское водохранилище	Горьковское водохранилище
Хл «b»	$y = 0.93 - 0.20 \ln x \quad (0.73)$	$y = 4.10 x^{-0.92} \quad (0.94)$
Хл «с»	$y = 1.03 + 0.05 x \quad (0.98)$	$y = 1.74 + 0.04 x \quad (0.81)$
Хл «a+b+c»	$y = 1.53 + 1.04 x \quad (0.99)$	$y = 2.52 + 1.02 x \quad (0.99)$
% Хл «а»	$y = 94.04 - 91.94/x \quad (0.97)$	$y = 96.40 - 157.56/x \quad (0.98)$
% Хл «b»	$y = -0.40 + 41.98/x \quad (0.97)$	$y = -2.04 + 68.22/x \quad (0.98)$
% Хл «с»	$y = 5.64 + 89.35/x \quad (0.93)$	$y = 6.36 + 49.96/x \quad (0.95)$
Феопигменты	$y = 0.70 + 0.62 \ln x \quad (0.62)$	$y = 0.04 + 1.50 \ln x \quad (0.62)$
% феопигментов	$y = 5.83 + 138.83/x \quad (0.94)$	$y = 12.03 + 139.57/x \quad (0.95)$
Каротиноиды	$y = -4.18 + 1.17 x \quad (0.99)$	$y = 1.58 + 0.81 x \quad (0.99)$
$E_{480}/E_{664}$	$y = 0.85 + 0.87 x^{-0.5} \quad (0.64)$	$y = 0.93 + 5.06 x^{-1.56} \quad (0.98)$
K/Хл	$y = 0.82 + 1.12/x \quad (0.81)$	$y = 0.75 + 2.60/x \quad (0.96)$

*Примечание:* В скобках - коэффициент детерминации  $R^2$  при  $P < 0.05$ .

В итоге можно констатировать, что изменение всех пигментных характеристик сопряжено с содержанием Хл «а» и определенным образом соответствует грациям трофности. При этом показатели обилия фитопланктона (сумма зеленых пигментов Хл «а», «b», «с», каротиноиды) линейно и практически функционально связаны с Хл «а» и, следовательно, также могут быть использованы при оценке трофического статуса. Для тех характеристик, изменение которых по градиенту трофии нелинейно, наиболее резкие изменения отмечаются при переходе от мезотрофных вод к эвтрофным. Соотношение зеленых пигментов довольно четко отражает особенности состава альгоценозов - постоянное присутствие в планктоне обоих водохранилищ диатомовых водорослей, содержащих Хл «с», переход к преобладанию в планктоне эвтрофных вод синезеленых водорослей, которые не содержат дополнительных хлорофиллов, и параллельное этому переходу снижение обилия (относительного вклада)

зеленых водорослей, в клетках которых присутствует Хл «b». Если связывать относительное содержание феопигментов и пигментные индексы ( $K/Хл$  и  $E_{480}/E_{664}$ ) с состоянием сообщества фитопланктона, то эвтрофные воды можно рассматривать как более благоприятную среду для его существования. Снижению этих показателей должны способствовать высокая обеспеченность клеток биогенным питанием, оптимальные световые условия и низкий пресс выедания. Все это в той или иной степени соответствует особенностям эвтрофных вод.

Таким образом, по общему уровню содержания основного фотосинтетического пигмента хлорофилла «a» (средним за сезон, максимальным летним и наиболее часто встречаемым величинам) в настоящее время Рыбинское и Горьковское водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа. При этом в ходе сезонной сукцессии в соответствии с обилием фитопланктона изменяется конкретная ситуация, и в отдельные периоды в водоеме отмечается диапазон концентраций Хл «a», отражающий почти весь спектр трофического состояния от мезотрофного до политрофного. Вместе с основным пигментом в водах разной трофии отмечается сопряженное изменение всех пигментных характеристик, определяемых спектрофотометрическим методом. Содержание растительных каротиноидов и сумма зеленых пигментов, которые характеризуют обилие альгоценозов, а также содержание Хл «c» связаны с Хл «a» прямой зависимостью. Изменение остальных показателей по градиенту трофии происходит нелинейно и довольно четко отражает переход от мезотрофии к эвтрофному состоянию. Все пигментные характеристики могут служить полезным индикатором состояния экосистемы при проведении экологического мониторинга.

## ПИГМЕНТЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ<sup>2</sup>

Растительные пигменты донных отложений (ДО) в настоящее время не входят в число обязательных характеристик при мониторинге и комплексном изучении водных экосистем. Тем не менее, информация, которую несут эти показатели, представляет интерес для познания закономерностей первичного продуцирования, круговорота органического вещества и механизмов функционирования экосистемы в целом. Отдельные попытки связать хлорофилл ДО с трофическим состоянием водоема и процессами эвтрофирования предпринимались исследователями и ранее (Давыдова, Трифонова, 1979; Трифонова, 1983; Guilizzoni et al., 1983; Swain, 1985; Möller, Sharf, 1986). Основанием для разработки соответст-

---

<sup>2</sup> Раздел написан Л.Е. Сигаревой и Н.А. Тимофеевой

вместе с тем профинансировать работу. В частности, финансирование исследований, направленных на изучение особенностей функционирования водных экосистем и генофонда пресноводных организмов (Алиев, Гусев, 1986). Научные ДУ привлекают не только научных работников, но и специалистов в прикладной области, например, в области охраны окружающей среды (Zyly, 1986), что имеет большое значение для изучения истории водоемов. В результате исследований в области функционирования пресноводных экосистем на других профинансированных участках водных экосистем в прикладных целях, например, в области охраны окружающей среды, или рассматривать как интегрированные показатели антропогенных и геологических процессов, зависящих от особенностей и экологического состояния водных экосистем.

Содержание растительных пигментов в грунте реки Чирчик в районе Рыбинского водохранилища изучалось летом и осенью 1995 и 1997 гг. Полученные результаты позволили впервые составить о распределении пигментов в ДУ Волжского и Главного водоема (Евдокимова, 1996; Сагарова, Шарипова, 1996; Экология фитоценозов..., 2000). Первые данные о содержании растительных пигментов в ДУ Горьковского водохранилища были получены летом и осенью 1996 и 1997 гг. В 1996 г. исследования проводились на 13 станциях, которые были приурочены к водозабору крупных городов, в 1997 г. число станций было увеличено до 25 за счет речной части водохранилища.

Методика отбора проб и особенности расчета пигментных пигментов ДУ подробно описаны ранее (Экология фитоценозов..., 2000). Суммарное содержание хлорофилла и феофитина, называемое индексом седиментационного хлорофилла ( $X_{cl}$ ), рассчитывали по формулам Лоренца (Lorenz, 1967) и выражали на единицу массы сухого осадка грунта ( $CO$ ) или органического вещества ( $OB$ ). Содержание  $OB$  определялось по потере массы сухого грунта после прокаливания при температуре около  $600^{\circ}C$  (Арифуллина, 1961).

Содержание желтых и зеленых пигментов оценивали по величине пигментных индексов  $E_{440}/E_{665}$  и  $E_{440}/(1.7 E_{665})$  - отношению оптических плотностей водного экстракта при длинах волн 440 и 665 нм (области поглощения каротиноидов и хлорофилла  $a$ ), 665 нм - после подкисления экстракта. Первый из них является аналогом общепринятого индекса  $E_{440}/E_{665}$ , второй предложен нами и позволяет учитывать влияние феофитина на соотношение каротиноидов и хлорофилла.

В Рыбинском водохранилище распределение пигментов верного 1-2 см слоя грунта по площади дна на стандартных русловых станциях было неравномерным (табл. 4.9). Содержание  $X_{cl}$  на профундальных



участков. Водосодержание песка представлено данными исследования 1 в Гли-  
нах различается по порядку. Максимальные концентрации для слоев 0-5  
см достигали 488 мг/г СО (Сугаров, Мирована, 1996). Экологиче фото-  
индикаторы... 2000, для слоев 0-2.5 см они были еще выше (табл. 4.10).

Таблица 4.9

Важнейшие характеристики грунтов в слое 0-5 см  
на стандартных станциях Рыбинского водохранилища  
(средние и ноя-октябрь, 1976 г., n = 8)

Станция	X <sub>г</sub> мг/г СО	Фосфорный %	E <sub>г</sub> , E <sub>г</sub>	E <sub>г</sub> (1.7 E <sub>г</sub>
Водосодержание				
Коприно	164.9 ± 13.2	75 ± 4	2.28 ± 0.07	1.51 ± 0.04
Минора	233.6 ± 24.1	65 ± 3	1.95 ± 0.11	1.40 ± 0.07
Глинистый песок				
Нижнее	26.7 ± 13.7	84 ± 6	4.62 ± 1.65	2.85 ± 0.91
Средний Двор	288.7 ± 50.6	80 ± 4	2.42 ± 0.18	1.58 ± 0.10
Нижнее	44.6 ± 23.7	85 ± 5	2.18 ± 0.30	1.42 ± 0.13
Березово	83.9 ± 12.1	79 ± 4	2.08 ± 0.09	1.37 ± 0.04

Примечание: Здесь и в таблицах 4.11, 4.12, 4.16 приведены средние с  
ошибками (X<sub>г</sub>), n – число наблюдений.

Таблица 4.10

Содержание органического хлороформа в слое 0-2.5 см  
(I - мг/г СО, II - мг/г ОВ) и характеристики грунтов  
Рыбинского водохранилища в 1997 г.

Станция	г, м	Тип грунта	ПНП %	X <sub>г</sub>	
				I	II
Водосодержание					
Водосбор г. Углич	9.0	песчаный ил	13.6	245	1.81
У г. Углич	10.0	то же	4.1	59.0	1.43
там же	3.0	крупный илестый песок	1.2	0.9	0.01
5 км ниже г. Углич	11.0	илестый песок	0.8	4.7	0.58
там же	9.0	серый песчаный ил	3.4	18.5	0.56
10 км ниже г. Углич	3.0	крупный илестый песок	1.5	9.6	0.04

Станция	h, м	Тип грунта	ППП, %	Хл <sub>сеп</sub>	
				I	II
Водозабор г. Мышкина	11.0	илистый песок	1.4	8.8	0.64
У г. Мышкина	9.0	крупный илистый песок	1.1	4.8	0.45
5 км ниже г. Мышкина	12.0	серый ил	13.7	129.2	0.95
там же	8.0	серый песчанистый ил	12.9	128.8	1.00
10 км ниже г. Мышкина	8.0	средний илистый песок	0.8	2.3	0.28
У о. Шумаровского	17.0	серый ил	21.5	165.2	0.77
Коприно	11.0	то же	16.8	111.7	0.66
Молога	13.0	то же	19.4	247.2	1.28
У п. Переборы	17.0	то же	22.7	593.6	2.61
там же	15.0	серый песчанистый ил	13.0	205.6	1.57
Моложский плес					
У г. Весьегонска	6.5	песчанистый ил	5.3	76.9	1.43
У д. Противье	7.0	серый ил	14.5	138.8	0.94
Шекснинский плес					
Выше г. Череповца	7.5	серый ил	9.2	39.1	0.43
Торово	4.5	илистый песок	2.5	13.3	0.53
Любец	11.3	торфогенный ил	22.7	164.2	0.72
Мякса	7.5	то же	29.7	211.1	0.74
Главный плес					
Брейтово	11.0	серый ил	16.1	162.3	1.01
Наволоч	7.0	илистый песок*	6.9	2.2	0.04
там же	9.0	торфогенный ил	29.9	219.8	0.72
Измайлово	7.0	илистый песок*	9.0	3.2	0.04
Средний Двор	9.0	серый ил	19.3	90.3	0.39
там же	9.5	торфогенный ил	19.7	128.1	0.63
У д. Гаютино	5.5	пылеватый песок	0.8	10.2	1.28
Русло против д. Гаютино	8.5	торфогенный ил	21.2	175.7	0.83
У д. Захарьино	4.5	пылеватый песок	1.2	1.6	0.13
Всехсвятское	8.5	песчанистый ил	7.2	32.6	0.60
Волково	16.5	то же	14.6	138.7	0.95
У Рыбинской ГЭС	16.5	то же	24.0	142.3	0.59

Примечание: Здесь и в таблицах 4 - 7: h - глубина станции, ППП - потеря массы грунта при прокаливании; \* тип грунта верхнего 0.5-см слоя.

На ст. Молога, для которой получен наиболее продолжительный ряд данных, концентрации  $X_{\text{сед}}$  в слоях 0-2.5 и 0-5 см (247 и 233 мкг/г СО) сопоставимы со средним за вегетационный сезон 1977 г. его содержанием в наилке, равном 211 мкг/г СО (Елизарова, 1996). При этом максимум  $X_{\text{сед}}$ , отмеченный в верхнем 0-0.5 см слое седиментов (386 мкг/г СО), был ниже величины, полученной 20 лет назад и составившей 99.9 мкг/г СО чистого хлорофилла + 361 мкг/г СО феопигментов. Это позволяет считать, что темпы накопления седиментационного хлорофилла в ДО русловой зоны водохранилища за прошедшие годы изменились незначительно.

Установлено (Möller, Sharf, 1986), что содержание седиментационного хлорофилла в отложениях олиготрофного типа не превышает 13 мкг/г СО, в мезотрофных составляет 13-60, в эвтрофных – 60-120 и гипертрофных - более 120 мкг/г СО. В соответствии с данной шкалой, содержание  $X_{\text{сед}}$  в отдельных пробах изменялось в пределах величин, известных для грунтов всех трофических типов. Участки, занятые песками, характеризуются минимальными концентрациями  $X_{\text{сед}}$ , свойственными отложениям олиготрофного типа. Илистые грунты содержат неодинаковое количество пигментов, которое в большинстве случаев превышает пограничную величину между эвтрофным и гипертрофным типом седиментов (см. табл. 4.10).

Распределение феопигментов и каротиноидов по площади дна в слоях грунта 0-5 см и 0-2.5 см (см. табл. 4.9, 4.11) характеризуется общими закономерностями (Экология фитопланктона..., 2000). Увеличение степени деградации пигментного фонда ДО наблюдается в речной части Волжского и центре Главного плесов - в районах с повышенной гидродинамической активностью, которая препятствует накоплению растительной органики.

Средние величины пигментных характеристик ДО на разных участках водохранилища различаются незначительно (табл. 4.11). Только в Моложском плесе показатель соотношения желтых и зеленых пигментов  $E_{480}/(1.7 E_{665к})$  несколько возрастает. Учитывая более высокую цветность воды в этом плесе (см. гл. 2), можно предположить, что увеличение индекса частично происходит за счет гумуса, адсорбированного осевшей на дно взвесью. Все рассмотренные пигментные характеристики ДО выше величин, характерных для фитопланктона, что свидетельствует о значительной деградации пигментов в осадках.

Сведения о вертикальном распределении пигментов ДО пытаются использовать для датирования процессов эвтрофирования в озерах (Давыдова, Трифонова, 1979; Трифонова, 1983; Adams, Prentki, 1986). Однако характер вертикальных изменений, особенно в поверхностных слоях

Таблица 4.11  
 Характеристики фонда седиментационных пигментов и грунтов в плесах Рыбинского водохранилища  
 по данным 1997 г. (слой 0-2.5 см)

Влажность, %	ППП, %	Хл <sub>ссл</sub>		Феопигменты %	E <sub>480</sub> /E <sub>665</sub>	E <sub>480</sub> /(1.7 E <sub>665</sub> )
		мкг/г СО	мг/г ОВ			
Волжский плес						
<u>21.1-83.4</u>	<u>0.81-22.71</u>	<u>2.3-593.6</u>	<u>0.28-2.61</u>	<u>59-99</u>	<u>1.65-3.12</u>	<u>1.01-1.92</u>
51.7 ± 6.6	9.21 ± 2.12	126.1 ± 40.6	1.02 ± 0.17	85 ± 3	2.28 ± 0.13	1.47 ± 0.08
Моложский плес						
<u>50.3-74.1</u>	<u>5.27-14.46</u>	<u>76.9-138.8</u>	<u>0.94-1.43</u>	<u>67-83</u>	<u>2.45-3.60</u>	<u>1.78-2.37</u>
62.2 ± 16.8	9.87 ± 6.50	107.9 ± 43.8	1.18 ± 0.34	75 ± 11	3.03 ± 0.81	2.08 ± 0.42
Шекснинский плес						
<u>30.7-86.0</u>	<u>2.53-29.67</u>	<u>13.3-211.1</u>	<u>0.43-0.74</u>	<u>69-84</u>	<u>1.87-2.47</u>	<u>1.22-1.68</u>
64.9 ± 14.4	16.01 ± 7.14	106.9 ± 55.3	0.60 ± 0.09	78 ± 4	2.14 ± 0.17	1.46 ± 0.12
Главный плес						
<u>23.7-83.0</u>	<u>0.77-29.91</u>	<u>1.6-219.8</u>	<u>0.04-1.28</u>	<u>67-91</u>	<u>1.44-3.25</u>	<u>0.81-2.05</u>
58.7 ± 6.4	14.14 ± 2.77	92.3 ± 23.8	0.60 ± 0.12	82 ± 2	2.32 ± 0.16	1.51 ± 0.11
Весь водоем						
<u>59.4 ± 6.8</u>	<u>12.31 ± 3.20</u>	<u>108.3 ± 22.7</u>	<u>0.85 ± 0.20</u>	<u>80 ± 4</u>	<u>2.44 ± 0.31</u>	<u>1.63 ± 0.21</u>

Примечание: Здесь и в табл. 4.16: над чертой – пределы, под чертой – среднее.

ДО водохранилищ, отражает не только накопление пигментов во времени, но и дальнейшее их разрушение под влиянием таких биотических и абиотических факторов как микробиологическая активность, морфометрия дна, динамика водных масс, а также особенности климата, которые не всегда имеют отношение к эвтрофированию.

Распределение пигментов по слоям грунта зависит от общего уровня их содержания на данном участке и от местоположения последнего. Наиболее общая закономерность вертикального распределения выражается в уменьшении содержания пигментов с глубиной слоя залегания грунта (табл. 4.12).

Таблица 4.12

**Распределение седиментационного хлорофилла (мкг/г СО)  
в колонке грунта на станциях Рыбинского водохранилища  
(средние за июнь - октябрь 1993 г.)**

Станции	Слой грунта, см		
	0-5	5-10	10-15
Коприно	165±13 (8)	78±8 (6)	54±5 (6)
Молога	234±24 (8)	211±26 (6)	147±21 (6)
Брейтово	84±12 (8)	114±14 (3)	59±18 (3)
Средний Двор	261±51 (7)	149±12 (4)	144±16 (4)

*Примечание:* В скобках число наблюдений.

Максимальные концентрации  $X_{л_{сд}}$  чаще отмечаются в верхнем 0-5- (станции Коприно и Средний Двор) или 0-10-см слое (ст. Молога), и только в районе Брейтова они зафиксированы в более глубоком слое 5-10 см. Еще более резкие изменения  $X_{л}$  по вертикали отмечались в тонких слоях, выделенных в пределах верхних 0-2.5 см ДО. Как правило, в пределах этого слоя тип грунта оставался неизменным, но его характеристики (ОВ и влажность) незначительно уменьшались с глубиной на фоне более резкого снижения концентраций  $X_{л_{сд}}$ . Максимальное снижение  $X_{л_{сд}}$  отмечено при смене типа грунта, которое сопровождается значительными изменениями его влажности и содержания ОВ. Это хорошо иллюстрируют данные, полученные на ст. Наволок (табл. 4.13).

Таблица 4.13

**Вертикальное распределение пигментов и характеристика ДО Рыбинского водохранилища в июле - августе 1997 г.**

Тип грунта	Слой, см	Влаж-ность, %	ППП, %	Хл <sub>суд</sub>		Фео-пиг-менты, %	E <sub>480</sub> /(1.7 E <sub>665г</sub> )
				мкг/г СО	мг/г ОВ		
Волжский плес, ст. Молога (h = 14.0 м)							
Серый ил	0-0.5	83.4	20.5	386.6	1.89	56	1.32
	0.5-1.5	79.0	19.2	257.1	1.34	55	1.28
	1.5-2.5	76.3	19.0	159.4	0.84	85	1.74
	2.5-4.5	75.6	19.2	181.5	0.95	80	1.79
	4.5-9.5	70.9	18.5	197.9	1.07	81	1.86
Моложский плес, ст. Противье (h = 7.0 м)							
Серый ил	0-0.5	78.7	14.5	166.1	1.14	62	1.59
	0.5-1.5	75.5	14.7	142.8	0.97	62	1.74
	1.5-2.5	70.5	14.2	115.2	0.81	75	1.92
	2.5-5.0	69.0	14.1	91.8	0.65	82	2.05
	5.0-10.0	63.7	13.9	66.1	0.47	90	2.11
Шекснинский плес, ст. Мякса (h = 7.5 м)							
Торфогенный ил	0-0.5	88.1	21.0	224.0	1.06	86	1.54
	0.5-1.5	86.7	31.9	209.3	0.66	79	1.63
	1.5-2.5	84.3	31.8	206.4	0.65	77	1.51
	2.5-3.5	81.0	27.8	163.3	0.59	83	1.63
	3.5-4.5	80.7	28.2	173.5	0.61	81	1.72
Главный плес, ст. Наволок (h = 7.0 м)							
Илистый песок Серый песчанистый ил Материнская порода (песок с глиной)	0-0.5	44.3	4.5	3.6	0.08	90	1.24
	0.5-1.5	40.9	7.0	2.4	0.03	89	1.50
	1.5-2.5	38.2	8.1	1.4	0.02	93	1.75
	2.5-5.0	34.7	8.7	0.9	0.01	91	1.59
	5.0-10.0	29.6	7.1	0.6	0.01	99	1.64

С глубиной грунта увеличиваются относительное содержание дериватов хлорофилла и значения пигментного индекса, отражающего вклад желтых пигментов. Это показано для колонок высотой от 5 до 30 см (Экология фитопланктона..., 2000) и от 2.5 до 10 см (см. табл. 4.13). Темпы вертикальных изменения степени деградации хлорофилла также зависят от типа грунта. Наибольшие различия выявлены в верхних 0-2.5 см и особенно выражены в серых илах, характеризующихся максимальным содержанием  $X_{л_{с\text{ед}}}$ . Увеличение пигментного индекса свидетельствует о более интенсивном разрушении хлорофилла до веществ, которые не поглощают свет в красной области спектра при длине волны 665 нм.

Содержание  $X_{л_{с\text{ед}}}$  в единице ОВ грунта изменяется в широких пределах от 0.04 до 2.61 мг/г ОВ (см. табл. 4.13). Максимальные значения (1.43-2.61) сопоставимы со средним содержанием хлорофилла в биомассе фитопланктона Рыбинского водохранилища, составляющим 1.4-3.7 мг/г (Елизарова, 1993). Однако степень феофитинизации пигментного фонда седиментов существенно выше по сравнению с сестоном, где относительное содержание феопигментов составляет 80 и 20 %. Вертикальные изменения концентрации растительных пигментов и ОВ чаще всего не идентичны, в результате чего удельное содержание  $X_{л_{с\text{ед}}}$  при расчете на единицу ОВ и на сухой вес грунта изменяются в разных пропорциях (см. табл. 4.10, 4.13).

Среднее содержание  $X_{л_{с\text{ед}}}$  по данным 1993 г. составило 199.2 мкг/г СО в Волжском плесе, 104 мкг/г СО в Главном и было выше по сравнению с 1997 г., когда определения проводились для слоя грунта меньшей толщины (см. табл. 4.11).

В Горьковском водохранилище содержание  $X_{л_{с\text{ед}}}$  изменялось от 0.1 до 307 мкг/г СО, составляя в среднем 75 мкг/г СО в 1996 г. и 25 мкг/г СО в 1997 г. Более низкая величина, полученная в 1997 г., обусловлена тем, что в сетку станций были включены участки, на которых ДО в основном представлены различными песками. Районы залегания песков характеризуются крайне низкими концентрациями ОВ (менее 1 %), общего  $X_{л_{с\text{ед}}}$  (около 1 мкг/г СО) и его удельного содержания в ОВ. Концентрации пигментов, превышающие средние значения, отмечались обычно в устьях рек, а также в нижней части водохранилища, где грунты представлены в основном серыми и серыми песчанистыми илами с влажностью более 60 % и содержанием ОВ 12-19 % (табл. 4.14).

Таблица 4.14

Содержание седиментационного хлорофилла в слое 0-2.5 см  
(I - мкг/г СО, II - мг/г ОВ) и характеристика грунтов  
Горьковского водохранилища по данным 1996–1997 гг.

Станция	h, м	Тип грунта	ППП, %	Хл <sub>сел</sub>	
				I	II
Ниже шлюза	4.5	серый песчанистый ил	4.3	38.8	0.92
Водозабор АО «Рыбинские моторы»	7.0	крупный илистый песок	0.9	1.8	0.02
Ниже устья р. Шексны	8.0	серый песчанистый ил	4.5	39.8	0.88
Против р. Черемухи	5.0	средний песок	1.0	7.0	0.70
1 км ниже г. Рыбинска	6.0	крупный песок	0.6	0.4	0.07
там же	4.5	крупный песок с галькой	0.5	0.3	0.06
там же	5.0	средний песок	0.9	4.3	0.50
5 км ниже г. Рыбинска	6.0	крупный песок с галькой	0.5	0.1	0.03
Водозабор г. Тутаева	6.0	крупный песок	0.6	0.1	0.02
1 км ниже г. Тутаева	5.0	то же	0.4	0.2	0.05
там же	7.0	крупный и средний песок	0.6	2.4	0.41
там же	—	серый песчанистый ил	3.8	18.7	0.49
5 км ниже г. Тутаева	6.0	крупный песок	0.8	0.3	0.04
там же	7.0	средний песок	0.3	0.7	0.20
10 км ниже г. Тутаева	7.0	крупный и средний песок	0.5	1.0	0.19
Против р. Ить	5.0	серый песчанистый ил	2.1	7.3	0.35
там же	8.0	средний песок	0.5	0.5	0.11
Против р. Норы	10.0	песок	0.5	0.9	0.17
там же	6.0	крупный песок	0.9	0.4	0.05
Выше г. Ярославля	7.5	крупный и средний песок	1.2	2.0	0.13
Против р. Которосли	12.0	мелкий песок	1.0	0.4	0.04
там же	12.0	песчанистый ил	12.2	70.0	0.58
1 км ниже г. Ярославля	6.0	крупный песок с галькой	0.9	0.2	0.02
там же	7.0	мелкий песок	0.9	1.1	0.12
там же	6.5	илистый песок	1.4	6.1	0.42



Станция	h, м	Тип грунта	ППП, %	Х <sub>л,ссл</sub>	
				I	II
10 км ниже г. Ярославля	3.0	песок	0.7	0.1	0.02
там же	7.0	крупный песок с галькой	0.8	0.2	0.02
Против р. Солоницы	8.0	илистый песок	1.7	5.9	0.35
там же	7.0	серый ил	11.8	112.9	0.96
Водозабор пос. Кр. Профинтерн	6.0	пылеватый песок	1.2	4.2	0.36
У п. Кр. Профинтерн	8.0	илистый песок	1.1	2.3	0.20
5 км ниже пос. Кр. Профинтерн	6.0	то же	1.5	4.5	0.30
10 км ниже пос. Кр. Профинтерн	6.0	мелкий илистый песок	1.6	3.8	0.24
Выше Костромского расширения	7.5	песок	—	1.5	—
Водозабор выше г. Костромы	8.0	то же	—	0.6	—
Центральный водозабор г. Костромы	6.5	серый песчанистый ил	—	59.3	—
У г. Костромы	7.5	илистый песок	1.8	8.3	0.58
Выше г. Плес, правый берег	9.0	серый ил	—	152.1	—
там же русло	15.0	серый песчанистый ил	—	15.6	—
там же, левый берег	5.0	серый ил	—	78.5	—
У г. Плес	8.5	песчанистый ил*	2.8	19.5	0.70
Водозабор канала Волга—Уводь	12.0	серый песчанистый ил	—	48.4	—
Водозабор г. Кинешмы	11.5	то же	—	74.2	—
Ниже г. Кинешмы	12.5	то же	17.9	229.4	1.28
Водозабор г. Заволжска	12.0	серый ил	—	112.7	—
У г. Юрьсвца	9.5	то же	18.9	307.2	1.63
У г. Пучежа, правый берег	14.0	то же	—	200.4	—
там же, левый берег	10.0	то же	—	257.1	—
там же середина	17.0	то же	—	126.3	—

Примечание: Прочерк — отсутствие данных, \* слой 0.5-см.

По мере продвижения от Рыбинского гидроузла вниз отмечается постепенное увеличение средних для обследованных районов концентраций  $X_{\text{сед}}$  в следующей последовательности: 10.3, 17.4, 115.3 и 194.6 мкг/г СО; средневзвешенная для всего исследованного участка величина составляет 68 мкг/г СО. Распределение седиментационных пигментов в Горьковском водохранилище связано прежде всего с типом грунта. Крайне низкие значения получены для верхней речной части от г. Рыбинска до г. Костромы, где в составе грунтового комплекса преобладают различные пески. На участке от г. Плеса до озеровидного расширения, где седименты в основном представлены илами, содержание пигментов заметно возросло и достигало максимального у г. Юрьевца (см. табл. 4.14).

Грунты разного типа различаются функциональными характеристиками обитающих в них гидробионтов. Так, суммарная деструкция ОВ в ДО волжских водохранилищ минимальна в песках и максимальна в илах вследствие увеличения количества субстрата для микроорганизмов, хотя средняя удельная деструкция на единицу ОВ в песчаных отложениях несколько выше, чем в илистых (Дзюбан, 1979; 1993).

Увеличение концентрации пигментов в расчете на сухой грунт по мере продвижения от верховьев речного участка к озеровидному расширению сочетается с постепенным уменьшением скорости течения соответственно от 0.85-1.1 м/с до 0.1-0.2 м/с (см. гл. 1). На фоне такой высокой транспортирующей способности водной массы известные скорости оседания водорослей и детрита представляются незначительными. Ориентировочные расчеты показывают, что при скорости течения 1 м/с и скорости оседания растительной взвеси 1 м/сутки (Садчиков, 1998) детрит с поверхности достигнет дна (на глубине 10 м) за 10 суток после перемещения почти на 1000 км от места его образования. Это расстояние превышает длину водохранилища (430 км) более чем вдвое. При средней глубине водохранилища 5.5 м частицы могут достигать дна быстрее, но и за это время ОВ растительного происхождения подвергается значительной деструкции.

Отражением скорости деструкционных процессов может быть степень трансформации растительных пигментов, в частности, превращение хлорофилла в феопигменты. Высокое процентное содержание феопигментов в их сумме с хлорофиллом (80-100 %) свидетельствует о том, что большая часть пигментного фонда ДО Горьковского водохранилища (так же, как и Рыбинского) находится в сильно деградированном состоянии. В речной части неоднократно отмечалась полная феофитинизация хлорофилла, и только в озеровидном расширении на станциях, расположенных ближе к берегу, зафиксировано снижение этого показателя до 55-70 % (табл. 4.15, 4.16). Считается, что увеличение степени разрушения хлорофилла происходит в наиболее окисленных осадках (Paul, 1982).

Таблица 4.15

**Вертикальное распределение пигментов ДО Горьковского  
водохранилища в августе 1997 г. (Х<sub>лсд</sub> I - мкг/г СО, II - мг/г ОВ)**

Тип грунта	Слой, см	Влаж- ность, %	ППП, %	Х <sub>лсд</sub>		Ф, %	E <sub>480</sub> /(1.7 E <sub>665к</sub> )
				I	II		
У г. Рыбинска (h=4.5 м)							
Серый песчанистый ил	0-0.5	48.0	4.0	44.7	1.13	84	1.47
Тот же	0.5-1.5	38.1	4.4	38.0	0.86	78	1.84
Тот же	1.5-2.5	38.7	4.2	26.5	0.87	80	1.68
Тот же	2.5-3.5	36.7	4.1	27.1	0.66	79	2.00
Тот же	3.5-4.5	34.6	4.0	18.2	0.46	89	2.26
Выше г. Ярославля (h=7.5 м)							
Крупный песок с галькой	0-0.5	20.7	0.9	2.5	0.11	85	1.01
Средний песок	0.5-1.5	18.0	1.3	1.8	0.14	89	0.99
Ниже г. Ярославля (h = 6.5 м)							
Илистый песок	0-0.5	26.2	1.8	7.8	0.42	87	1.72
Тот же	0.5-1.5	25.8	1.5	6.9	0.46	95	1.78
Тот же	1.5-2.5	23.0	1.1	4.3	0.39	91	1.61
Тот же	2.5-3.5	23.6	1.0	3.4	0.33	96	1.88
Тот же	3.5-4.5	24.9	1.3	3.9	0.30	85	1.84
У пос. Красный Профинтерн (h = 8.0 м)							
Илистый песок	0-0.5	19.6	1.9	4.8	0.26	91	1.25
Тот же	0.5-1.5	18.9	0.9	1.8	0.20	91	1.29
Тот же	1.5-2.5	18.9	0.9	1.6	0.18	84	1.36
У г. Костромы (h = 7.5 м)							
Илистый песок	0-0.5	28.5	1.7	13.5	0.78	91	1.21
Тот же	0.5-1.5	27.0	1.7	10.8	0.64	90	1.57
Тот же	1.5-2.5	21.2	0.8	3.2	0.42	87	1.50
У г. Плеса (h = 8.5 м)							
Песчанистый ил	0-0.5	39.6	3.3	31.3	0.94	87	1.29
Илистый песок	0.5-1.5	36.1	2.6	18.5	0.72	82	1.61
Тот же	1.5-2.5	29.0	2.6	14.6	0.55	88	1.71
Ниже г. Кинешмы (h = 12.5 м)							
Песчанистый ил	0-0.5	82.2	17.0	251.9	1.48	87	0.98
Серый песчанистый ил	0.5-2.5	80.6	18.2	223.8	1.23	87	1.25
Тот же	2.5-5.0	58.7	7.2	53.4	0.74	93	1.60

Пигментные характеристики грунтов (слой 0-2,5 см)  
Горьковского водохранилища по данным 1996-1997 гг.

Участок, тип грунта	$X_{\text{кар}} \text{ мг/г СО}$	Феофитинизация, %	$E_{\text{кар}}/E_{\text{хл}}$	$E_{\text{кар}}/(1.7 E_{\text{хл}})$
Речной в пески	$25.3 \pm 7.2$	$87 \pm 2$	$2.59 \pm 0.14$	$1.64 \pm 0.09$
Тот же, песок	<u><math>9.1 \pm 8.3</math></u>	<u><math>34-100</math></u>	<u><math>0.97-6.19</math></u>	<u><math>0.44-3.84</math></u>
	$2.1 \pm 0.4$	$89 \pm 3$	$2.57 \pm 0.21$	$1.57 \pm 0.03$
Тот же, глина	<u><math>7.3-229.4</math></u>	<u><math>67-93</math></u>	<u><math>1.85-3.75</math></u>	<u><math>1.20-2.44</math></u>
	$71.8 \pm 16.0$	$84 \pm 2$	$2.63 \pm 0.13$	$1.79 \pm 0.08$
Озеровидный, глина	<u><math>126.3-307.2</math></u>	<u><math>55-99</math></u>	<u><math>1.65-2.04</math></u>	<u><math>1.04-1.48</math></u>
	$222.8 \pm 44.9$	$77 \pm 11$	$1.80 \pm 0.10$	$1.25 \pm 0.13$

Пигментные индексы, характеризующие соотношение желтых и зеленых пигментов, представлены повышенными (особенно на речном участке) величинами, которые снижаются в озеровидном плесе в 1.3–1.5 раза (см. табл. 4.15, 4.16). В целом, увеличение относительного содержания каротиноидов согласуется с высоким уровнем деградации хлорофилла, но в отдельных случаях наблюдаются и противоположные изменения. Последнее, вероятно, обусловлено их различной устойчивостью к факторам, разрушающим структуру пигментов в детритном материале. Так, при отсутствии кислорода деградация каротиноидов происходит с меньшей скоростью, чем хлорофилла, а при наличии кислорода – наоборот (Sun Ming-Yi et al., 1993). Аэрация придонной воды и поверхностного слоя грунта за счет высокой скорости течения в речной части водохранилища препятствует захоронению растительной взвеси и способствует ускоренному разрушению пигментов. В результате содержание хлорофилла здесь часто приближается к нулевым значениям, что сопровождается полной или почти полной его феофитинизацией. В такой ситуации снижается доля каротиноидов в пигментном фонде, свидетельствуя о более быстром их обесцвечивании по сравнению с хлорофиллом.

Удельное содержание хлорофилла в органическом веществе ДО водохранилища изменяется от 0.02 до 1.63 мг/г ОВ, что составляет 0.002–0.163 % (табл. 4.14, 4.15). Это несколько ниже по сравнению с Рыбинским водохранилищем. Минимальные величины отмечаются в речной части, в озеровидной они возрастают, достигая в исключительных случаях нижнего предела содержания хлорофилла в единице биомассы фитопланктона, которое оценивается в 0.1–1.1 % (Елизарова, 1993). Уменьшение удельного содержания  $X_{\text{кар}}$  часто сочетается с аналогичными изме-

исходной массы ОВ в ДО. Это может свидетельствовать как о снижении доли ОВ растительного происхождения, так и об увеличении степени его трансформации.

Вертикальное распределение пигментов в колонии грунта, которое в Горьковском водохранилище носит такой же характер, как и в Рыбинском изучалось для верхнего слоя толщиной 2,5 или 4,5 см (см. табл. 4.14). Судя по скорости осадконакопления в водных водохранилищах, равной 1,7–6,5 мм/год (Буторин и др., 1986), срок формирования данного слоя составляет около 10 лет. Содержание пигментов уменьшается с глубиной колонии. Максимальная разница между концентрациями  $X_{d_{25}}$  в соседних слоях обнаружена для станций с низким содержанием ОВ. Наиболее резкое уменьшение концентраций  $X_{d_{25}}$  наблюдается при изменении типа грунта по вертикали (см. табл. 4.15).

Относительное содержание феопигментов в разных слоях грунта, составившее 78–96 % (см. табл. 4.15), изменялось в более узком интервале, чем в Рыбинском водохранилище (55–91 %). Характер вертикальных изменений дериватов хлорофилла не был постоянным: чаще всего их относительный вклад увеличивался с глубиной, но иногда максимум был приурочен к поверхностному слою. Величины пигментных индексов  $E_{680}/E_{665}$  и  $E_{680}/(1,7 E_{665})$ , как правило, возрастали в нижних слоях ДО. Сочетание уменьшения фонда  $X_{d_{25}}$  с увеличением относительного вклада каротиноидов свидетельствует о том, что в толще ДО разрушение хлорофилла до бесцветных продуктов происходит быстрее, чем каротиноидов.

Пигментный фонд ДО (см. табл. 4.16) значительно трансформирован по сравнению с фитопланктоном. Так, в воде Горьковского водохранилища среднее содержание хлорофилла «а» в разные сроки составляет от 6 до 32 мкг/д, относительное количество феопигментов оценивается в 15–36 %, а значения индекса  $E_{680}/E_{665}$  в большинстве случаев близки к единице (см. табл. 4.3). Степень деградации пигментов ДО неодинакова на различных участках водохранилища, тогда как для пигментных характеристик фитопланктона закономерных пространственных различий не выявлено. Процентное содержание феопигментов и величины пигментных индексов, характеризующие состояние ОВ растительного происхождения, в осадках речного участка выше, чем озеровидного (см. табл. 4.16). Однако по соотношению продукционных и деструктивных процессов в водной толще можно было бы ожидать большую степень трансформации растительных пигментов, оседающих на дно, именно в озеровидном плесе, где, в отличие от речного, деструкция существенно превышает первичную продукцию (Охалкин и др., 1997). Данное несоответствие обусловлено, вероятно, тем, что в водной толще биотические факторы трансформации пигментов не являются главными. Более значи-

мой следует считать роль гидродинамической активности, усиление которой препятствует осаждению детрита и способствует его деградации за счет аэрации ДО.

Удельное содержание  $X_{л\text{сед}}$  в грунтах варьирует в очень широких пределах и составляет  $3.0 \cdot 10^{-5}$ – $3.1 \cdot 10^{-2}$  % СО и 0.002–0.163 % ОВ. Эти величины значительно ниже, чем содержание нативного хлорофилла в единице биомассы фитопланктона Горьковского водохранилища (в среднем 0.25 %<sup>1</sup>), а также во взвешенном веществе (0.11–1.10 % по данным: Охапкин и др., 1997). Это свидетельствует о различиях в составе седиментов и взвеси, которые зависят от типа грунта: в песчаных отложениях удельное содержание пигментов ниже, чем в илистых. По глубине ДО данные показатели снижаются еще в большей степени, что сопровождается дальнейшей деградацией хлорофилла и каротиноидов.

Среднее содержание  $X_{л\text{сед}}$  в единице ОВ седиментов (0.85 мг/г) и вклад ОВ в расчете на сухой грунт (12 %) в Рыбинском водохранилище выше, чем в Горьковском, где указанные характеристики составляют соответственно 0.37 мг/г и 3 %. Это согласуется с особенностями формирования ДО водохранилищ. Так, скорости осадконакопления и аккумуляции биогенных элементов в Рыбинском водохранилище выше, чем в Горьковском, что связано с замедленным водообменом в первом случае и значительной проточностью во втором (Законнов, 1993). Повышение удельного содержания  $X_{л\text{сед}}$  в сухой массе грунта и органическом веществе сопровождается пропорциональным накоплением последнего, особенно четко проявляющимся в Горьковском водохранилище (см. табл. 4.16).

Водохранилища различаются теснотой связи между содержанием  $X_{л\text{сед}}$  и характеристиками ДО. В Горьковском в большинстве случаев отмечаются более высокие коэффициенты корреляции  $X_{л\text{сед}}$  с влажностью грунтов и содержанием ОВ (табл. 4.17).

Это может быть обусловлено различиями в составе, происхождении и степени трансформации ОВ в грунтах исследуемых водоемов. Относительное содержание феопигментов и Хл в СО довольно тесно коррелируют в озеровидном Рыбинском водохранилище ( $r = -0.69$ ), тогда как в Горьковском - водоеме долинного типа - зависимость между ними не выявлена. Отрицательный характер связи отражает более благоприятные условия для накопления растительной органики с меньшей степенью деградации пигментного фонда в глубоких котловинах водохранилища. Высокие коэффициенты корреляции между  $X_{л\text{сед}}$  и такими характеристиками

---

<sup>1</sup> Рассчитано для осредненных величин биомассы фитопланктона ( $6 \text{ мг/м}^3$ ) и содержания хлорофилла (15 мкг/л) по данным: Охапкин и др., 1997.

ДО как влажность, содержание ОВ, а также глубина станции служат подтверждением того, что накопление растительных пигментов зависит от типа грунта.

Таблица 4.17

**Коэффициенты корреляции между характеристиками грунта**

Показатели	Горьковское водохранилище ( $n = 36, r_{0.05} = 0.32$ )	Рыбинское водохранилище ( $n = 41, r_{0.05} = 0.30$ )
Влажность – ОВ	0.98	0.93
Влажность - Хл <sub>сед</sub> в СО	0.91	0.75
ОВ - Хл <sub>сед</sub> в СО	0.95	0.73
Влажность - Хл <sub>сед</sub> в ОВ	0.84	0.41
ОВ - Хл <sub>сед</sub> в ОВ	0.81	0.28
Хл <sub>сед</sub> в СО - Хл <sub>сед</sub> в ОВ	0.82	0.78
Хл <sub>сед</sub> в СО - глубина станции	0.49	0.62
Хл <sub>сед</sub> в ОВ - глубина станции	0.33	0.48
Феопигменты - Хл <sub>сед</sub> в СО	-0.06	-0.69

Результаты изучения пигментного фонда профундальных отложений показывают, что среднее содержание Хл<sub>сед</sub> в Рыбинском водохранилище (120 мкг/г СО) существенно выше, чем в Горьковском (68 мкг/г СО). Средние концентрации Хл<sub>сед</sub> в поверхностном слое ДО обоих водохранилищ характерны для седиментов эвтрофного типа (Möller, Sharf, 1986), но в Рыбинском - для верхнего предела величин, в Горьковском - для нижнего. При этом речная часть Горьковского водохранилища может быть отнесена к мезотрофному типу, озеровидная к гипертрофному. Отдельные же участки обоих водохранилищ различаются по степени трофии от олиготрофных до гипертрофных.

В Рыбинском водохранилище в условиях замедленного водообмена происходит более интенсивное накопление растительных пигментов в ДО, чем в проточном Горьковском. Пространственное распределение Хл<sub>сед</sub> прежде всего зависит от типа грунта, а также морфометрии дна и гидродинамической активности водных масс. Седиментационные пигменты являются более чувствительным показателем трансформации рас-

тительного детрита в ДО, чем общее содержание органического вещества, и поэтому могут дать более емкую информацию о направленности деструкционных процессов.

Пигментные характеристики ДО, особенности которых обусловлены типом экосистемы, различным образом соотносятся со структурными и функциональными показателями отдельных звеньев: более тесно они связаны с обилием и функционированием бентосных сообществ, в меньшей - планктонных. В Горьковском водохранилище при неравномерности пространственного распределения пигментных характеристик ДО не выявлено закономерных различий между содержанием хлорофилла в водной толще речного и озеровидного участков (см. предыдущий раздел). В то же время в обоих водохранилищах прослеживаются сходные тенденции в изменении концентраций  $X_{\text{сед}}$  и биомассы макрозообентоса (см. гл. 12). В самом малокормном районе Рыбинского водохранилища Главном плесе отмечаются минимальные значения обоих показателей, а последовательность стандартных станций, расположенных в порядке возрастания обилия макрозообентоса (Измайлово, Наволок, Брейтово, Коприно, Молога), сохраняется и для  $X_{\text{сед}}$ . В Горьковском водохранилище биомасса донных животных и содержание  $X_{\text{сед}}$  увеличиваются от верхнего участка к нижнему по мере изменения скоростей течения и типа грунта. Одинаковая направленность процессов накопления  $X_{\text{сед}}$  и биомассы макробеспозвоночных может служить основанием для использования растительных пигментов в ДО водохранилищ в качестве индикатора состояния кормовой базы бентосных организмов.



# РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ РЕЧНОЙ ЧАСТИ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА<sup>1</sup>

Исследование растительного покрова Горьковского водохранилища началось с первого же года существования этого водоема (Экзерцев, 1962, 1963; Лукина и др., 1963; Экзерцев, Экзерцева, 1966; Лукина, 1968; Лукина, Никитина, 1968). В работе В.А. Экзерцева (1962) приведены некоторые данные о характере растительности водохранилища в 1959 г. (третий год его существования) при нормальном проектном уровне, который был достигнут весной 1957 г. К этому времени, несмотря на благоприятный режим уровня, растительный покров литорали находился лишь в начальной стадии формирования. Общая площадь заросших мелководий по сравнению с площадью водохранилища была крайне мала. Отчетливое зарастание наблюдалось лишь в верховьях заливов по впадающим в водохранилище рекам, где уже наметилось поясное распределение макрофитов, среди которых наибольшее распространение получили группировки воздушно-водных растений. Мелководья же у обрывистых берегов речного и озерного участков водоема были совершенно лишены водной растительности. В зоне прибоя встречались лишь одиночные экземпляры временников: череды (*Bidens* sp.), куриного проса (*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.), лисохвоста коленчатого (*Alopecurus geniculatus* L.) и др. Вдоль левого берега озерного участка водохранилища, на месте бывших болот, наблюдалось всплывание торфа, которое заселялось одиночными растениями рогоза (*Typha latifolia* L.), череды, частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) и других влаголюбивых видов.

Уже в первые годы существования водохранилища наметились различия в зарастании заливов, возникших в районе затопленных болотных массивов левобережья, и заливов правобережья, расположенных на пашнях и пойменных лугах (Экзерцев, 1963; Экзерцев, Экзерцева, 1966). Богатое зачатками болотных растений левобережье по заливам зарастало гелофитными группировками с обильным развитием погруженных гидрофитов. Среди первых наибольшее распространение получили заросли частухи подорожниковой и омежника водяного (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.), среди вторых - заросли элодеи (*Elodea canadensis* Michx.). Нередки были пережившие затопления группировки рдеста пронзеннолистного и горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray). Значительные площади занимали ранее существовавшие и сохранившиеся в подтоплен-

---

<sup>1</sup> Глава написана В.Г. Папченковым

ном состоянии осоковые и лисохвостные луга, сообщества вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), оказавшиеся способными длительное время существовать при глубине воды до 20 см. Мелководья же заливов правобережья, в связи с отсутствием достаточного запаса семян и органов вегетативного размножения гидрофитов, либо не зарастали, либо были заняты подтопленной щучкой дернистой (*Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.), зарослями череды, односоставными зарослями рдестов (*Potamogeton* sp.) и ежеголовника (*Sparganium* sp.).

Наиболее полное гидробиотическое изучение мелководий всего водохранилища было проведено в 1968-1970 гг. В этот период выполнена глазомерная съемка площадей основных фитоценозов, составлена карто-схема их распределения, определена фитомасса и годовая продукция сообществ макрофитов, установлены особенности зарастания отдельных участков водохранилища (Экзерцев и др., 1971; Экзерцев, 1972; Экзерцев, Довбня, 1974).

Согласно данным В.А. Экзерцева (1972), после 12-14 лет существования водохранилища, песчаная литораль его речного плеса, возникшая в результате переработки берегов и подверженная умеренному воздействию волн, была занята односоставными, равномерно сложенными сообществами рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.), иногда рдеста пронзеннолистного (*P. perfoliatus* L.), среди которых встречались куртины сусака (*Butomus umbellatus* L.) и камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.). Защищенная островами литораль с илистыми грунтами имела более богатый растительный покров. У самого берега в таких местах располагался пояс осок с доминированием осоки вздутой (*Carex rostrata* Stokes); при глубине воды 5-10 см были распространены заросли манника большого (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), местами заменяемые фитоценозами рогоза широколистного; за полосой манника следовала полоса чистых зарослей стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia* L.), а за ней шла погруженная растительность, представленная преимущественно односоставными группировками рдеста пронзеннолистного.

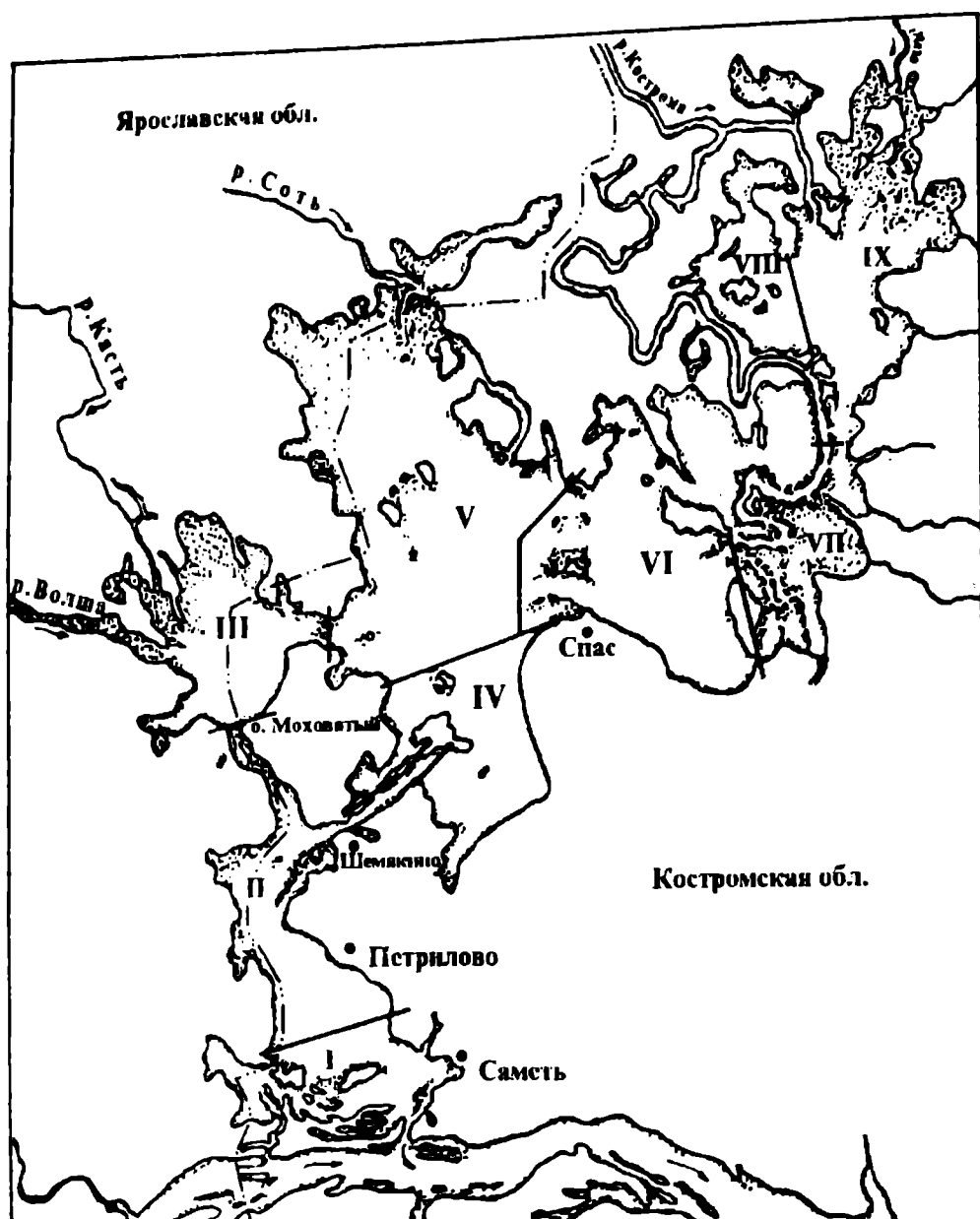
Большая часть литорали Костромского плеса, по морфологии резко отличающегося от других участков Горьковского водохранилища, была занята фитоценозами тростника южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), ширина полосы которого достигала 200-400 м. На наиболее изолированных и заболоченных участках плеса, а также в верховьях заливов доминировали сообщества хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.) и телореза (*Stratiotes aloides* L.). А огромные площади поймы р. Костромы в зоне выклинивания подпора имели вид непроходимых болот, сплошь занятых ассоциацией *Equisetum fluviatile* + *Calla palustris*.

Разнообразным и не однотипным был растительный покров заливов водохранилища по притокам. В заливах речной части по рекам Соловьице, Черная Заводь, Стежера, Кешка у берегов господствовали сообщества осоки острой (*Carex acuta* L.) и манника большого, на глубине - фитоценозы рдеста пронзеннолистного. Кроме этого заметным был пояс камыша озерного, довольно часто встречались ценозы телореза, кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida* J. Presl), горца земноводного, рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.) и роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum* L.). В заливах по рекам с высокой цветностью воды (Немда, Унжа) заметную роль играли торфяные сплавины, погруженные гидрофиты почти отсутствовали, гидрофиты с плавающими листьями были представлены лишь группировками рдеста плавающего (*Potamogeton natans* L.); большие площади мелководий не зарастали. Слабо зарастающими были и заливы озерного участка водохранилища, на мелководьях которых отмечались незначительные площади осоки вздутой, угнетенные группировки стрелолиста и ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.), разреженные заросли рдестов плавающего и пронзеннолистного.

В целом, по мнению В.А. Экзерцева и др. (1971), постоянство уровня Горьковского водохранилища способствовало формированию на его литорали растительных сообществ, распределенных зонально в зависимости от глубины воды. Интенсивное зарастание наблюдается только на мелководьях Костромского расширения. Общая площадь зарослей на водохранилище очень мала (менее 1%). За исключением Костромского расширения, растительный покров водохранилища довольно однообразный: на мелководьях господствуют сообщества осоки вздутой, рогоза широколистного, камыша озерного, стрелолиста, манника большого, рдеста пронзеннолистного и гребенчатого; в заливах по рекам с высокоцветными водами часто встречаются фитоценозы рдеста плавающего.

В 1990-1992 гг. был проведен новый цикл детальных исследований растительного покрова русловой части водохранилища и его Костромского расширения (Папченков и др., 1994; Папченков, 1996). Ниже представлены материалы, собранные в пределах Ярославской области, где расположены верхние 150 км русловой части Горьковского водохранилища и западная часть Костромского расширения (рис. 5.1).

Растительный покров верхнего, почти не измененного подпором, участка водохранилища от плотины Рыбинского гидроузла до г. Ярославля развит крайне слабо. Он представлен небольшими пятнами изреженных зарослей рдеста гребенчатого, изредка встречающихся то у одного, то у другого берега в узкой прибрежной полосе. Лишь в небольших заливах по устьям притоков и в лагунах под защитой песчаных кос к ним



**Рис. 5.1. Картохема Костромского расширения. Участки акватории** (Шапченков и др., 1994): I - Промойно-Саметский разлив; II - Шемякино-Петриловские сужения; III - Волше-Кастинский разлив; IV - Великовские мелководья, V - Касть-Сотинский разлив; VI - Идоломско-Куниковские мелководья; VII - Костромской разлив; VIII - Жарковские мелководья; IX - Мезенский разлив. Точками показаны площади зарослей макрофитов, прямыми линиями - границы районов, штрих-пунктирной линией - границы областей

примешиваются рдест пронзеннолистный и шелковник жестколистный *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. Флору таких защищенных от течения биотопов могут дополнять рясковые *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., а также отдельные экземпляры сусака зонтичного и стрелолиста обыкновенного.

Ниже впадения р. Которосль, где подпор водохранилища по Волге становится более выраженным, происходит постепенное увеличение плотности и размеров пятен рдеста гребенчатого. У берегов появляются небольшие заросли рдеста пронзеннолистного, сначала единичные, потом все более часто встречающиеся, но пока разреженные.

Значительно разнообразнее становятся растительные сообщества, расположенные в устьевых участках заливов по притокам, где площади зарослей занимают до 30 % акватории в верхней и 5-10 % в нижней части. Наиболее интересны в этом отношении заливы по р. Солонице и р. Черной, растительность которых имеет типичное поясное распределение по глубине. У берега развит пояс осочников с доминированием осоки острой, переходящий в заросли хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L. С пологого берега в обводненную часть мелководий заходят заросли двухкосточника тростникового *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, переходящие в смешенное сообщество двухкосточника, осоки и хвоща. Имеет место и третий вариант, когда от пологого двухкосточникового или ивнякового берега идут заросли манника большого, в которые включены небольшие сообщества тростника и камыша озерного. Такие манниковые ценозы обычно далеко продвинуты от берега. Сразу за ними пятнами разных размеров располагаются сообщества рдеста пронзеннолистного и рдеста блестящего. Осоковые же и хвощовые сообщества обычно неширокие и сменяются сочетанием разбросанных куртин или сложных сообществ с участием стрелолиста, сусака, ежеголовника всплывшего *Sparganium emersum* Rehm., кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith, кувшинки чисто-белой, роголистника темно-зеленого, урути колосистой *Myriophyllum spicatum* L., различных рдестов и других гидро- и гелофитов.

Сходным образом, но в меньшей степени зарастают и закрытые за островные мелководья, появляющиеся на водохранилище ниже устья р. Солоницы. Здесь на не защищенных от течения и волнобоя прибрежных участках заросли рдеста гребенчатого и рдеста пронзеннолистного идут хотя и прерывистыми, но более протяженными и более широкими (1-5 м) полосами вдоль одного или обоих берегов. Местами к ним начинают примешиваться пятна зарослей рдеста блестящего. У самого берега и по урезу воды среди ивняков встречаются небольшие группировки тростника и осоки острой.

Ярославская часть Костромского расширения подвержена гораздо более сильному зарастанию, нежели русловая часть Горьковского водохранилища. Особенно обширные и разнообразные сообщества макрофитов отмечаются в Бухаловском полее с заливами по р. Волша и р. Касть, а также на мелководьях, возникших на месте слияния р. Касть и р. Соть с ее притоком р. Прость. Разнообразна, но менее обильна растительность правобережных мелководий и небольших разливов в южной части расширения. Среди них очень слабо зарастают только залив у д. Шулпандово и мелководья против с. Петрилово, зарастание остальных участков варьирует от значительного до очень сильного.

Основная часть акватории Шулпандовского залива свободна от макрофитов, только у западного и юго-западного берегов имеются небольшие пятна рдестов пронзеннолистного и гребенчатого. У южного выхода из залива расположен единственный заметный массив водной растительности. Он представлен не очень широкой полосой манника, идущей по низкому заболоченному берегу, а также куртинами камыша озерного и небольшими ценозами рогоза широколистного. По мере удаления от берега последние сменяются сообществом рдеста пронзеннолистного с рдестом гребенчатым и горцем земноводным.

К северо-востоку от Шулпандовского залива располагается небольшая, образовавшаяся на месте русла р. Сеземы протока между островом и коренным берегом, по которой сплошной полосой идут заросли. По профилю от берега к центру акватории располагается ценоз осоки острой, за ним следует полоса шириной 2-3 м, состоящая из куртин разного размера, которые сочетаются с обширными зарослями камыша озерного, рогоза широколистного и цицании широколистной *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf. Затем идет полоса рдеста пронзеннолистного - очень узкая в середине протоки, но значительно расширяющаяся на выходе. При входе в протоку из разлива, названного нами Промойно-Саметским (Папченков и др., 1994), русло бывшей реки обозначают полосы куртин камыша озерного, которые у коренного берега сливаются в обширные заросли этого растения с отдельными куртинами цицании. С воды к камышу примыкают обширные по площади заросли рдеста пронзеннолистного.

К северу вдоль берега перед небольшим заливом, заросшим хвощем и пронзеннолистным рдестом, располагается еще одно обширное поле куртин камыша. Далее эти куртины, постепенно редая и почти исчезая, тянутся до залива у д. Ломовских. Здесь и на обширных мелководьях у д. Михалево водная и прибрежно-водная растительность становится более разнообразной и обильной. К многочисленным куртинам камыша по углам заливов и низким берегам добавляются манниковые топи, на илистых побережьях появляется много стрелолиста, а на открытых мел-

ководьях - отдельные экземпляры и разросшиеся клоны сусака зонтичного. Все мелководья с глубинами до 2 м на 60-70 % заняты зарослями рдеста пронзеннолистного и отдельными пятнами рдеста блестящего. Местами встречается много роголистника темно-зеленого, кубышки желтой горца земноводного, рдеста плавающего, ежеголовника всплывшего.

Далее к северу по границе Ярославской области расположен пролив между берегом и самым большим на Костромском расширении островом Моховатым. В нижней части пролива вдоль берега, то расширяясь то сужаясь, тянутся заросли камыша озерного. За ними, у берега и по топкому берегу, располагается осочник с вейником сероватым *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, а со стороны воды - рдестовые заросли с пятнами кубышки желтой и горца земноводного.

В наиболее узком месте пролива сообщества макрофитов занимают все русло. Куртины камыша оконтуривают берега затопленных озер, а побережье же господствуют сообщества кубышки желтой с рдестами, а также кубышки с хвощом и стрелолистом. В северной расширенной части пролива они сменяются ценозом хвоща с отдельными пятнами стрелолиста. Топкое побережье и низкий берег здесь заняты широкой полосой манника большого. У входа располагается широкая (до 100 м) полоса сообществ рдеста пронзеннолистного с пятнами рдестов блестящего и плавающего и горца земноводного.

За проливом следует Бухаловский полой (Волше-Кастинский разлив) - изолированный участок водоема с активным питанием речными водами. Его акватория зарастает на 30 %, при этом 90 % из 513 га заросших площадей сосредоточено в ярославской части разлива (Папченко и др., 1994).

Вдоль западного берега полая почти от самого входа в пролив и до входа в руслообразный разлив по пойме р. Волша идут сплошные заросли тростника. Эти заросли особенно обильны в двурогом юго-западном заливе полая, который полностью зарос кувшинково-кубышковым сообществом с разнообразными рдестами, роголистником, урутью, рясковыми и многочисленными куртинами камыша озерного. В южном отроге залива, между тростниковым и кувшинково-кубышковым сообществом широкой полосой располагается ценоз, состоящий из ежеголовника, стрелолиста, кубышки и рдестов. В западном отроге залива этот ценоз отсутствует, но здесь, наряду с кубышкой и кувшинкой, высокого обилия достигают телорез алоэвидный *Stratiotes aloides* L. и рдест плавающий, а на выходе из залива многочисленен горец земноводный.

Далее вдоль западного берега полая тянется полоса тростника шириной от 5-10 до 50-80 м, а перед ней разбросаны пятна рдеста пронзеннолистного, и изредка встречаются группировки горца земноводного.

Перед устьем р. Волши ширина зарослей гидрофитов резко увеличивается, среди них появляются кубышка желтая и кувшинка чисто-белая.

Залив по залитой водами водохранилища пойме р. Волши зарастает на 70-80 % в своей нижней части и на 90-100 % в верхней. В нижней части залива при глубине 2-3 м и высокой прозрачности воды, господствуют густые, высокопродуктивные сообщества кубышки и кувшинки с роголистником, урутью, телорезом, рдестами блестящим, пронзеннолистным и плавающим. К выходу из залива отмечается много куртин камыша озерного и мало тростника. Вверх по р. Волше, с уменьшением глубины, обилие телореза увеличивается, а кувшинки снижается, вновь становится много тростника и камыша, появляются значительные площади сообществ хвоща. Еще выше к ним добавляются манниковые сплавины, топи и осочники. В результате складывается профиль следующего вида:

осочник → сообщества манника → тростник → хвощ с кубышкой и телорезом → кубышка с телорезом, рдестом пронзеннолистным и куртинами камыша → телорез с пятнами кубышки по бывшему руслу реки. Далее все повторяется в обратном порядке к другому берегу, если русло расположено по центру разлива. Если же русло прижимается к берегу долины, то может наблюдаться либо переход к одному из прибрежных ценозов или к их укороченной серии.

Затопленное русло р. Волши после выхода в полый хорошо прослеживается по расположению сообществ погруженных гидрофитов (главным образом рдеста пронзеннолистного с пятнами урути колосистой) и разбросанных по ним отдельных группировок горца земноводного. Ближе к берегу эти сообщества сменяются ценозами кубышки желтой с теми же видами гидрофитов и роголистником темно-зеленым, которые, в свою очередь, переходят в полосу тростника шириной 10-20 м.

Следующий залив по устьевой части р. Касть и староречью р. Волша представляет собой трудно проходимые топи с узким, свободным от макрофитов извилистым проходом по затопленному руслу Касти и старицеобразными, сплошь заросшими гидрофитами участками, расположенными среди полей хвоща, которые сменяются к берегу манниковыми сплавинами, топиями и тростниковыми крепями. Среди ценозов хвоща разбросаны куртины камыша озерного, которые вдоль русла Касти собираются в две параллельные цепочки, выходящие в открытую часть поля. На манниковых сплавинообразных топиях отдельными экземплярами и куртинами разбросан рогоз широколистный. В хвощовнике вдоль речного русла и старицеобразных плесов много стрелолиста и ежеголовников *Sparganium emersum* и *S. erectum* L.

Северная часть Бухаловского поля - это система из трех заливов. Первый из них, самый западный, представляет собой очень узкое и длин-



ное подтопленное староречье р. Касть и сплошь занят хвощовой (у входа) и манниковой топью. Далее идет обширный залив, покрытый на 2/3 сообществом хвоща с кубышкой и куртинами камыша озерного, которое к берегу переходит в манниковые и тростниковые ценозы, а к основной акватории поля - в поля рдеста пронзеннолистного с пятнами горца земноводного. Среди хвощевника прерывистой извилистой цепочкой тянутся старицеобразные кубышково-кувшинково-телорезовые плесы. В них, кроме обычной кубышки желтой, встречаются редкие кубышка малая *Nuphar pumila* (Timm) DC. и кубышка Спеннера *N. x spenneriana* Gaudin. Третий, восточный залив этой группы, расположенный в стороне от транзита речных вод, зарастает слабо. Его растительность представлена узкими прибрежными зарослями тростника, перед которыми группируются куртины камыша и пятна зарослей рдеста пронзеннолистного.

Ярославские мелководья обширного (4864 га) Касть-Сотинского разлива занимают примерно 1/5 его часть, но здесь сосредоточено около половины из 819 га площадей зарослей всего разлива (Папченков и др., 1994). Основной фон растительного покрова создают следующие виды: тростник, крупными пятнами распределенный вдоль всех берегов разлива; рдест пронзеннолистный, широкой непрерывной полосой тянувшийся по мелководьям с глубинами до 1.5 м; рдест блестящий, обширными округлыми пятнами покрывающий остальную часть мелководий с глубинами 1.5-2.5 м. У северного берега несколькими мощными языками тянутся крупные массивы осоково-манниковых с рогозом широколистным топей и манниковых сплавин. В заливе, расположенном в северо-западной части разлива, среди погруженных растений, наряду с рдестами, много роголистника и урути, в небольшом количестве представлена кувшинка. У кромки топей узкой полосой тянутся ценозы хвоща и стрелолиста, а также разбросаны куртинки сусака зонтичного. В нижней юго-западной части разлива на сильно заросших мелководьях между двумя островками и между ними и берегом, много кубышки желтой с небольшим вкраплением кувшинки чисто-белой. Большие площади занимают тростник и хвощ. В двух небольших, почти сплошь заросших заливах, которые расположены к северу от островков, господствуют тростник, хвощ и рдест пронзеннолистный, а также сообщества рдеста плавающего и горца земноводного.

Последний участок ярославской части Костромского расширения - небольшой разлив по р. Прость, заросший на 35-40 %. Здесь доминируют тростник, кубышка желтая, хвощ, роголистник; встречается много горца земноводного, рдеста блестящего, камыша озерного, кувшинки чисто-белой, рдестов пронзеннолистного и плавающего.

Продукция высшей растительности мелководий ярославской части Костромского расширения оценивается величиной 4.5 тыс. т органиче-

ского вещества в год и составляет 31 % продукции макрофитов всего расширения. Продукция водных и воздушно-водных растений верхнего руслового участка Горьковского водохранилища (1.1 тыс. т органического вещества в год) в 4 раза ниже.

За прошедший 25-летний период со времени предыдущего подробного обследования (Экзерцев, 1972; Экзерцев, Довбня, 1974) существенных изменений в составе доминантов растительных сообществ не произошло, что свидетельствует о достаточно высокой стабильности синтаксономического состава растительного покрова исследованной части водохранилища. Вместе с тем, значительно возросли площади зарастаний и общая продукция макрофитов. Это особенно заметно на примере динамики зарастания Костромского расширения. Так, общие запасы органического вещества макрофитов здесь выросли в 2 раза, фитопродукция на единицу площади акватории - в 3 раза. За счет мощной экспансии сообществ погруженных гидрофитов более чем в 3 раза увеличились площади зарастания и почти в 5 раз возросла степень зарастания водоема. При этом общая продукция зарослей макрофитов на единицу площади снизилась в 1.5 раза, что объясняется переходом большого числа площадей, занятых сообществами высокопродуктивных воздушно-водных растений в ценозы берега и одновременным активным наступлением погруженных растений на глубоководную зону.

### МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕЧНОЙ ЧАСТИ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА<sup>1</sup>

Количественные характеристики бактериопланктона и напряженность деструкционных процессов в водной толще Горьковского водохранилища в 60-е и 70-е годы были заметно выше, чем в пограничных с ним в каскаде Рыбинском и Куйбышевском (Марголина, 1974; Волга и ее жизнь, 1978; Романенко, 1985). Высокая численность сапрофитной микрофлоры - индикатора легкоусваиваемого органического вещества (ОВ), а также бактерий, разрушающих различные нефтепродукты свидетельствовали о том, что наряду с эвтрофированием водоема, которое сопровождается изменением альгоценозов и ростом первичной продукции (Охапкин и др., 1997), происходит загрязнение вод техническими отходами. Основные очаги этого воздействия были зарегистрированы в речной части водохранилища, особенно вблизи городов Ярославля и Костромы (Марголина, 1989) и, в меньшей степени, в устьевых участках некоторых малых рек (Тарасова, 1984). Здесь выявлена высокая численность анаэробных бактерий и зарегистрировано преобладание анаэробного распада ОВ над аэробным (Дзюбан, 1979). Такое состояние бактериобентоса речной части водохранилища свидетельствует о существовании локальных зон, где поступление антропогенных органических загрязнений является хроническими.

Весной и летом 1992 г. нами были выполнены комплексные исследования бактериопланктона, бактериобентоса и первичной продукции планктона Горьковского водохранилища. Работы велись на речном участке от Ярославля до Кинешмы, который подвержен значительной антропогенной нагрузке. Учитывая сложный гидрологический режим участка, на нем было установлено 12 поперечных разрезов (см. рис. 1.2), на которых пробы отбирались у каждого берега и в середине руслового потока. Кроме этого обследовали Костромское расширение, где материал был собран на 4 станциях.

Исследования и расчеты проводили в основном общепринятыми методами (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989). Общую численность и размеры бактериопланктона определяли на фильтрах, окрашенных эритрозином, что, при ряде недостатков метода, дает возможность сопоставления с обширными литературными данными по

---

<sup>1</sup> Глава написана А.Н. Дзюбаном, Д.Б. Косолаповым, А.Ю. Горбенко, Н.М. Минесвой

волжским водохранилищам. Бактериобентос, сведения о котором для региона практически отсутствуют, изучали с применением эпифлуоресцентной микроскопии после предварительной обработки проб донных отложений ультразвуком (Hobbi et al., 1977; Velju, Albright, 1986). Фотосинтез фитопланктона измеряли кислородным скляночным методом, используя для перехода от  $O_2$  к единицам углерода коэффициент 0.375 (Винберг, 1960); концентрацию метана, метанобразование и метаноокисление определяли газохроматографическим методом, интенсивность бактериальной ассимиляции ряда субстратов и скорость сульфатредукции - радиоизотопным. Количественный учет специфических групп бактерий проводили на стандартных питательных средах (Кузнецов, Дубинина, 1989).

## БАКТЕРИОПЛАНКТОН

Состав и функционирование бактериального населения водоемов зависят от физико-химических условий. Во время наших работ концентрация растворенного кислорода в перемешиваемых водах водохранилища была не ниже 90 % насыщения. Температура воды на большей части акватории составляла 8-10 °С весной, 19-22 °С летом и повышалась на 2-8 °С в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС. Содержание  $C/CO_2$  варьировало в пределах 10-25 мг весной и 17-43 мг/л летом, величины рН составляли 7.1-7.8 и 7.9-9.0 соответственно.

Одним из важнейших факторов, обеспечивающих функционирование экосистемы, является содержание легкодоступных органических веществ. Скорость новообразования ОВ, в первую очередь, определяется уровнем развития фитопланктона. В наших исследованиях он оценивался по содержанию хлорофилла (Хл «а»), которое изменялось от 7.8 до 17.1 мкг/л в мае и от 7.2 до 80 мкг/л в августе (см. табл. 4.2).

Интенсивность фотосинтеза была высокой, варьируя от 0.28 до 0.9 мг  $C/(л\ сут)$  в мае и от 0.18 до 3.0 мг  $C/(л\ сут)$  в августе (табл. 6.1).

Весной ее распределение на поперечных разрезах было довольно равномерным и соответствовало в большинстве случаев колебаниям Хл «а». В августе различия фотосинтеза на станциях разреза колебались от 30 до 200-350 %. Изменения первичной продукции по продольной оси водохранилища также различались по сезонам: весной они были незначительными, летом - намного резче, с максимумом фотосинтеза в зоне влияния теплового стока Костромской ГРЭС вблизи г. Волгореченска. Интегральная первичная продукция составила в мае 0.25-0.85 г  $C/(м^2\ сут)$  при максимальных величинах на разрезах ниже г. Костромы. В августе она была выше, достигая в зоне влияния теплых вод 2.86 г  $C/(м^2\ сут)$ . В целом по показателям продуктивности фитопланктона речной участок характеризуется как умеренно эвтрофный весной и эвтрофный летом.

Таблица 6.1

## Первичная продукция планктона Горьковского водохранилища весной и летом 1992 г. (1 - пределы, 2 - средняя)

Место отбора проб	Первичная продукция									
	мг C/(л сут)		г C/(м <sup>2</sup> сут)		мг C/(л сут)		г C/(м <sup>2</sup> сут)			
	1		1		1		1			
	2	2	1	2	2	2	1	2		
	14 - 21 мая					5 - 13 августа				
Ниже г. Ярославля	-	0.26	-	0.31	-	1.29	-	0.90		
У Костромского расширения	0.34-0.49	0.41	0.36-0.56	0.46	0.59-1.19	0.89	0.59-1.07	0.83		
Ниже расширения	0.28-0.33	0.30	0.25-0.33	0.61	0.41-0.72	0.57	0.41-0.68	0.55		
Выше г. Костромы	0.37-0.58	0.46	0.26-0.44	0.44	0.81-1.10	0.95	0.77-0.88	0.83		
Ниже г. Костромы	0.52-0.90	0.65	0.44-0.85	0.59	0.65-2.11	1.38	0.65-1.47	1.07		
Ниже р. Кубань	0.66-0.76	0.71	0.46-0.61	0.54	0.57-0.70	0.64	0.46-0.70	0.58		
Ниже д. Чернопенье	0.41-0.47	0.46	0.28-0.39	0.34	0.74-2.30	1.52	0.88-1.84	1.36		
У д. Густомесово	0.42-0.63	0.51	0.38-0.63	0.49	1.41-1.58	1.50	1.11-1.27	1.19		
Ниже г. Волгореченска	0.33-0.60	0.48	0.32-0.36	0.34	2.48-3.02	2.75	1.11-2.86	1.99		
Ниже с. Красного	0.45-0.66	0.53	0.43-0.60	0.48	1.17-1.65	1.41	0.88-1.32	1.10		
У г. Плеса	0.41-0.43	0.43	0.33-0.38	0.35	1.35-2.12	1.74	1.49-1.91	1.70		
Выше г. Кинешмы	-	-	-	-	0.18-0.35	0.26	0.98-1.91	1.45		
Ниже г. Кинешмы	-	-	-	-	0.28-0.33	0.30	1.55-1.79	1.67		

Примечание: Здесь и в табл. 6.2-6.12 прочерк означает отсутствие данных.

Общая численность бактериопланктона варьировала весной и летом в пределах 1.2-9.0 млн. кл./мл с постоянным максимумом вблизи городов Ярославля и Костромы, а также в зоне влияния Костромской ГРЭС - ниже Волгореченска (табл. 6.2, 6.3). Средние для речной части показатели составили соответственно 3.4 и 4.3 млн. кл./мл. Биомасса бактерий изменялась от 0.01 до 0.08 мг С/л. Полученные величины соответствуют мезотрофно-эвтрофным водоемам (Романенко, 1985). В целом их колебания были невелики, лишь на некоторых разрезах явно сказывалось влияние берегового взмучивания или городских стоков.

По численности и распределению отдельных специфических групп бактерий акватория водохранилища оказалось весьма неоднородной. Количество сапрофитов, учитываемых на стандартном РПА, и гетеротрофов, выращиваемых на обедненной среде (РПА:10), было высоким по всей русловой части, особенно в мае. Это свидетельствует о значительном поступлении в водоем как автохтонных, так и аллохтонных органических веществ. Последнее подтверждается не только сезонным увеличением численности сапрофитов во время половодья и постоянным их обилием вблизи городов, а также стока ГРЭС, но и высоким содержанием в общем количестве бактерий, которое считается показателем уровня органического загрязнения (Кузнецов, 1952; Романенко, 1979). Численность нефте- и фенолоксиляющих бактерий изменялась на различных участках гораздо сильнее, составляя 0.02-250 тыс. и 0.001-13 тыс. кл./мл, соответственно. Распределение этих бактерий на поперечных разрезах было крайне неравномерным, что связано, по-видимому, со скоростями руслового потока, переноса стоки с загрязняющими веществами. Являясь прямыми индикаторами техногенного загрязнения, эти микроорганизмы указывают на наличие локальных зон с повышенным содержанием в воде (на момент отбора проб) соответствующих веществ. В речной части водохранилища такие зоны, независимо от сезона, расположены ниже городов и на участке воздействия ГРЭС, а эпизодически - в других точках (выход из Костромского расширения, устье р. Кубань, у д. Густомесово и др.) (см. табл. 6.2, 6.3).

По величинам интегральных показателей микробиальной активности - темновой ассимиляции, валовой деструкции, бактериальной продукции (табл. 6.4) уровень развития бактериопланктона Горьковского водохранилища весной соответствовал мезотрофным водоемам (Романенко, 1985). Летом, с прогревом воды и значительным увеличением первичной продукции, по всей акватории произошла заметная активизация бактериальных процессов (табл. 6.5), и общий уровень развития микрофлоры стал соответствовать эвтрофным водоемам.

Численность и биомасса бактерий в воде Горьковского водохранилища в мае 1992 г.

Место отбора проб	Численность						Био-масса
	общая, 10 <sup>6</sup>	гетеротрофы, 10 <sup>3</sup>	сапрофиты		нефтеокисляющие, 10 <sup>3</sup>	Фенолоксиляющие, 10 <sup>3</sup>	
			10 <sup>3</sup>	% от общей			
Ниже г. Ярославля	2.6	6.5	1.6	0.06	25	1.0	20
У пос. Красный Профинтерн	4.6-9.0	1.6-9.0	2.2-3.0	0.02-0.07	1.3-2.5	1.0-2.5	40-80
У Костромского расширения	1.7-2.3	2.7-8.9	0.7-1.3	0.02-0.08	2.5-2.5	0.1-1.0	10-20
Ниже расширения	1.4-1.6	8.0-8.6	0.7-2.0	0.04-0.12	0.7-2.5	0.5-1.0	20-110
Выше г. Костромы	1.8-4.2	8.7-9.7	0.7-2.1	0.02-0.05	0.3-0.7	0.1	20-40
Ниже г. Костромы	2.7-4.7	4.8-31.2	0.8-1.1	0.2-0.04	0.7-5.0	0.5-1.0	20-40
Ниже р. Кубань	2.2-7.0	4.0-10.7	1.0-2.6	0.01-0.12	0.3-2.5	0.01-0.1	20-60
Ниже д. Чернопенье	1.8-2.1	12.4-14.4	1.2-3.1	0.07-0.15	1.1-2.5	0.1	20
У д. Густомесово	1.2-7.0	10.5-11.4	1.2-2.0	0.03-0.10	0.1-2.5	0.1-0.5	10-60
Ниже г. Волгореченска	3.9-4.6	8.9-15.4	1.6-2.1	0.03-0.05	0.1-7.5	1.0	30-40
Ниже с. Красного	1.2-6.5	8.5-10.7	1.3-3.1	0.02-0.11	0.1-0.3	0.05-0.1	10-60
У г. Плеса	1.5-2.4	8.6-8.8	0.8-2.9	0.05-0.12	0.9-2.5	0.5-1.0	10-20

Примечание: Для каждого параметра даны пределы колебаний на разрезе; здесь и в табл. 6.3, 6.6, 6.8, 6.11: численность, кл./мл; биомасса, мкг С/л.

Численность и биомасса бактерий в воде Горьковского водохранилища в августе 1992 г.

Место отбора проб	Численность					Био- масса
	общая, $10^6$	гетеро- трофы, $10^3$	сапрофиты		Нефте- окисляю- щие, $10^3$	Фенолокис- ляющие, $10^3$
			$10^3$	% от общей		
Ниже г. Ярославля, У Костромского расширения	3.5 3.0-3.7	8.1 1.8-7.2	2.2 0.8-1.2	0.06 0.01-0.02	70 0.4-1.3	13 0.01-0.1
Ниже расширения	3.7-4.6	4.4-6.1	-	-	0.2-1.3	1.7
Выше г. Костромы	3.0-3.3	6.1	0.1	0.003	0.2	0.1
Ниже г. Костромы	2.9-4.4	3.8-6.3	0.2-0.3	0.01	0.03-1.1	0.01
Устье р. Кубань	5.8	4.9	1.9	0.03	0.13	0.1
Ниже р. Кубань	3.4-4.4	1.7-3.3	0.2	0.01	0.3-0.7	0.1
Устье р. Покши	5.9	0.2	0.03	0.0005	0.02	0.001
Ниже д. Чернопенье	2.7-3.5	0.5-2.1	0.06-0.2	0.005	0.02-1.1	-
У д. Густомесово	4.6-4.8	1.3-3.6	0.2	0.004	1.5-11	0.5-0.9
Ниже г. Волгореченска	4.4-5.0	0.6-2.8	0.4-0.5	0.01-0.02	13	1.3
Ниже с. Красного	4.8-5.3	-	0.1-0.2	0.004	0.06	-
У г. Плеса	3.0-5.0	4.2	0.2-0.4	0.01	0.3	0.03-0.07
Выше г. Кинешмы	4.7-5.6	1.5-3.0	1.3-1.5	0.03	0.1-1.1	0.01-0.1
Ниже г. Кинешмы	4.3-6.2	1.6-3.8	0.6-0.7	0.01	1.1-7.0	0.3-1.3



Таблица 6.4

Содержание метана и интенсивность микробных процессов (л/сут) в воде Горьковского водохранилища в мае 1992 г.

Место отбора проб	CH <sub>4</sub> , мкл/л	Деструк- ция ОВ, мг О <sub>2</sub>	Метано- кисле- ние, мкл CH <sub>4</sub>	Темновая		Продукция бактерий, мкг С	П/Б	БПК <sub>5</sub>	К, 10 <sup>-4</sup> ч <sup>-1</sup>
				ассимиляция, мкг С	фенола				
Ниже г. Ярославля	6.6	-	1.2	1.2	0.01	19	0.9	3.0	3
У пос. Кр. Профинтерн	11-19	-	0.6-0.7	0.96-1.2	0.05-0.07	15-19	-	4.4-5.1	4-7
У Костромского расширения	4.9-13	0.21-0.27	0.1-1.9	1.2-1.4	0.01-0.02	19-23	0.2-0.4	3.6-5.7	5-9
Ниже расширения	10-14	0.17-0.18	0.2-0.4	1.4	0.05	23	0.3-1.4	3.1-6.5	4-7
Выше г. Костромы	7.8-16	0.08-0.28	0.2-0.9	0.72-1.7	0.02-0.03	12-27	0.4-1.2	4.2-4.7	2-6
Ниже г. Костромы	6.2-13	0.06-0.10	0.5-1.3	0.48-1.2	0.01-0.02	12-80	0.3-0.6	4.6-5.0	11-12
Ниже р. Кубань	6.9-21	0.22-0.25	0.6-1.6	0.96-1.2	0.01-0.02	15-19	0.3-0.9	4.1-5.3	10-12
Ниже д. Чернопенье	7.4-22	0.08-0.20	2.4-3.0	0.96	0.05	15	0.8	4.3-6.0	9-14
У д. Густомесово	7.7-12	0.14-0.22	2.6	0.72-1.2	0.02	12-19	0.3-1.9	9.2-14.2	16-23
Ниже г. Волгореченска	13-21	0.17-0.59	1.8	1.2	0.01-0.02	19	0.5-0.6	6.0-6.3	9-12
Ниже с. Красного	10-13	0.14-0.22	0.4-1.2	1.2-1.4	0.02	19-23	0.4-1.9	7.4-9.0	8-12
У г. Плеса	8.4-10	0.08-0.20	2.2	0.48	0.01-0.02	8-80	0.4-0.8	6.0-9.0	13-15

Примечание: К- удельная скорость распада ОВ.

Таблица 6.5

Содержание метана и интенсивность микробиальных процессов (л/сут) в воде Горьковского водохранилища в августе 1992 г.

Место отбора проб	CH <sub>4</sub> , мкл/л	Деструк- ция ОВ, мг О <sub>2</sub>	Метано- кисле- ние, мкл CH <sub>4</sub>	Темновая ассимиля- ция, мкг С		Продукция бактерий, мкг С	П/Б	БПК <sub>5</sub>	К, 10 <sup>-4</sup> ч <sup>-1</sup>
				карбоната	фенола				
Нижне г. Ярославля	9.7	-	5.8	8.6	0.08	140	4.7	5.1	6
У Костромского расширения	9.7-11	0.82-0.87	1.8-5.7	3.1-13.7	0.19-0.26	50-220	1.7-7.3	3.2-5.0	5-6
Нижне расширения	6.9-7.3	0.52-0.83	0.6-1.1	3.4-5.8	0.35-0.53	50-90	1.3-3.0	3.8-4.1	8-9
Выше г. Костромы	7.2-11	0.32-1.10	0.9-3.3	7.7-11.8	0.11-0.28	120-190	4.0	3.2-3.8	8
Нижне г. Костромы	17-20	0.57-1.99	3.4-5.1	3.1-7.7	0.26-0.29	50-120	1.7-3.0	3.0-5.3	6
Устье р. Кубань	30	-	10	3.4	0.51	50	1.0	2.4	13
Нижне р. Кубань	13-28	0.60-0.66	1.6-9.7	0.96-5.3	0.03-0.23	20-80	0.7-2.0	2.4-3.9	8-11
Устье р. Покши	3.6	-	-	5.0	0.16	80	1.6	4.4	13
Нижне д. Чернопенье	16-17	0.59-2.02	4.6-5.4	3.4-3.6	0.21	50-60	2.0-2.5	2.7-2.8	3-4
У д. Густомесово	17-51	0.69-1.49	7.1-36	2.6-4.3	0.23-0.46	40-70	1.0-1.8	3.7-5.1	15-17
Нижне г. Волгореченска	22-36	1.78-2.37	3.9-6.3	4.3-19.2	0.34-0.44	70-310	-	4.3-10.0	12-73
Нижне с. Красного	15-34	0.46-1.54	2.2-7.8	4.3-13.7	0.19-0.26	70-220	1.8-4.4	3.5-7.4	13-17
У г. Плеса	12-14	0.64-1.22	0.1-2.7	7.4-11.0	0.37-0.38	120-180	4.0-4.5	6.7-8.4	19-23
Выше г. Кинешмы	7.8-14	0.48-0.94	1.2-3.9	2.2-2.6	0.15	40	0.8-1.0	2.9-3.7	14-15
Нижне г. Кинешмы	8.8-12	0.76-0.88	3.2-7.8	3.6-10.6	0.27-0.33	60-170	1.5-2.8	4.0-4.5	19-22

Для общей активности бактериопланктона, помимо сезонных изменений, выявлены значительные колебания как по продольной оси с максимумами (в порядке убывания величин) у городов Волгореченска, Ярославля и Костромы, так и на отдельных станциях разрезов. Неоднородность вод по химическому составу и деструкционной деятельности микрофлоры на обследованных участках отчетливо проявляется также при анализе таких специфических характеристик, как распределение растворенного метана, интенсивности его окисления, бактериальной ассимиляции фенолов. Метан, являясь конечным продуктом анаэробного распада ОВ, выделяется из илов в воду, однако в перемешиваемых водоемах основная его часть окисляется уже в поверхностном слое грунта (Дзюбан, 1998) и в придонной воде. Повышение концентраций  $\text{CH}_4$  в поверхностных водах рек и водохранилищ отмечается в портовых акваториях, вблизи стоков предприятий и городов. Это свидетельствует о том, что биогенный путь поступления метана в водоемы не является единственным (Дзюбан и др., 1998), а соответствующие характеристики указывают на наличие и локализацию технических отходов, которые порой обнаруживаются не только у городов (см. табл. 6.4, 6.5).

Судя по высоким величинам П/Б-коэффициентов, основная часть бактериопланктона была физиологически активной весь весенне-летний период. О том же свидетельствуют расчеты времени генерации бактерий, которое в мае составляло в среднем 20 ч, а в августе - 7 ч. Эти показатели, а также величины БПК<sub>5</sub> и удельная скорость распада суммарного ОВ (см. табл. 6.4, 6.5) свидетельствуют о высокой обеспеченности экосистемы органическими соединениями различного происхождения, о большой антропогенной нагрузке на речную часть водохранилища и об активной самоочистительной деятельности бактериопланктона.

В озеровидном Костромском расширении обилие фитопланктона, судя по содержанию Хл «а», было заметно ниже, чем в речной части. Соответственно более низкой оказалась и первичная продукция, которая лишь в районе р. Костромки приближалась к уровню фотосинтеза на основной акватории водохранилища (табл. 6.6).

Количественные и трофодинамические характеристики бактериопланктона (см. табл. 6.6) свидетельствуют, что Костромское расширение испытывает пониженную нагрузку автохтонного и аллохтонного ОВ и близко к водоемам мезотрофного типа (Романенко, 1985). Однако высокая численность нефтеокисляющих бактерий, которая достигала в августе 110 тыс. кл./мл, а также концентрации  $\text{CH}_4$  и активное метаноокисление, которые соответствуют разряду «загрязненные судоходные трассы» (Дзюбан и др., 1998) указывают на имеющееся антропогенное воздействие.

Таблица 6.6

Численность бактерий и интенсивность продукционно-деструкционных процессов в воде Костромского расширения весной и летом 1992 г.

Станции	Хл, мкг/л	Фото- синтез, мг С/ (л сут)	Численность			Темновая ассимиляция СО <sub>2</sub> , мкг С/(л сут)	Продукция бактерий, мкг С/(л сут)	Деструкция ОВ, мг О <sub>2</sub> / (л сут)	СН <sub>4</sub> , мкл/л	Окисле- ние СН <sub>4</sub> , мкл/(л сут)
			общая, 10 <sup>6</sup>	сапро- фиты, 10 <sup>3</sup>	нефтео- кисляю- щие, 10 <sup>3</sup>					
17 - 19 мая										
Против р. Костромки	18.7	0.58	6.3	0.7	2.5	1.4	23	0.57	13.3	1.9
У с. Спас	5.0	0.13	1.7	2.8	2.5	1.4	23	0.15	4.9	0.3
Против рек Соть и Прость	3.1	0.18	9.0	3.3	250	-	-	0.11	5.4	0.1
У с. Петрилово	2.7	0.10	4.1	0.8	2.5	1.2	19	0.03	5.9	0.4
9 - 11 августа										
Против р. Костромки	4.7	0.09	5.0	-	110.0	-	-	<0.01	17.3	2.7
У с. Спас	4.2	0.35	7.1	-	110.0	4.1	70	0.14	8.5	1.2
У о. Заячьего	4.0	0.26	6.2	1.2	110.0	4.1	70	0.88	15.2	1.9
У с. Петрилово	8.6	0.50	5.5	1.0	1.30	5.8	90	0.51	10.3	1.5

Примечание: Хл - концентрации хлорофилла «а».

## БАКТЕРИОБЕНТОС

Грунты водохранилищ, в том числе и Горьковского, в связи с особенностями их формирования при затоплении разнообразных материнских пород, почв и угодий обычно весьма неоднородны. Однако для функционирования бактериобентоса механические свойства грунтов не столь важны, как имеющиеся в них окислительно-восстановительные условия. Несмотря на постоянную аэрацию даже в песчанистых осадках ряда участков окислительно-восстановительный потенциал ( $E_h$ ) в поверхностных слоях грунтов опускался ниже +50, что характеризует их как слабо восстановленные. Такие условия благоприятствуют анаэробным микробальным процессам и снижают окислительные. Об этом свидетельствует энергичный, судя по концентрации в илах метана (0.5-55 мл  $\text{CH}_4/\text{дм}^3$  сырого грунта), анаэробный распад ОВ ниже г. Костромы и у д. Чернопенье (табл. 6.7).

Общее количество бактерий в грунтах было довольно высоким на всем протяжении трассы - 1.36-7.22 млрд. в мае и 3.74-18.5 млрд. кл./см<sup>3</sup> в августе. По численности и биомассе бактериобентоса заметно выделяются участки ниже гг. Ярославля и Костромы, а также зона влияния подогретых вод ГРЭС. В грунтах Костромского расширения общее количество бактерий и их биомасса не испытывали резких колебаний и в целом были ниже, чем в русловой части (табл. 6.8). По уровню развития бактериобентоса илы расширения соответствуют отложениям слабо мезотрофных водоемов, а песчанистые осадки русла на участках у городов Ярославля, Костромы и Волгореченска - эвтрофных (Кузнецов, 1970; Дзюбан, 1983).

Речной участок водохранилища испытывает значительное антропогенное воздействие, что, вместе с высоким уровнем первичной продукции, ведет к накоплению в грунтах легкоминерализуемых органических соединений. Последние стимулируют развитие различных групп бактерий. Численность сапрофитов составляла 50-4200 тыс., гетеротрофов - 1-28000 тыс. кл./см<sup>3</sup>. Несмотря на значительные колебания на отдельных участках, обилие сапрофитов в целом существенно возросло летом, что связано с поступлением легкоусваиваемых автохтонных веществ при отмирании развивающихся в массовом количестве водорослей. Высокая численность нефтеокисляющих бактерий в грунтах свидетельствует о накоплении нефтепродуктов. Особенно неблагоприятными по этому показателю оказались участки у Ярославля, Костромы и Волгореченска.

Таблица 6.7  
Физико-химическая характеристика грунтов (слой 0-2 см) Горьковского водохранилища в мае и августе 1992 г.

Место отбора проб	Тип грунта	pH		Eh		CH <sub>4</sub> , мл/дм <sup>3</sup>		Карбонаты, мг С/дм <sup>3</sup>	
		V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII
Нижне г. Ярославля (п)	Крупнозернистый песок	7.0	7.5	85	90	3.5	-	46	38
У п. Кр Профинтерн (л)	Крупнозернистый песок	7.5	7.8	-15	150	-	1.8	36	48
Выше г. Костромы (л)	Песчанистый ил	7.0	8.0	45	0	0.57	24	15	67
Нижне г. Костромы (л)	Зайленный песок	6.8	7.4	40	50	23	35	50	67
Нижне д. Чернопенье (л)	Зайленный песок	6.9	8.0	70	85	4.5	4.3	73	31
Нижне г. Волгореченска (с)	Серый мягкий ил	6.9	7.6	50	40	55	27	76	44
Нижне с. Красного (л)	Песчанистый ил	6.9	7.5	-25	20	-	20	51	64
Выше г. Кинешмы (п)	Зайленный песок	-	7.6	-	15	-	10	-	61
Нижне г. Кинешмы (п)	Глинистый ил	-	7.2	-	10	-	13	-	64
Костромское расширение									
Против р. Костромки	Серый ил	6.8	7.2	50	30	3.1	15	58	58
У с. Спас	Почва с илом	7.0	7.5	40	70	3.6	3.4	67	19
У о. Заячьего	Серый ил	6.7	7.0	75	20	2.8	8.1	66	21
У с. Петрилово	Серый ил с ракуш-ками	6.9	7.2	45	55	5.3	9.9	38	42

Примечание: Здесь и в табл. 6.8-6.12 «п» - правый берег на разрезе, «с» - середина, «л» - левый берег.

Таблица 6.8

**Численность и биомасса бактерий в грунтах Горьковского водохранилища в мае и августе 1992 г.**

Место отбора проб	Биомасса, мг С/дм <sup>3</sup>		Численность, кл./см <sup>3</sup>										сульфатредукторы, 10 <sup>3</sup>
			общая, 10 <sup>9</sup>		сапрофиты, 10 <sup>3</sup>		Нефтеокисляющие, 10 <sup>3</sup>		Маслянокислые, 10 <sup>3</sup>				
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	V			
У г. Ярославля (п)	-	240	3.90	5.27	1500	2300	100	110	50	10.0	0.25		
Выше г. Костромы (л)	110	112	2.61	5.21	30	2700	2.5	0.2	25	0.6	0.06		
Ниже г. Костромы (л)	290	50	3.99	5.58	190	400	250	0.1	25	250	0.6		
Ниже д. Чернопенье (л)	90	210	1.92	7.33	70	210	25	110	70	2.5	2.5		
Ниже г. Волгореченска (с)	100	70	7.22	4.93	390	8600	2000	110	6	6.0	2.5		
Ниже с. Красного (л)	20	100	1.36	6.78	2800	2700	25	1100	13	0.25	2.5		
У г. Плеса (п)	-	-	5.12	-	320	-	70	-	2	0.6	-		
Выше г. Кинешмы (п)	-	60	-	5.12	-	600	-	0.25	-	-	0.06		
Ниже г. Кинешмы (п)	-	920	-	18.5	-	3200	-	70	-	-	0.25		
Костромское расширение													
Против р. Костромки	120	70	2.94	3.74	50	1300	2.5	0.25	70	6.0	25		
У с. Спас	130	128	2.71	5.42	10	2000	250	13	110	2.5	0.25		
У о. Заячьего	60	130	3.59	5.30	60	1200	250	0.13	70	6.0	25		
У с. Петрилово	260	100	3.59	6.84	10	800	2.5	110	2	2.5	2.5		

Значительное количество этих микроорганизмов в илах Костромского расширения также указывает на накопление там нефтяных загрязнений (см. табл.6.8).

В составе анаэробной микрофлоры в донных отложениях волжских водохранилищ постоянно преобладали маслянокислые бактерии, сбраживающие углеводы (Дзюбан, 1983, 1998). В Горьковском водохранилище наибольшее их количество отмечалось ниже г. Костромы и в Костромском расширении. Численность сульфатредуцирующих бактерий на большей части станций не превышала 6 тыс. кл./см<sup>3</sup>, но в черных грунтах ниже г. Костромы в мае она достигала 250 тыс. кл./см<sup>3</sup>.

Главным результатом деятельности бактериального звена экосистемы, является деструкция органического вещества. Органические комплексы грунтов состоят, как правило, из обедненных энергией (по сравнению с ОВ воды), трудно усваиваемых, а в водохранилищах - в основном аллохтонных соединений. Интенсивность распада ОВ в донных осадках Горьковского водохранилища весной и летом колебалась в широких пределах. В мае превалировали анаэробные процессы, за счет которых разрушалось от 0.2 до 5.1 г  $C_{орг}/(м^2 \text{ сут})$ . Аэробному распаду в это время подвергалось не более 0.67 г  $C_{орг}/(м^2 \text{ сут})$ . В августе доминировали аэробные процессы, хотя общий уровень активности бактериобентоса, судя по темновой ассимиляции  $CO_2$ , оставался на том же уровне (табл. 6.9, 6.10).

В целом показатели деструкционной деятельности бактериобентоса речного участка близки к характеристикам отложений эвтрофных водоемов и не типичны для песчанистых грунтов. В илах Костромского расширения активность бактерий была ниже и соответствовала отложениям слабо мезотрофных водоемов (Кузнецов, 1970; Дзюбан, 1983).

Среди терминальных микробиальных процессов анаэробного распада ОВ в донных отложениях доминируют метаногенез и сульфатредукция, при которых образуются и выносятся в воду восстановленные соединения, неблагоприятные для большинства гидробионтов, - метан и сероводород. Интенсивность метанобразования варьировала в донных отложениях Горьковского водохранилища в пределах 0.01-21.8 мл  $CH_4/(дм^3 \text{ сут})$  с максимумом весной на участках вблизи городов. Процессы сульфатредукции также оказались наиболее интенсивными весной в районе г. Костромы. В августе максимальная скорость сульфатредукции отмечалась в Костромском расширении (см. табл. 6.9, 6.10), где количество образовавшегося сероводорода было на порядок выше, чем в речном участке.



Таблица 6.9  
Микробиальные процессы трансформации ОВ в грунтах Горьковского водохранилища в мае 1992 г.

Место отбора проб	Деструкция, мг С/(м <sup>2</sup> сут)			Ассимиляция СО <sub>2</sub> , мг С/(дм <sup>3</sup> сут)	Метаногенез Мл СН <sub>4</sub> /(дм <sup>3</sup> сут)	Сульфатредукция	
	аэробная	ана- эробная	сум- марная			мкг S/(дм <sup>3</sup> сут)	мг Н <sub>2</sub> S/ (м <sup>2</sup> сут)
У г. Ярославля (п)	180	320	-	0.64	7.2	80	-
У пос. Кр. Профинтерн (л)	110	155	265	0.11	1.2	-	-
У Костромского расширения (л)	80	110	-	0.05	0.1	29	0.64
Выше г. Костромы (л)	120	2230	2350	0.03	0.1	690	15.2
Ниже г. Костромы (л)	720	5130	5850	0.09	12.3	526	11.7
Ниже д. Чернопенье (л)	510	1865	2375	0.10	0.4	25	0.55
Ниже г. Волгореченска (с)	670	-	670	0.15	21.8	50	1.10
Ниже с. Красного (л)	160	1055	1215	0.11	1.3	42	0.92
У г. Плеса	210	180	-	0.17	2.4	90	-
Костромское расширение							
Против р. Костромки	190	520	710	0.06	6.2	62	1.36
У с. Спас	40	270	310	0.09	0.8	14	0.31
У о. Заячьего	135	300	435	0.09	-	25	0.55
У с. Петролово	450	315	135	0.11	2.2	460	10.1

Таблица 6.10

Микробнальные процессы трансформации ОВ в грунтах Горьковского водохранилища в августе 1992 г.

Место отбора проб	Деструкция, мг С/(м <sup>2</sup> сут)			Ассимиляция СО <sub>2</sub> мг С/(дм <sup>3</sup> сут)	Метаногенез, мл СН <sub>4</sub> / (дм <sup>3</sup> сут)	Сульфатредукция	
	аэробная	анаэробная	суммарная			мкг S/ (дм <sup>3</sup> сут)	мг Н <sub>2</sub> S/ (м <sup>2</sup> сут)
У г. Ярославля (п)	-	-	-	0.08	<0.01	15	0.33
У пос. Кр. Профинтерн (л)	920	30	950	0.08	-	26	0.57
Выше г. Костромы (л)	800	-	800	0.06	<0.01	21	0.46
Ниже г. Костромы (л)	650	40	690	0.15	6.45	22	0.48
Ниже д. Чернопенье (л)	65	0	65	0.27	0.74	2.2	0.04
Ниже г. Волгореченска (с)	340	10	350	0.13	4.5	25	0.55
Ниже с. Красного (л)	950	110	1060	0.10	5.6	34	0.75
Выше г. Кинешмы	280	20	300	-	<0.01	3.1	0.07
Ниже г. Кинешмы	480	210	690	-	12.3	7.5	0.17
Костромское расширение							
Против р. Костромки	210	0	210	0.06	-	523	11.5
У с. Спас	330	0	330	0.08	-	458	10.1
У о. Заячьего	920	40	960	0.09	-	225	4.95
У с. Петрилово	1300	120	1420	0.09	0.7	29	0.61

Особым типом антропогенного воздействия на водоемы является тепловое загрязнение, возникающее в результате выброса подогретых вод из водоемов-охладителей крупных электростанций, к числу которых относится Костромская ГРЭС. Кумулятивный эффект подобного воздействия сложен, и биота реагирует на него не однозначно. На ряде русловых станций водохранилища, где прослеживалось влияние ГРЭС (Густомесо-во - Волгореченск - Красное), изменения отдельных биологических характеристик были различными, хотя в целом отмечался общий эвтрофирующий эффект.

Характеристики бактериопланктона водоема-охладителя и водотоков, расположенных в зоне технологических сооружений ГРЭС, были заметно выше, чем в водохранилище, и существенно различались между собой. В водоеме-охладителе (р. Кешка) максимальные численность, биомасса и суммарная активность бактериопланктона отмечалась в мае, когда температура воды превышала естественный фон на 5-8 °С, а в Шачинском заливе - в августе (табл. 6.11). Количество сапрофитных бактерий было также выше, чем на основной акватории, в августе их численность возрастала до рекордных величин. Развитие сапрофитов стимулируется поступлением аллохтонных и автохтонных (связанных с гибелью планктона) ОВ. Вода вблизи ГРЭС по этим критериям (Романенко, 1979) летом была грязной.

Микрофлора донных отложений в зоне воздействия ГРЭС отражает интегральную реакцию грунтового сообщества на тепловое загрязнение. Здесь сформировались восстановленные, богатые органическим веществом илы, где происходит активизация, по сравнению с речными участками, анаэробного бактериобентоса. Если численность сульфатредуцирующих бактерий и продукция метана были близкими (с максимальным значением этих показателей в водохранилище), то интенсивность процессов образования сероводорода в зоне влияния ГРЭС оказалась в 10-100 раз выше (см. табл. 6.9, 6.10, 6.12). Полученные данные указывают на хроническое загрязнение илов этих участков сточными водами, содержащими, помимо ОВ, значительное количество сульфатов, накапливающихся до концентрации 23 мг S/дм<sup>3</sup>.

Характеристика бактериопланктона в зоне воздействия Костромской ГРЭС в мае и августе 1992 г.

Место отбора проб	Численность				Биомасса		Продукция бактерий, мкг C/(л сут.)	
	общая, 10 <sup>6</sup>		сапрофиты, 10 <sup>3</sup>					
	V	VIII	V	VIII	V	VIII		
У д. Чернопенье	2.1	2.7	3.1	0.06	20	20	16	56
У входа сбросного канала в водоем-охладитель (р. Кешка)	5.2	2.9	1.0	39	220	70	138	247
У о. Змеиноного	7.2	2.5	1.0	4.2	380	190	63	102
Ниже впадения р. Керры	5.2	4.9	2.1	2.8	460	150	117	142
Ниже выхода р. Кешки	3.8	5.3	4.2	3.1	350	40	147	50
У д. Густомесово (п)	7.0	4.6	2.0	0.16	60	40	20	44
У д. Густомесово (л)	1.2	4.8	1.2	0.19	10	40	12	72
Водозабор ГРЭС	6.2	4.9	0.7	3.3	810	500	61	178
У выхода сбросного канала	3.1	6.7	1.0	4.2	40	640	56	104
Шачинский залив	4.1	4.9	4.1	2.9	40	310	28	110
Устье р. Шачи	3.4	6.5	2.2	7.2	30	90	50	86
Русло р. Волга ниже р. Шачи	5.0	5.1	2.0	0.8	60	150	58	147
Ниже ГРЭС (п)	3.9	-	2.1	-	30	-	-	320
Ниже ГРЭС (л)	4.6	-	1.6	-	40	-	-	72

Таблица 6.12

## Характеристика бактериобентоса в зоне воздействия Костромской ГРЭС в мае и августе 1992 г.

Место отбора проб	Численность, кл./см <sup>3</sup>						Биомасса, мг С/дм <sup>3</sup>		Интенсивность процессов, дм <sup>3</sup> /сут					
	Общая, 10 <sup>9</sup>		сульфатредукторы, 10 <sup>3</sup>		сапрофиты, 10 <sup>3</sup>		мг С/дм <sup>3</sup>		ассимиляция CO <sub>2</sub> , мг С		метаногенез, мл CH <sub>4</sub>		сульфатредукция, мг S	
	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII	V	VIII
Выше г. Волгореченска (л)	2.17	7.33	0.25	0.25	-	210	90	210	0.104	0.193	0.09	0.52	-	0.02
Ниже ГРЭС (л)	7.22	4.93	6.0	2.5	-	8600	100	70	0.150	0.094	<0.01	4.25	0.05	0.03
У сбросного канала	3.38	6.73	6.0	25	140	210	100	190	-	0.104	11.2	2.62	0.06	0.52
Ниже выхода р. Кешки	4.89	5.09	2.5	0.25	150	70	50	100	0.088	0.076	<0.01	0.36	0.01	0.46
У о. Змеиного	-	6.11	6.0	25	-	1200	-	90	-	0.071	3.27	2.07	0.25	0.23
Устье р. Шачи	1.92	-	2.5	2.5	70	-	30	-	0.151	-	0.51	2.42	3.46	0.21
Ниже г. Волгореченска	-	-	0.25	2.5	-	-	-	-	-	-	-	5.61	0.04	0.03

## ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДОЕМА

Исследование бактериопланктона позволяет получить представление о быстрой реакции микрофлоры на локальные и, возможно, кратковременные воздействия. Показатели бактериобентоса отражают существенные сдвиги в экосистеме под влиянием хронических антропогенных факторов. Благодаря малым размерам, сравнительной простоте организации, высокой скорости роста и размножения, физиолого-биохимическому разнообразию и другим специфическим особенностям, которыми обладают бактерии, они лучше многих других гидробионтов могут использоваться для биоиндикации загрязнений.

По комплексу микробиальных характеристик, который включает структурно-функциональные показатели микробных сообществ и динамику продукционно-деструкционные процессы, обследованный район Горьковского водохранилища в весенне-летний период 1992 г. отнесен к водоемам мезотрофно-эвтрофного типа. Причем элементы мезотрофии несут лишь некоторые сезонные показатели планктона, тогда как показатели бактериобентоса постоянно указывают на эвтрофное состояние. Высокая обеспеченность экосистемы органическим веществом в совокупности с неравномерностью антропогенных поступлений определяют уровень сапробности и загрязненности отдельных участков водохранилища.

По величинам первичной продукции и содержанию Хл «а» воды речного участка в основном относились к 3-4 классу качества («чистые» или «не значительно загрязненные»), лишь в зоне влияния ГРЭС качество воды летом ухудшалось («сильно загрязненная» 5 класс). В Костромском расширении вода относилась ко 2-3 классу (Единые критерии..., 1982). Показатели первичной продукции не выявили заметного антропогенного воздействия.

Для оценки санитарного состояния водоемов используется расчет относительного количества сапрофитов - условно патогенных бактерий, поступающих с бытовыми сточными водами, в общем количестве бактерий. За условную границу чистых и загрязненных вод принята величина 0.03 %, более высокая соответствует грязным водам, более низкая - чистым (Романенко, 1979). По этому показателю в мае 1992 г. основная акватория оценивалась как загрязненная (4 класс), а ряд участков, и в особенности от д. Чернопенье до д. Густомесово, - грязные (5 класс). В августе, несмотря на обильное развитие синезеленых водорослей, которые обычно ухудшают качество воды, санитарное состояние всей обследованной акватории (кроме зоны ниже г. Ярославля) соответствовало 2-3 классу. Из этих данных следует, что основным источником органических веществ в засушливом 1992 г. явились весенние аллохтонные посту-

пления с водосборной площади. В Костромском расширении в мае показатели были такими же, как на речном участке, но в августе качество воды здесь ухудшилось и соответствовало 3-4 классам. В целом же нагрузка ОВ на речную часть водохранилища в период исследований оказалась ниже, чем в 60-е годы, когда одни его участки характеризовались как  $\beta$ -мезосапробные, а другие -  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробные, т.е. слабо загрязненные (Марголина, 1989).

Комплексная оценка экологического состояния водной экосистемы, степени антропогенного воздействия на нее невозможна без определения функциональной активности микрофлоры, ее адаптированности к важнейшим загрязнителям. Определение скорости усвоения меченого  $^{14}\text{C}$ -карбоната, интенсивности деструкции органического вещества свидетельствуют, что микробные сообщества водной толщи активно функционируют и пока справляются с поступлениями органических веществ в водоем. На это же указывает и снижение большинства сапробиологических характеристик на участке у г. Плес, после максимума в зоне влияния теплового стока. В то же время, повышенные значения БПК<sub>1</sub>, БПК<sub>5</sub> и удельной скорости распада ОВ у д. Густомесово и г. Волгореченска, а также близ г. Костромы указывают на повышенную нагрузку ОВ, что может приводить к локальному исчезновению растворенного кислорода и подледный период.

Распределение бактериобентоса по руслу зависит от гидрологического режима, темпов осадконакопления и особенностей формирования органического комплекса грунтов. Численность сапрофитов была максимальной вблизи городов, особенно у Волгореченска, где в донные отложения попадают не только бытовые сбросы и стоки ГРЭС, но также седименты, привнесенные из вышележащих участков. Даже в промываемых песках у г. Ярославля количество сапрофитов оказалось очень высоким, что указывает на длительное и интенсивное загрязнение осадков различными отходами.

Невысокая активность бактерий, разрушающих фенолы, свидетельствует об отсутствии на обследованном участке водохранилища значительных источников поступления этих соединений. Поступление нефтепродуктов в водохранилище, по сравнению с предыдущими годами также снизилось, о чем свидетельствует уменьшение в воде численности нефтеокисляющих бактерий в сотни и тысячи раз по сравнению с 60-70-ми годами (Марголина, 1974, 1989). В отличие от водной толщи, количество нефтеокисляющих бактерий в грунтах за прошедшие 30 лет не изменилось. Это свидетельствует о консервативности грунтовых комплексов с их накопительными свойствами, как среды обитания микроорганизмов. Для ряда участков (ниже г. Ярославля, в прибрежье у г. Кост

ромы, вблизи ГРЭС, на некоторых станциях Костромского расширения) зарегистрирована загрязненность акватории нефтепродуктами. Здесь же отмечалась и максимальная численность углеводородразрушающих бактерий в грунтах, указывающая на хронический характер нефтяного загрязнения.

Характерной особенностью грунтов является возникновение анаэробных зон, особенно благодаря накоплению восстановленных соединений как природных, так и антропогенного происхождения. В результате поступления токсикантов донные осадки сами могут быть источником вторичного загрязнения. Некоторые продукты, образующиеся в процессе бактериального разложения химических загрязняющих веществ, более токсичны, чем исходные соединения.

Пески чистых речных участков обычно бедны анаэробными бактериями. Судя по численности маслянокислых бродильщиков в песчаных грунтах у гг. Ярославля и Костромы, там уже сложились условия, благоприятные для различных анаэробов. Опасным симптомом является обилие в осадках у г. Костромы сульфатредукторов, что свидетельствует о серьезной перестройке естественных бактериальных сообществ из преимущественно аэробных в анаэробные. При регулярном поступлении сульфатов, содержащихся в сточных водах, на таких участках резко интенсифицируется сульфатредукция, приводящая к образованию токсичного  $H_2S$ . Действительно, наши оценки показали что близ г. Костромы, а также в грунтах Костромского расширения микробиальное образование сероводорода может достигать на 1 м<sup>2</sup> площади дна 10-15 мг  $H_2S$  в сутки.

Таким образом, комплексная микробиологическая оценка свидетельствует, что экосистема речного участка Горьковского водохранилища испытывает мощный пресс органического загрязнения, с которым она пока справляется, в значительной степени благодаря деструкционной деятельности микроорганизмов. По уровню продуктивности водохранилище близко к эвтрофному, по загрязненности - в целом к  $\beta$  -  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробному, однако имеются локальные участки, испытывающие сильное бытовое и техническое загрязнение.



# МИКРОБИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА <sup>1</sup>

Микроорганизмы являются основными агентами самоочищения природных вод, т.к. им принадлежит ведущая роль в деструкции органических соединений самого различного происхождения. Интенсивность таких процессов, как размножение микроорганизмов, их выедание, продуцирование и деструкция органического вещества имеют важное значение для самоочищения водоемов. Изменения в структуре и функционировании микробных сообществ, в состав которых входят бактерии, автотрофный пикопланктон, автотрофный и гетеротрофный нанопланктон, используют в качестве раннего индикатора негативных последствий антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Прибрежные мелководья представляют собой зону взаимодействия экосистем водоема и ландшафта, в которой осуществляется биогеохимическая локализация поступающих в водоем веществ. В результате, мелководья подвергаются сильному антропогенному воздействию, и именно здесь идут наиболее интенсивные продукционно-деструкционные процессы. Их исследование в данной зоне позволяет получить наиболее полное представление о состоянии и функционировании экосистемы всего водоема.

Рыбинское водохранилище включает обширные мелководные участки, занимающие при НПУ 30-44 % площади в речных и 14 % в Главном плесе (Бакастов, 1976). Однако микробиологические исследования мелководной зоны водохранилища немногочисленны. К ним относятся сезонные наблюдения, выполненные в 1968 г. в Волжском плесе (Старикова, Сорокин, 1971), а также летняя съемка всего водоема в 1989 г. (Копылов, Крылова, 1993). В конце 90-х годов исследования были возобновлены, и полученные результаты представлены в настоящей главе.

Наблюдения проводили на мелководных и параллельно на глубоководных участках Волжского плеса в районе пос. Борок, схема расположения станций представлена на рис. 7.1.

Станции 1 и 2 относятся к мелководьям защищенного типа (Мордухай-Болтовской, 1976), они отделены от водохранилища Хохотским островом, закрыты от воздействия ветровых течений и характеризуются более или менее интенсивным развитием высшей водной растительности.

---

<sup>1</sup> Глава написана А.И. Копыловым, А.В. Романенко, М.И. Васильевой, Т.С. Масленниковой



**Рис. 7.1. Схема расположения станций  
в прибрежье Рыбинского водохранилища:  
Цифры - номера станций**

Станция 3, которая относится к полузащищенному мелководью, расположена против выхода сточных вод очистных сооружений пос. Борок. Станции 4 и 6 расположены в открытом прибрежье, находящемся под влиянием ветровых течений и лишенном высшей водной растительности. Глубоководная станция 5 (глубина 5.5 м) расположена на пойме, а станция 7 (12 м) - на русле р. Волга против д. Коприно.

В течение вегетационного сезона 1997 г. определяли интенсивность продукционно-деструкционных процессов в толще воды - фотосинтез и деструкцию органического вещества, бактериальную продукцию, темновую ассимиляцию  $\text{CO}_2$  (Романенко, Кузнецов, 1974). Первичную продукцию планктона измеряли радиоуглеродным методом. Пробы экс-

понировали 6-9 час в инкубаторе на балконе лабораторного корпуса при температуре воды, близкой к условиям водоема. Полученную величину с поправкой на продолжительность светового дня и принимали за суточный фотосинтез. Деструкцию органического вещества определяли кислородным методом при суточной экспозиции. При переходе от единиц кислорода к углероду принимали соотношение  $1 \text{ мг } O_2 = 0.3 \text{ мг } C$  ( $AK = 1.25$ ).

Специальный цикл работ был посвящен структурным и функциональным показателям различных сообществ микроорганизмов. В 1997-1998 гг. проводили сезонные исследования автотрофного пикопланктона (АПП); в 1998 г. на ст. 2 - исследования гетеротрофного нанопланктона (ГН) и различных размерных фракций бактериопланктона; осенью 1998 г. изучали микрофлору обрастаний высших водных растений.

Численность микроорганизмов определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ при учете общей численности бактерий (Porter, Feig, 1980) и примулина при учете ГН (Caron, 1983). При подсчете АПП фильтры предварительно обрабатывали суданом черным (MacIsaac, Stockner, 1993). Учет проводили с помощью микроскопа Люам-И1 при увеличении  $\times 1000$  для бактериопланктона,  $\times 990$  для АПП,  $\times 1250$  для ГН. Все группы организмов подсчитывали на ядерных фильтрах (производство г. Дубна) с диаметром пор  $0.17 \text{ мкм}$ .

Размеры клеток измеряли с помощью линейного окулярного микрометра; объемы вычисляли по формулам объемов шара, эллипсоида или цилиндра. Удельную плотность бактериальной клетки принимали равной  $1.07 \text{ г/см}^3$ , сухой вес – 30 % от сырого веса, содержание углерода – 50 % от сухого веса (Bakken, Olsen, 1983), плотность АПП приравнивали к  $1 \text{ г/см}^3$ . Биомассу организмов рассчитывали умножением численности на средний объем клетки.

Коэффициенты скорости роста и выедания естественных популяций бактериопланктона и ГН определяли с помощью метода «разбавления водой» (Landry, Hassett, 1982). Выедание различных групп бактерий рассчитывали на основании балансового равенства

$$r = k - g,$$

где  $r$  - скорость наблюдаемого изменения численности,  $ч^{-1}$ ,

$k$  - коэффициент удельной скорости роста бактерий,

$g$  - коэффициент смертности за счет выедания, пропорциональный концентрации потребителей бактериопланктона.

Для выделения микрофлоры обрастаний использовали как вегетирующие, так и мацерированные части растений. Навески растительного материала гомогенизировали в стерильной воде с помощью микроиз-

мельчителя тканей РТ-2 (Вишнякова, 1988). В суспензии определяли общую численность и биомассу бактерий, а также численность различных морфологических групп.

При определении гидрохимических показателей использовали стандартные методики и их модификации (Алекин и др., 1973; Бикбулатов, 1974; Бикбулатов, Верещагин, 1979; Храмов и др., 1991).

Мелководные станции характеризовались пониженной прозрачностью воды (0.3-0.5 м) и высоким содержанием взвешенного вещества (табл. 7.1). Максимальное содержание взвеси было зарегистрировано в районе очистных сооружений (ст. 3). На глубоководных станциях прозрачность была существенно выше и достигала 2.4-2.7 м. Температурных различий на станциях не обнаружено, максимальный прогрев воды приходился на июль - август.

Повышенные концентрации общего фосфора (средняя за период наблюдения 74 мкг/л, максимальная в конце августа 161 мкг/л) были зарегистрированы на ст.3. На остальных участках содержание общего фосфора различалось незначительно, составляя в среднем 58-64 мкг/л на мелководьях и 63-69 мкг/л на глубоководных станциях (см. табл. 7.1). На долю минерального фосфора приходилось в среднем от 41 до 55 %. Среднее содержание минеральных форм азота для исследованных станций составило 245-314 мкг/л, при этом максимальное значение также зарегистрировано на ст. 3. В середине июня были отмечены высокие концентрации нитратного азота 71-316 мкг /л, затем они снижались, но с конца июля вновь возрастали и достигали максимума (577-816 мкг/л) в сентябре. Прибрежная зона была богата содержанием нитритов и аммиака, количество последнего достигало максимума в конце июня. Содержание биогенных элементов было сопоставимо с полученным в 1971-1972 гг. (Микрякова, 1976) и 1989 г. (Былинкина, 1993) и не увеличилось по сравнению с предыдущими годами.

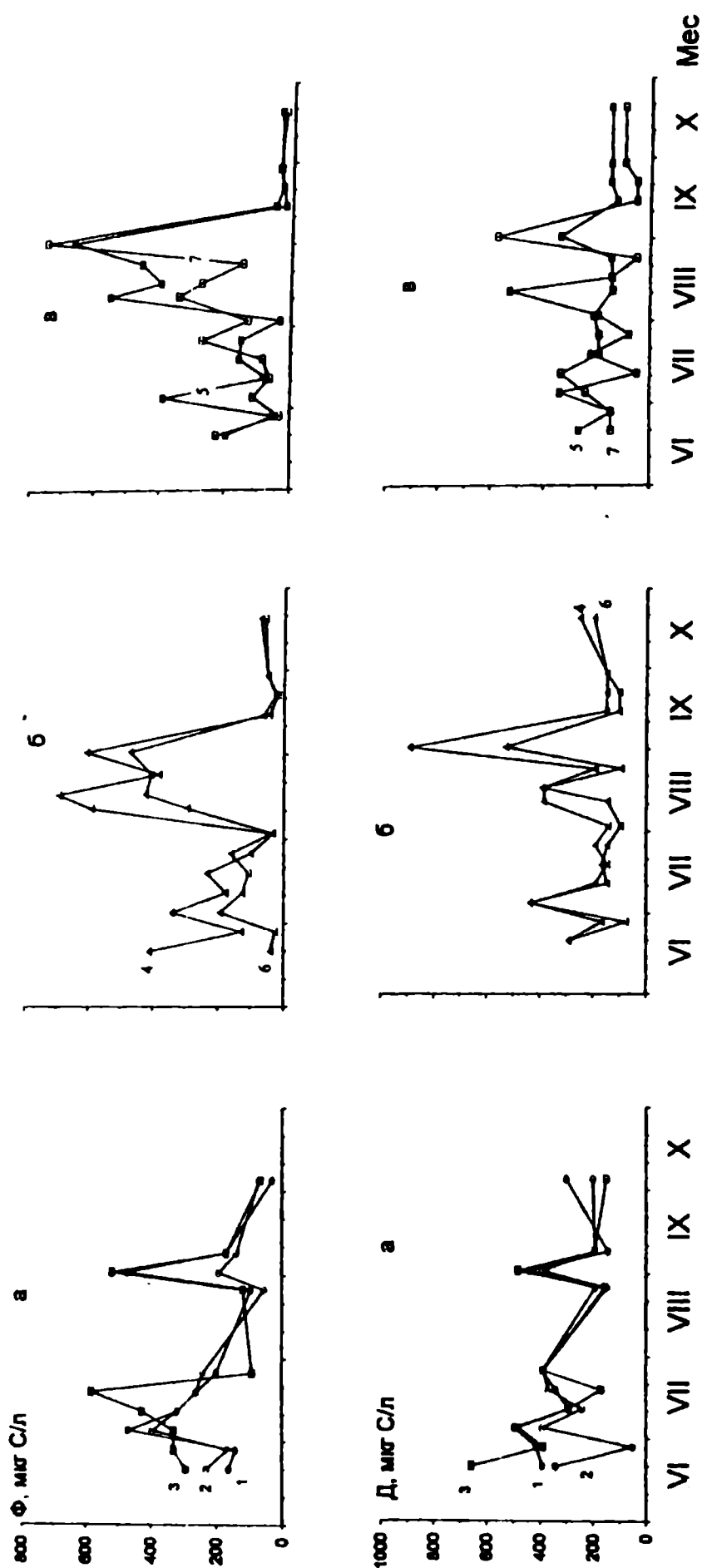
Интенсивность фотосинтеза фитопланктона свидетельствует о не-высоком общем уровне первичной продукции в период исследования (табл. 7.2). Повышенный фотосинтез был характерен для мелководного участка, принимающего стоки очистных сооружений (ст. 3). Наиболее активная фотосинтезирующая деятельность фитопланктона наблюдалась в конце июня - начале июля и в конце августа (см. рис. 7.2). В целом величины фотосинтеза как на мелководьях, так и на глубоководных станциях оказались существенно ниже зарегистрированных в предыдущие годы (Сорокин, 1969; Старикова, Сорокин, 1971; Пырина и др., 1976; Минеева, 1993).

Таблица 7.1

## Физико-химическая характеристика воды исследуемых станций

Показатели	Мелководные станции						Глубоководные станции	
	1	2	3	4	6	5	5	7
Прозрачность, м	<u>0.4 - 1.5</u> 1.0	<u>0.5 - 1.5</u> 1.1	<u>0.3 - 1.5</u> 1.0	<u>0.5 - 1.7</u> 0.9	<u>0.7 - 1.8</u> 1.1	<u>1.1 - 2.4</u> 1.7	<u>1.1 - 2.4</u> 1.7	<u>1.2 - 2.7</u> 1.8
Взвешенное вещество, мг/л	<u>5.8 - 12.5</u> 8.1	<u>5.0 - 13.0</u> 8.4	<u>5.0 - 19.0</u> 9.3	<u>2.0 - 11.0</u> 5.80	<u>2.0 - 10.0</u> 3.07	<u>2.0 - 7.0</u> 4.21	<u>2.0 - 7.0</u> 4.21	<u>2.0 - 11.0</u> 4.16
Температура, °C	<u>5.4 - 22.6</u> 18.0	<u>5.6 - 22.6</u> 17.8	<u>5.8 - 22.6</u> 17.5	<u>5.8 - 22.6</u> 17.2	<u>5.8 - 23.7</u> 17.5	<u>7.3 - 23.4</u> 17.7	<u>7.3 - 23.4</u> 17.7	<u>7.8 - 22.4</u> 17.7
O <sub>2</sub> , мг/л	<u>6.5 - 10.6</u> 8.2	<u>6.9 - 10.6</u> 8.3	<u>5.8 - 10.3</u> 8.1	<u>5.4 - 11.5</u> 8.5	<u>5.2 - 11.5</u> 8.5	<u>5.5 - 11.0</u> 8.2	<u>5.5 - 11.0</u> 8.2	<u>7.1 - 10.5</u> 8.2
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , мкг/л	<u>2 - 4</u> 3	<u>1 - 6</u> 4	<u>3 - 7</u> 4	<u>1 - 15</u> 4	<u>1 - 14</u> 4	<u>1 - 18</u> 4	<u>1 - 18</u> 4	<u>2 - 24</u> 5
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мкг/л	<u>10 - 577</u> 185	<u>13 - 663</u> 196	<u>14 - 816</u> 226	<u>35 - 631</u> 193	<u>33 - 577</u> 201	<u>52 - 631</u> 207	<u>52 - 631</u> 207	<u>22 - 631</u> 236
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мкг/л	<u>9 - 346</u> 98	<u>11 - 184</u> 68	<u>4 - 170</u> 84	<u>0 - 149</u> 48	<u>0 - 341</u> 71	<u>4 - 315</u> 72	<u>4 - 315</u> 72	<u>0 - 119</u> 59
PO <sub>4</sub> <sup>-3</sup> , мкг/л	<u>12 - 69</u> 31	<u>9 - 35</u> 24	<u>14 - 131</u> 33	<u>11 - 77</u> 29	<u>14 - 53</u> 34	<u>13 - 94</u> 35	<u>13 - 94</u> 35	<u>18 - 94</u> 37
P <sub>общ</sub> , мкг/л	<u>47 - 83</u> 64	<u>40 - 72</u> 58	<u>49 - 161</u> 74	<u>38 - 112</u> 62	<u>40 - 77</u> 64	<u>31 - 103</u> 63	<u>31 - 103</u> 63	<u>42 - 106</u> 69

Примечание: Здесь и в табл. 7.2, 7.4, 7.6: над чертой пределы, под чертой среднее.



**Показатели обилия и функционирования бактериопланктона на исследованных станциях**

Показатели	Мелководные станции							Глубоководные станции	
	1	2	3	4	6	5	7		
Численность, 10 <sup>6</sup> кл/мл	<u>3.93-16.93</u> 10.22±3.55	<u>4.77-17.78</u> 9.81±4.43	<u>5.04-13.55</u> 9.66±3.36	<u>4.28-11.65</u> 7.48±2.03	<u>3.24-10.32</u> 7.50±1.74	<u>2.95-10.93</u> 7.08±2.16	<u>3.24-8.45</u> 6.18±1.74		
Биомасса, г/м <sup>3</sup>	<u>0.398-2.055</u> 1.042±0.442	<u>0.281-1.097</u> 0.805±0.238	<u>0.357-1.167</u> 0.686±0.250	<u>0.359-0.953</u> 0.610±0.183	<u>0.298-1.643</u> 0.608±0.322	<u>0.377-0.683</u> 0.522±0.103	<u>0.186-0.759</u> 0.483±0.158		
Бактериальная продукция (БП)*	<u>32-273</u> 119±92	<u>23-232</u> 102±71	<u>13-317</u> 129±99	<u>12-275</u> 105±86	<u>7-248</u> 93±79	<u>13-163</u> 74±51	<u>5-293</u> 59±74		
Темновая асси- миляция CO <sub>2</sub> *	<u>1.9-16.4</u> 7.2±5.5	<u>1.4-13.9</u> 6.1±4.3	<u>0.8-19.0</u> 7.8±5.9	<u>0.7-16.5</u> 7.0±5.2	<u>0.4-14.9</u> 5.6±4.7	<u>0.8-9.8</u> 4.4±3.0	<u>0.3-17.6</u> 3.5±4.5		
Фотосинтез (Ф)*	<u>30-471</u> 228±149	<u>54-395</u> 206±101	<u>65-583</u> 292±171	<u>25-468</u> 215±156	<u>19-690</u> 208±228	<u>20-669</u> 217±211	<u>24-752</u> 173±184		
Деструкция (Д)*	<u>143-497</u> 339±110	<u>150-657</u> 336±164	<u>50-390</u> 270±115	<u>97-893</u> 260±200	<u>77-530</u> 229±137	<u>47-533</u> 202±119	<u>50-580</u> 179±131		
БП/Ф	<u>0.23-1.36</u> 0.58±0.37	<u>0.24-0.97</u> 0.47±0.20	<u>0.09-2.44</u> 0.55±0.65	<u>0.05-1.63</u> 0.63±0.42	<u>0.17-1.42</u> 0.64±0.35	<u>0.11-1.62</u> 0.83±0.80	<u>0.10-0.98</u> 0.34±0.21		
Ф/Д	<u>0.10-1.17</u> 0.68±0.37	<u>0.34-1.54</u> 0.58±0.08	<u>0.23-6.60</u> 1.52±1.75	<u>0.17-2.09</u> 0.89±0.59	<u>0.14-3.92</u> 0.87±0.94	<u>0.16-3.11</u> 1.09±0.95	<u>0.19-2.98</u> 1.02±0.84		

Примечание: \* - мкг С/(л сут).

Деструкция органического вещества на мелководных станциях колебалась в пределах 50-893 мкг С/(л сут), ее максимальная интенсивность была отмечена в конце июня - начале июля и в конце августа при температуре воды 17.6-23.7 °С. Аналогичный характер носили сезонные изменения деструкции на глубоководных станциях, но здесь ее величины были несколько ниже - от 47 до 533 мкг С/(л сут) (см. рис. 7.2). Судя по средним значениям (см. табл. 7.2), наиболее активные окислительные процессы протекали в закрытом мелководье.

В прибрежных участках в большинстве случаев (в 40 из 59) деструкция в единице объема воды превышала фотосинтез. Средние за период исследования величины отношения Ф/Д на станциях варьировали в пределах 0.68-0.88 (см. табл. 7.2). Это свидетельствует о том, что микробные сообщества прибрежий кроме первичной продукции фитопланктона используют продукцию фотосинтеза высших водных растений, микрофитобентоса и перифитона, а также аллохтонное органическое вещество. Лишь на участке, принимающем сточные воды, данное соотношение составило 1.52. По-видимому, в этом случае можно говорить о стимулирующем влиянии бытовых стоков на продуцирование органического вещества фитопланктоном. На глубоководных станциях значительное превышение фотосинтеза над деструкцией зарегистрировано в августе, а их соотношение в среднем за сезон было близко к единице.

Общая численность бактериопланктона на станциях в течение сезона колебалась от 2.95 до 17.78 млн. кл./мл. Наиболее высокие значения были зарегистрированы в защищенном мелководье, заросшем высшей водной растительностью, наименьшие - на глубоководных станциях (рис. 7.3). Средний объем бактериальных клеток изменялся в пределах 0.045-0.217 мкм<sup>3</sup>. Более крупные клетки были обнаружены в воде защищенного мелководья. Средняя за период исследования биомасса бактерий на мелководных станциях составила 0.608-1.042 г/м<sup>3</sup> и была выше, чем на глубоководных (0.483-0.522 г/м<sup>3</sup>) (см. табл. 7.2).

Сходная сезонная динамика бактериопланктона отмечена в закрытом мелководье (ст. 1, 2) и на станции 3. Наибольшая численность микроорганизмов здесь наблюдалась в конце июня и в конце июля, а также в конце августа - начале сентября. В открытом прибрежье резкое возрастание численности происходило в первой половине июля и начале августа, на глубоководных станциях - во второй половине июля - начале августа, а на русловой станции был отмечен еще один пик в начале сентября (см. рис. 7.3).



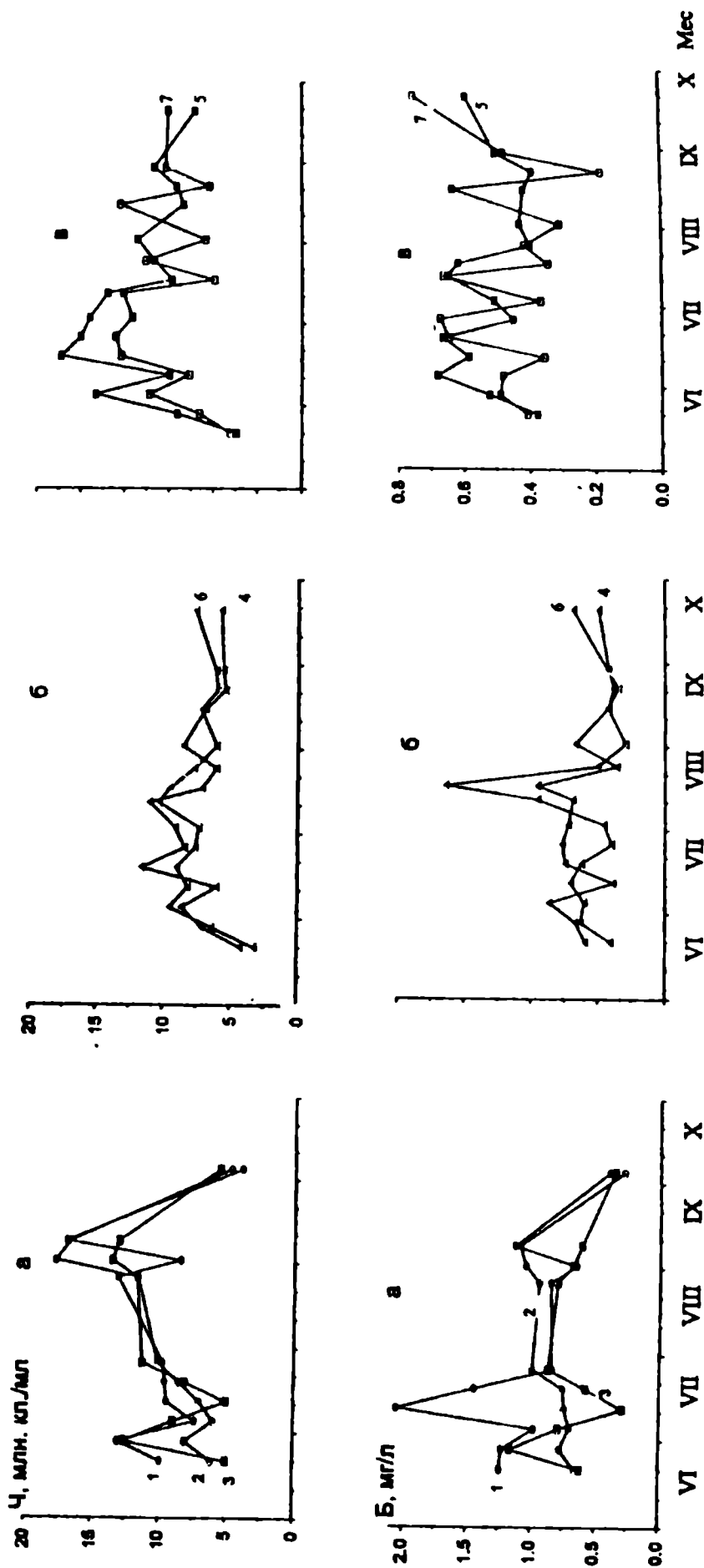


Рис. 7.3. Численность и биомасса бактерий на станциях:  
Обозначения, как на рис. 7.2

Численность бактерий положительно связана с содержанием в воде взвешенного вещества. В то же время найдена отрицательная зависимость между плотностью планктонных микроорганизмов и прозрачностью воды. Обе зависимости описываются линейными уравнениями (табл. 7.3).

Таблица 7.3

**Характеристика зависимости численности и продукции бактерий от некоторых абиотических параметров и фотосинтеза**

Параметры	Участок	Уравнение регрессии	R	F
Ч - ВВ	весь	$y = 5.54 + 0.49 x$	0.46	19.6
Ч - Пр	весь	$y = 13.50 - 4.26 x$	-0.60	43.8
БП - Т	мелководный	$y = 34.42 + 0.028 x^3$	0.63	38.0
То же	глубоководный	$y = 30.50 + 0.38 x^2$	0.42	5.96
БП - Ф	мелководный	$y = 81.69 + 0.65 x$	0.65	39.1
То же	глубоководный	$y = 77.26 + 0.43 x$	0.71	25.8

*Примечание:* Ч - численность, БП - бактериальная продукция, ВВ - взвешенное вещество, Пр - прозрачность, Т - температура воды, Ф - фотосинтез, R - коэффициент корреляции, F - критерий Фишера при  $P < 0.05$ .

Сезонные изменения структуры микробного сообщества на мелководных и глубоководных станциях характеризовались определенными особенностями, которые выражались прежде всего в изменении соотношения между количественными показателями различных морфологических групп бактериопланктона. В начале июля значительный вклад в формирование бактериальной биомассы на станциях 1-3 вносили бактерии в микроколониях (4-52 % от общей биомассы) и нити (10-12 %). Биомасса первой группы была выше по сравнению с обилием одиночных клеток, обычно преобладающих в составе бактериопланктона. По-видимому, в этот период агрегированные микроорганизмы и нити могут служить важным источником пищи для грубых фильтраторов.

На ст. 4 открытого побережья в середине августа отмечалось высокое содержание бактерий, ассоциированных с частицами детрита (6 % от общей биомассы), а в середине сентября - крупных палочек размером более 2 мкм (10 %). Заметным компонентом суммарной биомассы на ст. 6 в начале июля оказались крупные палочки и нити, составившие по 5 %

биомассы, в середине августа бактерии на детрите и бактерии в микроколониях (4 и 26 %), в конце сентября - бактерии в микроколониях и крупные палочки (5 и 6 %).

На глубоководной ст. 5 так же, как и в прибрежье в июле в заметных количествах присутствовали бактерии в микроколониях (6 % биомассы) и нити (5 %). В середине августа около 12 % биомассы микробного сообщества составляла микрофлора детрита, а в сентябре было отмечено значительное количество крупных палочек (9 %). На русловом участке (ст. 7) существенных сезонных изменений структуры микробного сообщества не наблюдалось. На протяжении всего периода исследования основным компонентом бактериопланктона оставались одиночные клетки размером менее 2 мкм.

В течение сезона существенно изменялась продукция бактериопланктона: на мелководных станциях в 8-23 раза, на глубоководных - в 12-33 раза (рис. 7.4). Максимальные ее величины отмечены в воде защищенного мелководья в конце июля (232-273 мкг С/(л сут)), на остальных станциях в августе (163-317 мкг С/(л сут)).

Время удвоения биомассы планктонной микрофлоры колебалось от 14 до 362 часов, причем наибольшие значения были получены при температуре воды 19-22 °С. Зависимость бактериальной продукции от температуры воды как для мелководных, так и глубоководных станций носит нелинейный характер (см. табл. 7.3).

Положительная линейная зависимость обнаружена между бактериальной продукцией и интенсивностью фотосинтеза (см. табл. 7.3). Это может свидетельствовать о том, что в исследуемом районе продуцируемое фитопланктоном органическое вещество является основным субстратом для развития бактериопланктона. Более низкий коэффициент корреляции между данными показателями на прибрежных станциях, по-видимому, указывает на использование микробными сообществами и других источников питания (продукция фотосинтеза высших водных растений, аллохтонное органическое вещество). Анализ имеющихся данных не выявил корреляции между бактериальной продукцией и содержанием биогенных веществ.

Бактериальная продукция в среднем за июнь-сентябрь составила 47-64 % от интенсивности фотосинтеза фитопланктона на мелководных станциях и 34-63 % (среднее за июнь-октябрь) на глубоководных. Следует отметить, что только в 11 из 89 экспериментов бактериальная продукция была выше первичной, и в основном это наблюдалось в июле.

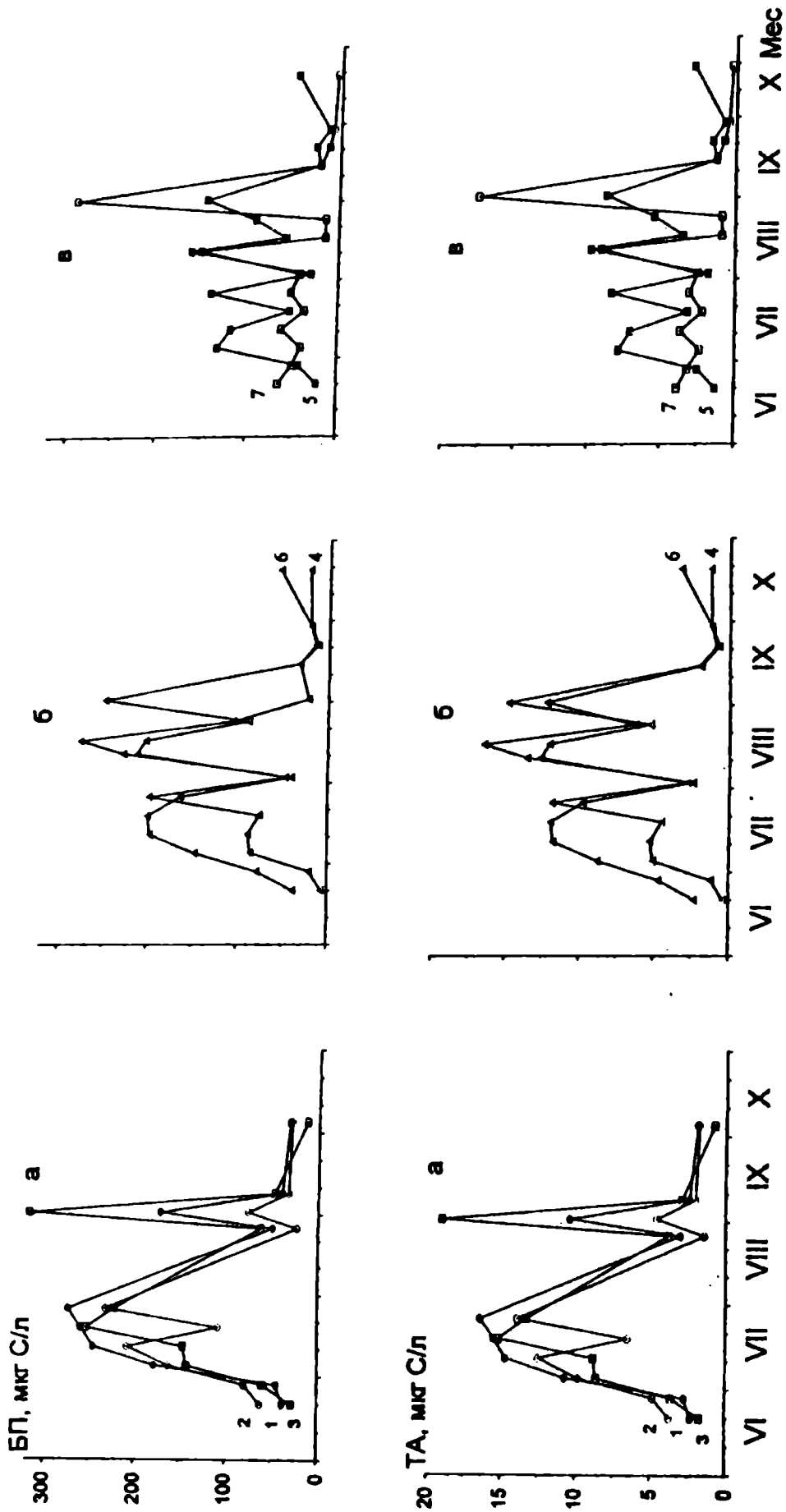


Рис. 7.4. Бактериальная продукция и темновая ассимиляция на станциях:  
Обозначения, как на рис. 2.

## СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И ПРОДУКЦИЯ ОДИНОЧНЫХ И АГРЕГИРОВАННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ ПЛАНКТОНА<sup>1</sup>

Планктонное микробное сообщество объединяет элементы различной морфологической организации: одиночные клетки, моновидовые агрегаты (микроколонии и другие формы), многовидовые ассоциации (сложные микроколонии, ассоциации микроорганизмов на частицах детрита и др.) (Родина, 1971; Спиглазов, 1984). Объемы одиночных бактерий разного размера в Рыбинском водохранилище варьируют в несколько сотен раз (Копылов, Крылова, 1983).

Основой для оценки роли гетеротрофных бактерий в функционировании водных экосистем является определение скорости роста микроорганизмов (Brock, 1971). При изучении продукционных процессов бактериопланктон рассматривается как единое целое, и время генерации микроорганизмов рассчитывают на основании изменения общей численности в экспонируемой пробе воды в начале и в конце эксперимента. Полученная величина является усредненной, она не может объективно характеризовать активность компонентов бактериального сообщества и происходящие в нем структурные изменения (Гуренович, 1987).

В настоящем разделе приводятся первые данные о скорости размножения одиночных свободноживущих бактерий, принадлежащих к различным размерным фракциям, нитей и микроорганизмов, ассоциированных с частицами детрита, а также находящихся в составе микроколоний.

В течение всего вегетационного периода 1998 г. одиночные бактериальные клетки были наиболее многочисленной группой микроорганизмов в прибрежье водохранилища (рис. 7.5). Клетки размером менее 0.5 мкм и 0.5-1 мкм составляли соответственно 38.9-88.9 % (в среднем 67.4 %) и 9.9-58.4 % (30.9 %) общей численности бактериопланктона (табл. 7.4). Эти же группы давали значительный вклад в бактериальную биомассу, однако вместе с ними ее основу формировали и более крупные формы размером 0.5-1.0 мкм, составившие 31.3-86.9 % (в среднем 57.4 %) биомассы.

Максимальная численность крупных палочек размером более 1 мкм (20-25 тыс. кл./мл) была зарегистрирована в июле и сентябре (см. рис. 7.5). Вклад этих форм в суммарную биомассу был невысок и оценивался в 0.13-2.7 % (в среднем 1.2 %). Доля бактерий, прикрепленных к частицам детрита, не превышала 2 % от общих численности и биомассы

---

<sup>1</sup> Раздел написан А.И. Копыловым и А.В. Романенко

планктонных микроорганизмов. Как правило, на частицах детрита размером 2-55 мкм было обнаружено от 4 до 24 клеток. Численность нитевидных форм была низкой, но их биомасса в отдельные периоды достигала 10.4-17.1 мг/м<sup>3</sup>, что составляло 1.4-3.6 % суммарной биомассы планктонных микроорганизмов. Микроколонии, представленные бактериальными агрегатами с размерами от 3.5 до 120 мкм, встречались в планктоне постоянно, их наибольшее количество было отмечено в конце августа. Однако в среднем за вегетационный период обилие бактерий в микроколониях не превышало 1.4 % суммарной численности и биомассы, что свидетельствует о низкой степени агрегированности бактериопланктона в исследуемом районе. Невысокие биомассы агрегированного бактериопланктона свидетельствуют о том, что в период исследования детритная пищевая цепь в литоральной зоне имела меньшее значение, чем пастбищная. В предыдущие годы наблюдалась противоположная картина (Копылов, Крылова, 1983),

Средний объем бактериальных клеток одиночных микроорганизмов в течение сезона изменялся в 1.4-1.9 раза, агрегированных - в 2.4-2.6 раза (см. рис. 7.5, табл. 7.4).

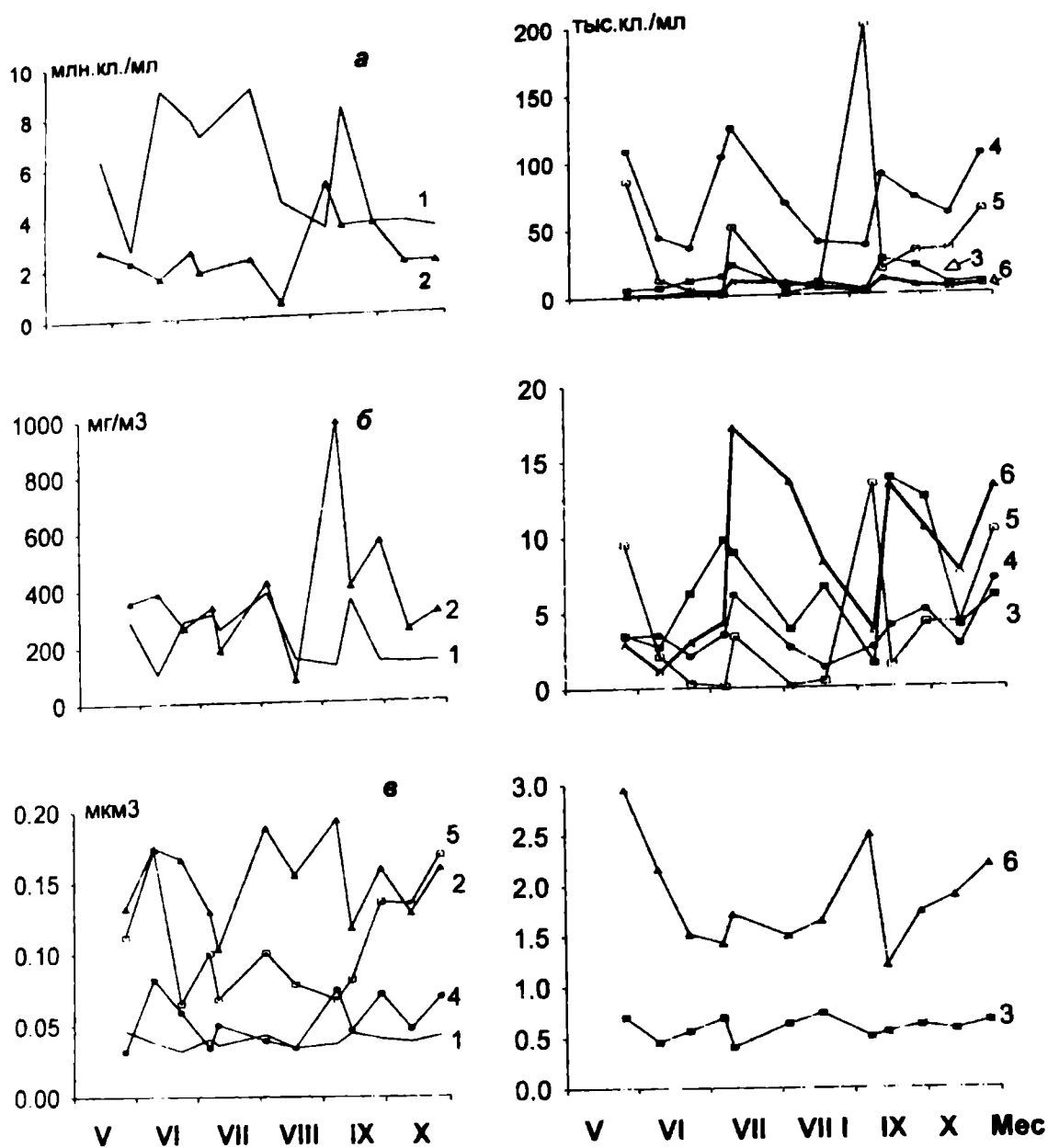
Определение удельной скорости роста размерных фракций бактериопланктона показало, что наиболее интенсивно размножались бактерии в микроколониях. Время удвоения их численности, изменявшееся от 3.4 до 26.6 ч, в среднем за вегетационный сезон составило 7.9 ч. На значительную метаболическую активность агрегированных микроорганизмов указывают работы и других авторов (Садчиков и др., 1990; Hadson et al., 1981; Simon, 1985).

Высокая удельная скорость роста была также зарегистрирована у одиночных бактерий размером более 1 мкм, нитей и бактерий, ассоциированных с детритными частицами. Однако невысокие биомассы этих микроорганизмов обусловили их незначительную роль в формировании общей бактериальной продукции.

Таблица 7.4

## Структурные и функциональные показатели групп бактериопланктона

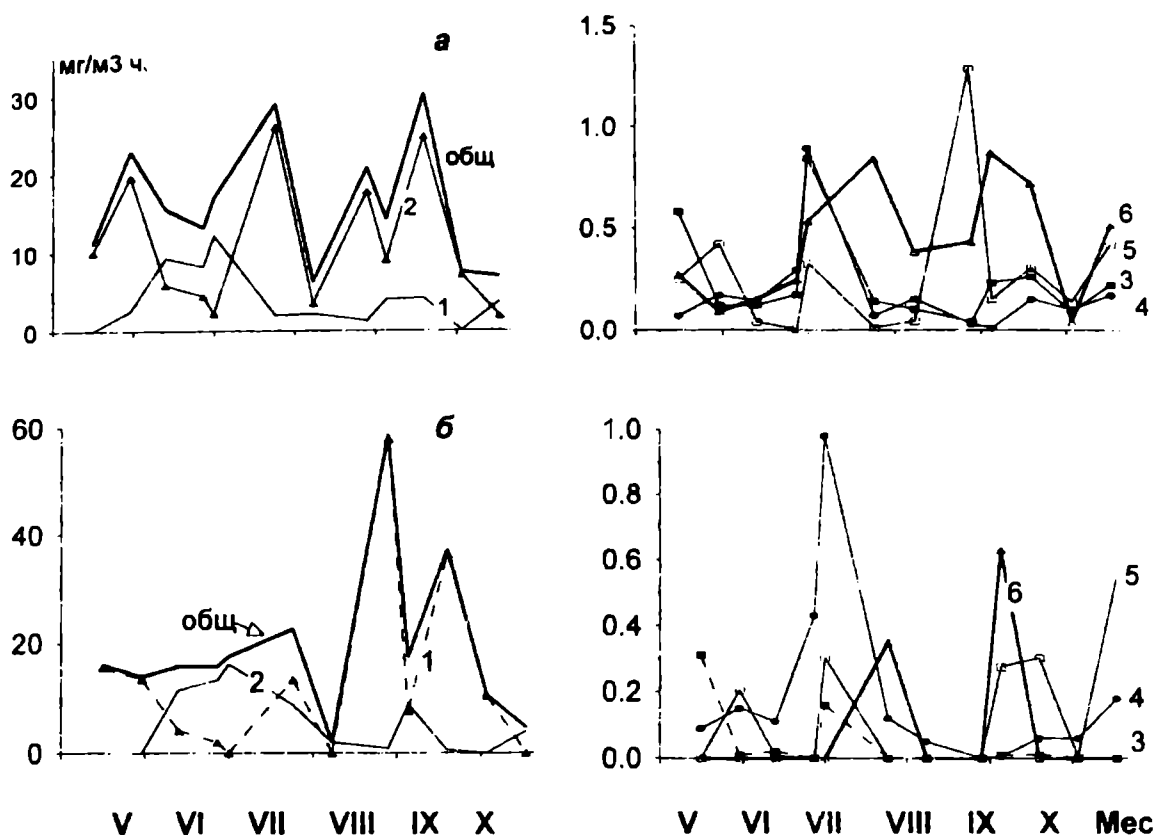
Показатели	Одиночные		Ассоциированные			Нити
	≤0.5 мкм	0.5-1.0 мкм	>1.0 мкм	на детрите	в микро- лониях	
Численность, тыс. кл./мл	<u>2704-8975</u>	<u>491-5089</u>	<u>3-25</u>	<u>35-123</u>	<u>1-198</u>	<u>0.5-11</u>
% от общей	<u>5671±699</u>	<u>2466±336</u>	<u>11±2</u>	<u>72±9</u>	<u>42±16</u>	<u>5±1</u>
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	<u>38.9-88.9</u>	<u>9.9-58.4</u>	<u>0.03-0.28</u>	<u>0.33-1.87</u>	<u>0.01-2.27</u>	<u>0.01-0.11</u>
% от общей	<u>67.4±4.3</u>	<u>30.9±4.2</u>	<u>0.14±0.02</u>	<u>0.92±0.12</u>	<u>0.53±0.19</u>	<u>0.07±0.01</u>
Средний объем клетки, мкм <sup>3</sup>	<u>103-383</u>	<u>76-977</u>	<u>1.5-13.7</u>	<u>1.3-7.0</u>	<u>0.1-13.3</u>	<u>1.1-17.1</u>
Продукция, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>223±29</u>	<u>376±65</u>	<u>6.6±1.1</u>	<u>3.6±0.5</u>	<u>4.1±1.3</u>	<u>8.2±1.5</u>
% от общей	<u>11.1-61.8</u>	<u>31.3-86.9</u>	<u>0.13-2.7</u>	<u>0.23-1.44</u>	<u>0.01-2.10</u>	<u>0.25-3.56</u>
Удельная скорость роста, ч <sup>-1</sup>	<u>38.5±4.6</u>	<u>57.4±4.8</u>	<u>1.2±0.2</u>	<u>0.65±0.10</u>	<u>0.66±0.19</u>	<u>1.54±0.34</u>
Скорость выедания, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>0.032-0.046</u>	<u>0.103-0.192</u>	<u>0.404-0.735</u>	<u>0.032-0.082</u>	<u>0.065-0.173</u>	<u>1.204-2.945</u>
% от общей	<u>0.039±0.001</u>	<u>0.150±0.008</u>	<u>0.591±0.029</u>	<u>0.053±0.005</u>	<u>0.107±0.011</u>	<u>1.866±0.144</u>
Удельная скорость выедания, ч <sup>-1</sup>	<u>6.19-30.07</u>	<u>0-12.08</u>	<u>1.87-25.85</u>	<u>0.09-0.84</u>	<u>0.01-0.82</u>	<u>0.14-1.29</u>
Скорость выедания, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>16.11±2.35</u>	<u>4.05±1.10</u>	<u>10.92±2.53</u>	<u>0.24±0.07</u>	<u>0.19±0.07</u>	<u>0.28±0.10</u>
% от общей	<u>0-71.6</u>	<u>13.1-95.0</u>	<u>0.5-5.2</u>	<u>0.07-5.3</u>	<u>0.03-6.2</u>	<u>0.4-7.5</u>
Удельная скорость роста, ч <sup>-1</sup>	<u>28.7±7.7</u>	<u>63.1±8.4</u>	<u>1.8±0.5</u>	<u>1.4±0.4</u>	<u>1.9±0.6</u>	<u>3.1±0.7</u>
Скорость выедания, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>0-0.047</u>	<u>0.006-0.062</u>	<u>0.015-0.167</u>	<u>0.002-0.146</u>	<u>0.026-0.200</u>	<u>0.005-0.094</u>
% от общей	<u>0.019±0.004</u>	<u>0.029±0.005</u>	<u>0.043±0.013</u>	<u>0.051±0.013</u>	<u>0.088±0.014</u>	<u>0.054±0.007</u>
Удельная скорость выедания, ч <sup>-1</sup>	<u>4.75-58.51</u>	<u>0-16.19</u>	<u>0-57.64</u>	<u>0-0.31</u>	<u>0-0.98</u>	<u>0-0.54</u>
Скорость выедания, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>19.35±4.40</u>	<u>5.51±1.72</u>	<u>13.39±5.01</u>	<u>0.04±0.03</u>	<u>0.19±0.08</u>	<u>0.14±0.05</u>
% от общей	<u>0-97.5</u>	<u>0-99.4</u>	<u>0-1.9</u>	<u>0-5.6</u>	<u>0-11.4</u>	<u>0-3.6</u>
Удельная скорость выедания, ч <sup>-1</sup>	<u>43.7±12.0</u>	<u>52.7±12.7</u>	<u>0.26±0.17</u>	<u>1.5±0.5</u>	<u>1.4±0.9</u>	<u>0.43±0.32</u>
Скорость выедания, мг C/(м <sup>3</sup> ч)	<u>0-0.063</u>	<u>0-0.065</u>	<u>0-0.178</u>	<u>0-0.160</u>	<u>0-0.197</u>	<u>0-0.048</u>
Удельная скорость выедания, ч <sup>-1</sup>	<u>0.021±0.006</u>	<u>0.027±0.007</u>	<u>0.023±0.016</u>	<u>0.046±0.014</u>	<u>0.045±0.018</u>	<u>0.006±0.004</u>



**Рис. 7.5. Динамика численности (а), биомассы (б) и среднего объема клеток (в) различных групп бактериопланктона**  
(одиночные: 1 -  $\leq 0.5$  мкм, 2 -  $0.5-1.0$  мкм, 3 -  $>1.0$  мкм; ассоциированные: 4 - на детрите, 5 - в микроколониях, 6 - нити)

Минимальной скоростью роста ( $0-0.047$  час $^{-1}$ , в среднем  $0.019$  ч $^{-1}$ ) выделялись мелкие одиночные бактерии (см. табл. 7.4), но за счет высокой биомассы они создавали основную часть бактериальной продукции. В конце июня, июле и конце октября максимальной продукцией характеризовались одиночные клетки размером менее  $0.5$  мкм, а в остальные сроки наблюдений - одиночные клетки размером  $0.5-1.0$  мкм (рис. 7.6).





**Рис. 7.6. Динамика бактериальной продукции (а) и интенсивности выедания (б) различных групп бактериопланктона (общ - общая, остальные обозначения как на рис. 5)**

Определение продукции бактериопланктона с учетом численности различных групп микроорганизмов в ряде случаев существенно отличалось от оценки, основанной на изменении общей численности (табл. 7.5). Прежде всего это касается тех случаев, когда численность бактерий размером менее 0.5 мкм к концу экспозиции изменялась незначительно или даже уменьшалась.

Величины бактериальной продукции, полученные с привлечением структурного анализа бактериального сообщества, в ряде случаев (25 мая, 3 августа, 12 октября) оказались существенно выше рассчитанных общепринятым методом. С другой стороны, более высокие темпы размножения мелких бактерий по сравнению с крупными приводят к завышению результатов. Максимальные показатели бактериальной продукции (3.67-4.83 мг С/(м³ сут)) были отмечены в начале июня, начале августа и в конце сентября. Ее увеличение совпадало по времени со спадом продукции фитопланктона и могло быть связано с обогащением водной толщи легкоусвояемым органическим веществом в результате отмирания водорослей. И если в большинстве случаев бактериальная продукция составляла

0.8-10.8 % от первичной, то в эти периоды могла превосходить последнюю (см. табл. 7.5). Интенсивному размножению бактерий в начале лета и осенью, возможно, способствовало поступление в водоем аллохтонного органического вещества с ливневыми стоками.

Таблица 7.5

**Динамика фотосинтеза, бактериальной продукции и скорости выедания бактерий (все в мг С/(м<sup>3</sup> ч))**

Дата	Фотосинтез (Ф)	Бактериальная продукция			Скорость выедания
		БП <sub>1</sub>	БП <sub>2</sub>	% БП <sub>2</sub> от Ф	
25 V	-	0	1.79	-	2.57
9 VI	0.49	2.42	3.67	750.0	2.22
22 VI	22.9	2.63	2.47	10.8	2.54
6 VII	62.1	2.46	2.10	3.4	2.53
20 VII	49.0	2.71	2.71	5.5	2.83
3 VIII	28.4	2.94	4.62	16.3	3.63
17 VIII	128.8	1.05	0.99	0.8	0.32
31 VIII	30.8	2.09	3.31	10.7	9.39
14 IX	35.3	2.21	2.25	6.4	2.79
28 IX	13.9	4.20	4.83	34.5	5.97
12 X	34.0	0.07	1.18	3.5	1.69
26 X	43.0	1.36	1.09	2.5	0.76

*Примечание:* БП<sub>1</sub> рассчитана по изменению общей численности бактерий; БП<sub>2</sub> - по численности различных групп.

В течение вегетационного сезона наблюдались значительные колебания удельной скорости выедания микроорганизмов всех исследованных групп (см. табл. 7.4). Наиболее высокие значения были зарегистрированы при потреблении бактерий размером более 1 мкм, а также микроорганизмов, ассоциированных с детритом, и микроколоний. Доля последних двух групп в суммарном выедании планктонных микроорганизмов достигала 5.5-11.4 %. Основную массу потребляемого бактериопланктона (72.5-97.5 % от суммарного выедания) с конца июня до середины августа и в

конце сентября (в 5 экспериментах из 12) составляли самые мелкие одиночные клетки. В конце мая - середине июня, в конце августа, в конце сентября - середине октября преимущественно потреблялись одиночные клетки размером 0.5-1.0 мкм (97.4-99.4 %). В начале августа и середине сентября обе группы составили 39-59 % от общего потребления бактериопланктона.

Суммарная интенсивность потребления планктонных бактерий колебалась от 0.32 до 9.39 мг С/(м<sup>3</sup> ч) (см. табл. 7.5), минимальная скорость выедания наблюдалась в середине августа и в октябре, максимальная - в конце августа (рис. 7.6). В течение сезона степень потребления бактериальной продукции (отношение величин выедания к продукции) колебалась от 32 до 284 %, т.е. в ряде случаев регистрировалось не только полное выедание бактериальной продукции, но и потребление наличной биомассы бактериопланктона. По литературным данным в пресных водоемах в течение года это отношение может изменяться от 11 до 190 % (Инкина, 1989а; Михайленко и др., 1983; Sanders et al., 1989). Средняя за май - октябрь величина, составившая 115 %, свидетельствует о том, что практически вся продукция планктонной микрофлоры в прибрежье Рыбинского водохранилища была использована консументами.

Дифференцированный подход позволил более полно и объективно охарактеризовать структуру бактериопланктона, а также оценить процессы, происходящие в бактериальном сообществе. Из рассмотренных шести групп микроорганизмов наиболее высокая удельная скорость роста отмечена у бактерий в микроколониях, а наибольший вклад в суммарную продукцию бактериопланктона вносили одиночные клетки размером менее 1 мкм. Величины удельной скорости выедания микроорганизмов различных групп существенно варьировали в течение вегетационного сезона. Основным компонентом бактериопланктона, потребляемого простейшими и фильтраторами зоопланктона, были одиночные клетки размером 0.5-1.0 мкм. Пищевой пресс консументов является важным фактором, регулирующим численность и биомассу бактериопланктона в прибрежных водах Рыбинского водохранилища.

### АВТОТРОФНЫЙ ПИКОПЛАНКТОН<sup>1</sup>

Мельчайшая фракция фитопланктонного сообщества размером от 0.2 до 2.0 мкм, долгое время остававшаяся малоизученной, интенсивно исследуется в последние два десятилетия благодаря усовершенствованию методов сбора и учета (Суханова, Ратькова, 1977; Михеева, 1989). Для

---

<sup>1</sup> Раздел написан А.В. Романенко и А.И. Копыловым

данного компонента планктона был введен специальный термин «автотрофный пикопланктон» (Sieburth et al., 1978), который в настоящее время широко используется в гидробиологической литературе. Автотрофный пикопланктон (АПП) распространен повсеместно, он входит в состав многих планктонных сообществ и вносит существенный вклад в продуцирование первичного органического вещества в водоеме (Weisse, 1988; Fahnenstiel et al., 1986). Анализ литературных данных (Михеева, 1996) показывает, что наиболее подробные исследования АПП выполнены для морских и океанических экосистем, для пресноводных они в основном ограничены озерами и не распространяются на реки и водохранилища. В настоящем разделе приводятся первые данные по численности, биомассе и сезонной динамике АПП в планктоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

Сезонная динамика АПП в прибрежье Рыбинского водохранилища характеризуется чередованием подъемов и спадов численности (рис. 7.7).

С начала мая и до середины июня 1997 г. численность АПП была достаточно стабильной и менялась в пределах 10.2-32.9 тыс. кл./мл. В июле с интервалом в одну неделю наблюдались два пика, во время которых численность достигала 254.9 и 241.8 тыс. кл./мл. После существенного снижения до 23 тыс. кл./мл в конце августа был зарегистрирован третий пик развития АПП (253.3 тыс. кл./мл). В 1998 г. также отмечались три подъема численности, которые были сдвинуты к началу лета и зарегистрированы 13 мая (81.6 тыс. кл./мл), 16 июня (251.2 тыс. кл./мл) и 14 июля (157.0 тыс. кл./мл). Наименьшее количество АПП (0.913 тыс. кл./мл) было отмечено в марте в подледном слое воды. Минимальная и максимальная численность в 1997 г. и 1998 г. различались в 25 и в 275 раз, биомасса - в 16 и 200 раз соответственно.

Средняя за вегетационный сезон 1997 г. численность АПП на станции 2 составила  $85 \pm 90$  тыс. кл./мл, в 1998 г.  $56 \pm 63$  тыс. кл./мл, средняя биомасса  $47 \pm 41$  и  $59 \pm 53$  мг/м<sup>3</sup>. Средний объем клеток АПП составил 0.9 и 1.5 мкм<sup>3</sup> при соответствующих пределах 0.3-2.1 и 0.8-3.0 мкм<sup>3</sup>. При высокой численности в составе АПП преобладали мелкие клетки с объемами от 0.3 до 0.7 мкм<sup>3</sup>, а при низкой - более крупные, достигающие 2.1-3.0 мкм<sup>3</sup>. В связи с этим биомасса АПП в периоды его массового развития была невелика. Так, в июле 1997 г. при максимальной численности 255.0 тыс. кл./мл биомасса равнялась 70 мг/м<sup>3</sup>, а в мае при численности 32.9 тыс. кл./мл - 65 мг/м<sup>3</sup>. Повышенное обилие АПП приурочено к периоду наибольшего прогрева воды. В середине июня 1998 г. при температуре 25.6 °С численность достигала 251.2 тыс. кл./мл, а в середине марта была самой низкой - 0.913 тыс. кл./мл.

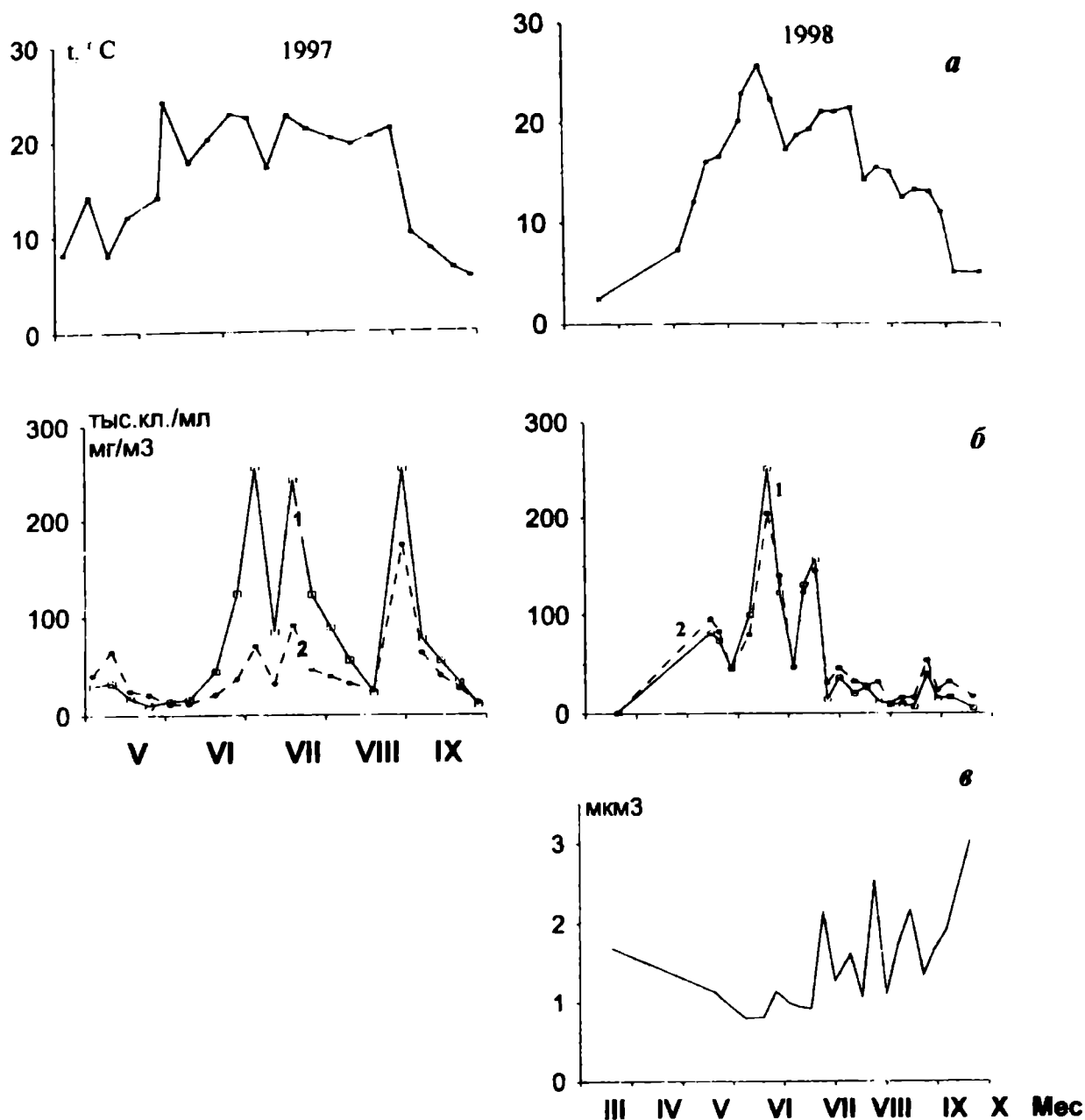


Рис. 7.7. Сезонные изменения температуры воды и (а), показателей обилия АПП (б) и среднего объема клеток (в) на станции 2 в 1997 и 1998 гг.: 1 - численность, 2 - биомасса

На остальных исследованных станциях по данным 1997 г. сезонная динамика АПП повторяла описанную выше (табл. 7.6). Различие заключалось только в количественном соотношении показателей на мелководных и глубоководных участках. Наибольшая численность АПП (в среднем за сезон 123.6-150.7 тыс. кл./мл) отмечена на мелководьях полузащищенного типа (ст. 1-3) и на одной из станций (ст. 4) открытого побережья. На мелководной ст. 6, а также глубоководных участках (ст. 5 и 7)

содержание в воде пикоавтотрофов было существенно ниже (20.9-52.1 тыс. кл./мл). Средние для столба воды величины биомассы АПП в прибрежных водах также были в 3-4 раза выше, чем на глубоководных станциях. При этом в открытом побережье, а также глубоководных участках, которые подвержены гидродинамическому воздействию, размерный состав АПП формировали более крупные клетки.

Таблица 7.6

Показатели обилия автотрофного пикопланктона на станциях в 1997 г.

Станция	Численность, тыс. кл./мл	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	Средний объем клетки, мкм <sup>3</sup>
1	<u>12.6-270.0</u>	<u>11.2-230.6</u>	<u>0.249-0.892</u>
	132±76	71.0±64.5	0.569±0.072
2	<u>10.5-254.9</u>	<u>12.8-173.0</u>	<u>0.273-1.218</u>
	124±95	57.0±47.4	0.594±0.089
3	<u>13.6-575.7</u>	<u>6.7-308.5</u>	<u>0.258-0.783</u>
	151±174	74.3±93.8	0.492±0.042
4	<u>0.8-929.4</u>	<u>2.1-553.0</u>	<u>0.242-3.140</u>
	124±233	71.6±138	0.815±0.193
5	<u>0.4-167.5</u>	<u>1.2-165.4</u>	<u>0.222-3.140</u>
	40±48	28.1±42.3	0.996±0.204
6	<u>0.8-218.5</u>	<u>1.1-124.6</u>	<u>0.360-1.766</u>
	52±60	33.3±36.5	0.859±0.129
7	<u>0.8-105.5</u>	<u>1.3-53.7</u>	<u>0.339-1.911</u>
	21±26	15.0±16.0	0.857±0.119

Согласно имеющимся в литературе данным, обилие пикоавтотрофов связано с трофической принадлежностью водоема. Так, средняя численность АПП в ультраолиготрофных озерах изменяется в пределах 20-75 тыс. кл./мл (Boraas et al., 1991; Stockner, Shortreed, 1991), в олиготрофных она составляет 80-200 тыс. кл./мл (Stockner, Shortreed, 1991; Fahnenstiel et al., 1991), в мезотрофных - 100-1000 тыс. кл./мл (Weisse, Kenter, 1991; Pick, Agbeti, 1991; Sondergaard 1991; Malinsky-Rushansky, Berman, 1991), в эвтрофных может колебаться от 400 до 2000 тыс. кл./мл (Stockner, Shortreed, 1991). Численность АПП, зарегистрированная в прибрежных водах Рыбинского водохранилища, сравнима с приводимыми в литературе величинами и соответствует уровню развития пикоавтотрофов в мезотрофных и эвтрофных водах.

В зависимости от уровня трофии водоема в широких пределах (от 0.2 до 38 %) изменяется и доля пикофитопланктона в общей биомассе фитопланктона (Поповская, 1988; Михеева, Лукьянова, 1996; Weisse, 1988). По данным Л.Г. Корневой и В.В. Соловьевой (персональное сообщение) средняя за сезон биомасса фитопланктона на станциях закрытого побережья Рыбинского водохранилища в 1997 г. колебалась от 1.4 до 4.2 г/м<sup>3</sup>. При таких значениях вклад АПП в биомассу планктонных водорослей составил 1.3-4.9 %.

В целом степень развития пикопланктона прибрежной зоны Рыбинского водохранилища определяется типом мелководий. Наибольшие численность и биомасса АПП отмечены на мелководьях защищенного типа, зарастающих высшей водной растительностью. Глубоководная зона характеризовалась меньшим обилием пикопланктона. В сезонном аспекте максимального развития АПП достигал в середине лета, минимального - в подледный период.

### ГЕТЕРОТРОФНЫЙ НАНОПЛАНКТОН<sup>1</sup>

Исследования микробиальных пищевых цепей указывают на важную роль гетеротрофных флагеллят как потребителей первичной и вторичной продукции, а также источника пищи для инфузорий и зоопланктона (Sherr, Sherr, 1984). Определение скорости роста естественных популяций фаготрофных жгутиконосцев в водохранилищах Верхней Волги ограничиваются единичными работами (Копылов, Крылова, 1983). В настоящем разделе рассматриваются сезонные изменения скорости размножения и выедания этой группы организмов в прибрежных водах Рыбинского водохранилища.

В течение вегетационного сезона 1998 г. обилие гетеротрофного нанопланктона (ГН) в прибрежье водохранилища изменялось в широких пределах: численность составляла 402-1144 экз./мл, биомасса 17.5-68.8 мг/м<sup>3</sup> (табл. 7.7). Это существенно (соответственно на 4-5 порядков и в 7-25 раз) ниже по сравнению с аналогичными показателями бактериопланктона и свидетельствует о том, что планктонные бактерии могли удовлетворять пищевые потребности и обеспечивать высокие темпы размножения фаготрофных флагеллят.

Удельная скорость роста ГН изменялась от 0.013 до 0.036 ч<sup>-1</sup> (время удвоения численности составило 19-53 ч), что близко к результатам экспериментальных исследований, выполненных на олиготрофных и мезотрофных озерах с использованием метода фракционирования (Nagata, 1988; Carrick, Fahnenstiel, 1992). В итоге продукция ГН составила 5.5-37.9 мг/(м<sup>3</sup> сут) что в 7-25 раз ниже продукции бактериопланктона (табл. 7.8).

---

<sup>1</sup> Раздел написан А.В. Романенко и А.И. Копыловым.

Таблица 7.7

## Показатели обилия и функционирования гетеротрофного нанопланктона

Дата	Численность, экз./мл	Биомасса		Средний объем клетки, мкм <sup>3</sup>	Удельные скорости, ч <sup>-1</sup>	
		мг/м <sup>3</sup>	% от Б <sub>бакт</sub>		роста	выедания
25 V	457	26.0	3.9	57	0.017	0.007
22 VI	402	35.8	6.4	89	0.021	0.036
20 VII	1144	68.8	14.2	60	0.023	0.029
17 VIII	462	17.5	7.2	38	0.013	0.033
14 IX	480	32.2	4.1	67	0.027	0.044
12 X	409	30.0	7.5	66	0.036	0.066

Примечание: Б<sub>бакт</sub> - биомасса бактериопланктона.

Таблица 7.8

## Сезонные изменения продукции и выедания гетеротрофного нанопланктона

Дата	Т, °С	Продукция		Выедание	
		мг/(м <sup>3</sup> сут)	% от БП	мг/(м <sup>3</sup> сут)	% от продукции ГН
25 V	14.7	10.6	3.9	4.4	41
22 VI	23.2	18.0	4.9	30.9	172
20 VII	20.0	37.9	9.3	47.7	126
17 VIII	15.2	5.5	3.7	13.9	253
14 IX	14.2	20.9	6.2	34.0	163
12 X	5.6	25.9	14.7	47.5	183

Примечание: БП - бактериальная продукция.

Если допустить, что коэффициент использования потребленной пищи на рост у популяций бесцветных жгутиконосцев равен 0.33 (Fenchel, 1982), то ориентировочно получаем, что ГН выедали в сутки 11.1-44.5 % (в среднем 21.6 %) бактериальной продукции.

Согласно полученным экспериментальным путем коэффициентам смертности (см. табл. 7.7), суточное выедание самих ГН колебалось от 4.4 до 47.7 мг/м<sup>3</sup>, что составило 41-253 % (в среднем 156 %) их суточной



продукции (см. табл. 7.8). Следует отметить, что биомасса ГН была в 3-33 раза ниже по сравнению с биомассой нанофитопланктона. В связи с этим можно предположить, что несмотря на столь интенсивное выедание ГН играли меньшую роль в пищевом рационе планктонных организмов, потребляющих частицы размером 2-20 мкм, чем автотрофный нанопланктон.

Проведенное исследование показало, что при относительно благоприятной обеспеченности пищей численность гетеротрофных флагеллат в прибрежье Рыбинского водохранилища в течение всего вегетационного сезона была невысокой. Это, по-видимому, связано с интенсивным выеданием организмов данной группы инфузориями, коловратками и ракообразными.

### **МИКРОФЛОРА В ОБРАСТАНИЯХ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ<sup>1</sup>**

Заросли высшей водной растительности в Рыбинском водохранилище занимают 14598 га, что составляет 3.2 % площади водоема или 16 % площади мелководий (Ляшенко, Довбня, 1995). При этом общая годовая продукция наземной части макрофитов для всех плесов водохранилища по данным 1989 г. оценивалась в 76.7 тыс. т органического вещества (ОВ). Такое количество ОВ не может не влиять на микробиологические процессы в литорали. Изучение бактериальных обрастаний высших водных растений, а также их роли в процессах деструкции ОВ представляется актуальным. Подобные работы проводились в 50-е и 70-е годы (Крашенинникова, 1958; Марголина, Ку克林, 1976) и были продолжены нами спустя 20 лет.

В осенний период, к которому были приурочены наблюдения, при температуре воды 15-17 °С происходило интенсивное разложение большинства растений. Из 12 обследованных видов только тростник, рогоз, камыш и сусак еще продолжали вегетировать. Общая численность бактерий в обрастаниях разных видов растений оценивалась близкими величинами и составляла 2.0-4.5 млрд. кл./г сырой массы (табл. 7.9). Минимальное количество микроорганизмов обнаружено в обрастаниях тростника. Подобное явление отмечают и другие авторы (Ивлев, 1950; Олейник, Якушин, 1979), связывая это с бактерицидностью растения. Биомасса бактериоперифитона составила доли миллиграмма на грамм сырой массы растения и была максимальной в смывах с рдеста, частухи и двукисточника - соответственно 0.962 мг/г, 0.932 мг/г и 0.863 мг/г.

По сравнению с микрофлорой воды бактериальный перифитон характеризуется более высоким морфологическим разнообразием, более

---

<sup>1</sup> Раздел написан И.В. Рыбаковой.

крупными размерами клеток и наличием большего количества палочек и нитей. Часть крупных палочек и кокков образовывали длинные нити размером до 120 мкм. В обрастаниях камыша озерного, который в момент отбора проб еще вегетировал, отмечено существенное количество небольших извитых бактериальных клеток длиной 1.5-4.0 мкм и толщиной 0.2-0.3 мкм.

В обрастаниях всех исследованных растений преобладали мелкие эллипсоидные клетки и кокки, численность которых в среднем составила 2268 млн. кл./г или 77.6 % от общей (см. табл. 7.9). Численность крупных (более 1.0 мкм) форм бактерий оценивалась десятками и сотнями миллионов клеток на грамм. Наибольшее количество нитей зарегистрировано в перифитоне частухи и двукисточника - 168 и 257 млн. кл./г. В обрастаниях этих видов, а также манника и плавающего листа стрелолиста отмечена высокая численность крупных палочек, достигавшая 915-1342 млн. кл./г. Вклад нитевидных форм в общую численность бактерий составил 0.6-8.1 % (в среднем 2.7 %), а крупных палочек - 3.4-38.4 % (в среднем 19.0 %).

В формировании суммарной биомассы существенную роль играли нитевидные бактерии и крупные палочки (см. табл. 7.9). Максимальная биомасса бактериальных нитей была отмечена в обрастаниях рдеста и двукисточника (0.635 и 0.408 мг/г), а крупных палочек - в перифитоне частухи, манника и камыша укореняющегося (0.414-0.644 мг/г). Минимальным обилием этих форм (0.061 и 0.031 мг/г) характеризуются обрастания урути, где наибольший вклад в бактериальную биомассу (64.6 %) дают мелкие кокки и эллипсоиды клетки.

В воде зарослей показатели обилия бактерий были на несколько порядков ниже, чем в обрастаниях: численность составила 21 млн. кл./мл, биомасса - 0.0004 мг/г. При этом число нитей оценивалось величиной 0.126 млн. кл./мл, крупных палочек - 0.252 млн. кл./мл, мелких клеток - 20.622 млн. кл./мл или 0.6, 1.2 и 98.2 % от общей численности бактериопланктона, соответственно. Вклад разных морфологических групп в суммарную биомассу бактерий существенно не различался.

Бактериальные сообщества перифитона макрофитов достигающие высокой численности, которая исчисляется миллиардами на грамм сырой массы растения, создает высокую биомассу и продукцию. Продукция бактериальных обрастаний в Волжском плесе в пересчете на абсолютно сухое вещество составляет 131 т или 0.052 % сырой массы макрофитов, которая на основании литературных данных (11.7 тыс. т сухого ОВ: Ляшенко, Довбня, 1995) оценена нами равной 251.7 тыс. т. Аналогичные результаты получены для оз. Нарочь где продукция бактериального перифитона составляет 0.11 % от массы высших водных растений (Инкина, 19896).

**Численность (Ч, млн. кл./г) и биомасса (Б, мг/г) бактерий в перифитоне растений**

Виды растений	Общая		Нити		Палочки		Кокки, эллипсоид- ные клетки
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	
Уруть колосистая	3512	0.260	21	0.031	125	0.061	3366
Рдест пронзеннолистный	3475	0.962	53	0.635	117	0.175	3305
Тростник обыкновенный	865	0.211	29	0.104	71	0.067	765
Стрелолист стрелолистный, плавающий лист	4637	0.609	31	0.100	915	0.361	3691
То же, плавающий стебель	3595	0.524	94	0.100	805	0.314	2696
То же, прямостоячий стебель	2426	0.241	34	0.055	265	0.105	2127
Камыш укореняющийся	3157	0.617	38	0.083	896	0.414	2223
Камыш озерный	2193	0.394	69	0.035	742	0.300	1382
Рогоз широколистный	2151	0.379	84	0.067	423	0.217	1644
Частуха подорожниковая	3475	0.932	168	0.202	1342	0.644	1965
Двукосточник тростниковидный	3176	0.863	257	0.408	925	0.389	1994
Сусак зонтичный	2931	0.352	89	0.076	481	0.167	2361
Манник большой	3273	0.611	53	0.061	932	0.449	2288
Горец земноводный	2055	0.369	24	0.171	83	0.083	1948

*Примечание:* Все в расчете на 1 г сырой массы растительного материала.

Таким образом, проведенные исследования позволили получить новые данные о структуре и функционировании сообществ микроорганизмов прибрежной зоны Рыбинского водохранилища, а также выявить ряд особенностей, присущих различным биотопам.

Более высокими показателями обилия бактериальной флоры и автотрофного пикопланктона, а также интенсивности продукционно-деструкционных процессов характеризуются мелководные участки. В среднем за вегетационный сезон численность и биомасса бактерий, скорость деструкции органического вещества, продукция бактериопланктона и первичная продукция в прибрежье были в 1.2-1.6 раза выше, чем на глубоководных станциях. Это, очевидно, связано с поступлением в прибрежные воды аллохтонного органического вещества, а также продуктов фотосинтетической деятельности высших водных растений, фитоперифитона и микрофитобенотоса. Существенная роль в процессах деструкции органического вещества в литорали водохранилища принадлежит бактериальным обрастаниям высших водных растений.

Поступление бытовых стоков с очистных сооружений пос. Борок вызывает локальное увеличение содержания взвешенного вещества, биогенных элементов, а также уровня первичной и бактериальной продукции, что способствует эвтрофированию прибрежной зоны. Учитывая значительное количество населенных пунктов, расположенных на берегах Рыбинского водохранилища и сбрасывающих сточные воды часто без предварительной очистки, суммарный эффект эвтрофирования в целом для водохранилища может быть существенным.

## **Глава 8**

### **МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ В ЗОНАХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

С начала 20-го века микроорганизмы используют для оценки санитарного состояния водоемов, поскольку наиболее чувствительными маркерами последнего служат именно структурно-функциональные показатели бактериальных сообществ. Микроорганизмы планктона быстро реагируют на изменение ситуации в водоеме, что позволяет выявлять кратковременные, острые или даже случайные загрязняющие воздействия, которые в дальнейшем могут не оказывать заметного влияния на экосистему. Исследования бактериобентоса дают возможность судить о хронических и, по большей части, необратимых изменениях. При попадании поллютантов в водоемы первым барьером на их пути становится бактериальная флора воды и донных отложений, которая выполняет не только индикаторную роль, но также участвует в деструкции этих отходов.

Современные методы световой и эпифлюоресцентной микроскопии, газовой хроматографии, применение радиоактивных изотопов и искусственных акцепторов электронов позволяют улавливать малейшие изменения в структуре и функционировании микробных сообществ и, выявляя наличие и количество загрязняющих веществ, судить о качестве воды и экологическом состоянии водоемов.

#### **РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ г. ЧЕРЕПОВЦА<sup>1</sup>**

В первые годы после образования Рыбинского водохранилища его воды, не испытывая сильного антропогенного воздействия, характеризовались практически на всей акватории как «чистые» олиго-мезотрофного уровня продуктивности (Рыбинское водохранилище, 1972). В результате усиления хозяйственной деятельности на водосборном бассейне и особенно с развитием промышленных городов экологическая обстановка на водоеме стала существенно меняться. Череповецкий комплекс, расположенный в северо-восточной части водохранилища, является одним из крупных промышленных центров на Верхней Волге. Его предприятия сбрасывают в водоем сточные воды, содержащие полиароматические углеводороды, полихлорированные бифенилы, сложные эфиры, азотсо-

---

<sup>1</sup> Раздел написан А.Н. Дзюбаном, Д.Б. Косолаповым, А.И. Копыловым, И.Н. Крыловой

держащие и серосодержащие гетероциклические соединения, нефтепродукты, металлы, соединения азота и других биогенных элементов (Козловская и др., 1990).

Зона влияния Череповецкого промышленного комплекса распространяется на ближайшие к городу 10-15 км акватории Шекснинского плеса до участка на траверсе Любец - о. Каргач, где по микробиологическим показателям отмечалось наиболее резкое изменение качества вод (Романенко и др., 1990), а также включает малые реки Кошту, Ягорбу и Серовку, непосредственно принимающие основные стоки предприятий. Исследования проводили в летние месяцы 1991-1995 гг. на указанных участках и в открытой части водохранилища - в Главном плесе на ст. Наволок и в Шекснинском на ст. Мякса - Васильево (рис. 1, гл. 1), где токсические соединения либо отсутствовали, либо не превышали норму.

Воду для микробиологических анализов отбирали стерильным бутылочным батометром, грунты - дночерпателем, обеспечивающим сохранность их структуры. Пробы помещали в стерильные склянки и до обработки хранили не более 1-2 часов в холодильнике. Измерения физико-химических характеристик проводили электрометрическими или хроматографическими приборами непосредственно после отбора проб. Для определения общего количества бактерий воду и илы фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2 %. Подсчет клеток и их размеров проводили под эпифлуоресцентным микроскопом с использованием флуорохрома акридинового оранжевого (Hobbie et al., 1977) на ядерных фильтрах с порами 0.17 мкм. Грунты перед этим разбавляли в 1000-3000 раз безбактериальной водой, добавляли детергент пирофосфат натрия и подвергали действию ультразвука (Valju, Albright, 1986). Содержание бактериопланктона и бактериобентоса с активными окислительными транспортными системами («активнодышащие бактерии») определяли микроскопированием после инкубации проб с искусственным акцептором электронов (нитротетразолий хлористый) по содержанию в клетках зерен формазана (Dutton et al., 1986). Численность специфических групп бактерий учитывали после посева на питательные среды (Кузнецов, Дубинина, 1989): гетеротрофов - в чашках Петри на агаризованной среде с 3 % гидролизата белка (РПА), углеводородокисляющих, маслянокислых и сульфатредуцирующих - в пробирках по предельному разведению проб, дающих положительный результат (Meynell, Meynell, 1965). Общую активность бактериального сообщества оценивали в опытах с добавкой радиоактивной метки  $^{14}\text{C}$ -карбоната. Количество ассимилированной в темновых процессах метки измеряли с помощью сцинтилляционного счетчика. Скорость образования и окисления метана определяли газохроматографическим методом (Кузнецов, Дубинина, 1989; Boon, Sorrel, 1991). Для определения продукции  $\text{CH}_4$  были сконструированы герметичные пласти-

ковые сосуды, позволяющие проводить эксперименты с ненарушенной иловой колонкой (Дзюбан, 1992). Концентрацию метана анализировали на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором в токе гелия с сорбентом «Porapak-N». Интенсивность сульфатредукции определяли в опытах с добавкой  $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$  (Иванов, 1956) и последующим анализом органической, элементарной и минеральной серы (Волков, Жабина, 1980).

Реакция бактериопланктона на поллютанты обычно регистрируется уже в районе их поступления в водоем и отражает качество воды в нем на момент исследований. На акватории, непосредственно примыкающей к Череповецкому промышленному комплексу, количественные характеристики водной микрофлоры, по сравнению с открытой частью водохранилища, были выше в несколько раз. Особенно велика оказалась численность специфических гетеротрофных бактерий, разлагающих белковые соединения, и углеводородокисляющих бактерий, потребляющих нефтепродукты (табл. 8.1). Подобные результаты, в сочетании с высокими индексами сапробности, указывают на присутствие в водах большого количества органических соединений, поступающих с коммунальными стоками.

Таблица 8.1

**Общие количественные показатели бактериопланктона**

Показатели	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Общая численность, $10^6$ кл./мл	<u>1.1 - 2.3</u> 1.7	<u>4.3 - 6.7</u> 5.1
Средний объем клеток, $\text{мкм}^3$	<u>0.7 - 0.13</u> 0.11	<u>0.10 - 0.22</u> 0.16
Биомасса, $\text{мкг/л}$	<u>210 - 315</u> 260	<u>230 - 950</u> 490
Гетеротрофные бактерии на РПА, кл./мл (Г)	<u>120 - 370</u> 220	<u>1500 - 28600</u> 5300
Сапробность, Г/Н·100%	<u>0.01 - 0.5</u> 0.08	<u>0.02 - 0.15</u> 0.11
Углеводородокисляющие, кл./мл	<u>1 - 1000</u> 50	<u>1000 - 100000</u> 10000

*Примечание.* Здесь и в таблицах 8.2, 8.5-8.7: над чертой - пределы, под чертой - среднее.

Общие функциональные показатели бактериопланктона более противоречивы, т.к. различные физиологические группы бактерий реагируют на специфическую экологическую ситуацию вблизи города не однозначно (табл. 8.2). Если темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  в зоне влияния промышленного комплекса повсеместно выше, чем в открытой части водохранилища

в 5-10 раз, то количество активнорыдыхающих клеток - ниже. На некоторых участках в местах выхода стоков снижается также скорость процессов окисления метана.

Таблица 8.2

**Общие функциональные показатели бактериопланктона**

Показатели	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Активнорыдыхающие бактерии, $10^6$ кл./мл	<u>0.7 - 1.4</u> 1.1	<u>1.1 - 2.4</u> 1.7
То же, % от общей численности	<u>44 - 70</u> 58	<u>19 - 45</u> 39
Темновая ассимиляция $\text{CO}_2$ , мкг С/(л сут)	<u>0.2 - 1.8</u> 0.8	<u>1.2 - 15.5</u> 5.2
Окисление метана, мкл $\text{CH}_4$ /(л сут)	<u>0.1 - 7.8</u> 0.6	<u>0 - 110</u> 3.8

Донные отложения водоемов формируются медленно, и в них накапливаются как поллютанты (за весь период антропогенного воздействия), так и продукты их микробиологической трансформации. В Рыбинском водохранилище грунты весьма гетерогенны. Они представлены деградированными почвами, песчанистыми и торфянистыми илами. На акватории Череповецкого промышленного центра - это часто черные пески и илы с резким запахом и нефтяной пленкой. По одним физико-химическим характеристикам (рН,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ) грунты отдельных зон практически не различаются, но по другим в грунтовом комплексе у г. Череповца отмечаются серьезные изменения природных свойств (табл. 8.3).

Таблица 8.3

**Гидрохимическая характеристика поверхностного слоя грунтов**

Показатели	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Тип грунтов	песчанистый ил - серый ил	грязный песок - черный ил
рН	7.0 - 7.4	7.2 - 7.6
Eh, мВ	90 - 260	50 - 120
$\text{HCO}_3^-$ , мг С/дм <sup>3</sup>	15 - 40	23 - 264
$\text{SO}_4^{2-}$ , мг S/дм <sup>3</sup>	0.2 - 6.2	23 - 960
$\text{C}_{\text{орг}}$ , г/дм <sup>3</sup>	0.1 - 2.2	2.2 - 14.7
$\text{CH}_4$ , мл/ дм <sup>3</sup>	0.2 - 28	15 - 180



Поступающие со стоком токсиканты сорбируются грунтовым комплексом, и нами было отмечено (Козловская и др., 1994), что в зоне влияния г. Череповца донные отложения находятся под их хроническим воздействием. Концентрация полихлорированных бифенилов (ПХБ) достигала здесь 10 мг/кг, а полиароматических углеводородов (ПАУ) - 820 мг/кг (табл. 8.4). Вне этой зоны - к центру водохранилища - содержание нефтепродуктов снижалось до 50 раз, металлов - в 10-50 раз, ПАУ - в 50-200 раз, а ПХБ отсутствовали.

Таблица 8.4

**Содержание в грунтах полихлорированных бифенилов (ПХБ), полиароматических углеводородов (ПАУ), нефтепродуктов и некоторых металлов (мг/кг)**

Показатели	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
ПХБ	0	1.3 - 9.8
ПАУ	0.9 - 3.4	45 - 822
Нефтепродукты	0.3 - 1.4	16 - 65
Металлы:		
Cd	0.12 - 0.16	3.6 - 8.2
Cr	20 - 30	37 - 153
Pb	8 - 12	84 - 160
Zn	25 - 30	930 - 1830
Hg	0.05 - 0.10	0.15 - 0.26

Структура бактериобентоса, в отличие от бактериопланктона, консервативна, поэтому ее значительные изменения свидетельствуют о глубоко и хроническом воздействии на экосистему водоема или сообщества отдельных участков. Общие характеристики бактериального населения поверхностных слоев грунтов Рыбинского водохранилища, при сопоставлении открытой зоны и Череповецкой акватории, дают представления о неоднозначных изменениях в донных комплексах, подверженных токсическому воздействию промышленных и коммунальных сточных вод. Количественные показатели (общая численность, средний объем клеток, биомасса) варьируют в близких пределах, а функциональные изменяются весьма резко: одни значительно возрастают, а другие, связанные с состоянием окислительных систем, снижаются (табл. 8.5).

Таблица 8.5

## Общая характеристика бактериобентоса

Показатели	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Количественные		
Численность, $10^9$ кл./см <sup>3</sup>	$\frac{1.50 - 9.45}{3.71}$	$\frac{3.77 - 21.30}{5.45}$
Средний объем клеток, мкм <sup>3</sup>	$\frac{0.6 - 0.18}{0.12}$	$\frac{0.6 - 0.29}{0.17}$
Биомасса, мг/дм <sup>3</sup>	$\frac{60 - 320}{240}$	$\frac{290 - 700}{360}$
Общие функциональные		
Активнорышашие бактерии, $10^9$ кл./см <sup>3</sup>	$\frac{0.91 - 7.65}{1.75}$	$\frac{0.23 - 6.83}{1.05}$
То же, % от общей численности	$\frac{31 - 60}{49}$	$\frac{15 - 34}{21}$
Потребление O <sub>2</sub> , мг/(м <sup>2</sup> сут)	$\frac{120 - 310}{220}$	$\frac{10 - 300}{260}$
Темновая ассимиляция CO <sub>2</sub> , мкг С/(дм <sup>3</sup> сут)	$\frac{260 - 2150}{540}$	$\frac{10 - 3880}{1820}$

Общие показатели состояния бактериобентоса не позволяют четко и однозначно выявить ответную реакцию микробных сообществ на поступление промышленно-бытовых стоков и аккумуляцию загрязняющих веществ. Оценка же численности и физиологической активности специфических групп бактерий, обладающих более тесной зависимостью от окислительно-восстановительных условий, потока конкретных субстратов и доноров специфических ионов, дает возможность получить необходимый ответ.

Численность аэробных гетеротрофов - потребителей легкоминерализуемых органических веществ белковой природы возрастает более чем в 100 раз на участках, принимающих в основном бытовые стоки. Здесь же отмечается резкое увеличение углеводородокисляющей микрофлоры. В зоне воздействия г. Череповца значительно возрастает также численность анаэробов: маслянокислых бродильщиков, метаногенов, а в некоторых местах, где особенно заметно поступление технических отходов - сульфатредуцирующих бактерий (табл. 8.6). Все это свидетельствует об изменениях в структуре микробных сообществ поверхностных аэрируемых слоев грунтов, проявляющихся в преобладании анаэробных групп микроорганизмов.

Таблица 8.6

**Численность бактерий некоторых физиологических групп ( $10^3$  кл./см<sup>3</sup>)  
в грунтах**

Физиологические группы	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Гетеротрофные на РПА	$\frac{10 - 200}{100}$	$\frac{100 - 40000}{9400}$
Углекислородокисляющие	$\frac{0.1 - 60}{1.7}$	$\frac{100 - 10000}{700}$
Маслянокислые бродильщики	$\frac{1 - 100}{10}$	$\frac{10 - 10000}{1000}$
Сульфатредуцирующие	$\frac{0.1 - 6}{0.6}$	$\frac{25 - 2500}{80}$

Перестройка в бактериальных комплексах еще более явно обнаруживается при анализе и сопоставлении протекающих в грунтах процессов. Если в открытой части водохранилища скорости метанобразования и метаноокисления сбалансированы и не превышают 1 мл  $\text{CH}_4/\text{дм}^3$  грунта за сутки, то у г. Череповца превалирует анаэробный метаногенез, а окисление метана на ряде участков явно подавлено. Интенсифицируются также процессы редукции сульфатов с образованием сероводорода, что еще более снижает окислительно-восстановительный потенциал среды и углубляет перестройку микробных сообществ из преимущественно аэробных в преимущественно анаэробные (табл. 8.7).

Таблица 8.7

**Интенсивность микробиологических процессов ( $\text{дм}^3/\text{сут}$ )  
в поверхностном слое грунтов**

Процессы	Открытая часть водохранилища	Зона влияния г. Череповца
Продукция метана, мл $\text{CH}_4$	$\frac{0.1 - 1.45}{0.3}$	$\frac{0.6 - 60}{16.5}$
Окисление метана, мл $\text{CH}_4$	$\frac{0.1 - 1.23}{0.2}$	$\frac{0 - 6.3}{1.2}$
Сульфатредукция, мг S	$\frac{0.1 - 0.64}{0.14}$	$\frac{0.6 - 14.3}{1.8}$

Таким образом, зону влияния г. Череповца, которая имеет протяженность 7-15 км, можно рассматривать как локальный участок Рыбинского водохранилища, где под воздействием многолетних поступлений разнообразных отходов города и металлургического комбината произошли серьезные изменения естественных природных условий. Последнее отразилось на структуре и функционировании бактериального населения воды и грунтов, которое выполняет главную роль во внутриводоемных процессах самоочищения. В составе бактериопланктона этой зоны увеличивается доля гетеротрофных бактерий, растущих на белковых средах, а также специализированных групп микроорганизмов, окисляющих нефтепродукты. Возрастает общее количество бактерий и их биомасса, но одновременно снижается их потенциальная окислительная способность. Это свидетельствует о загрязнении вод различными органическими соединениями, в том числе нефтепродуктами.

Накопление в донных отложениях Череповецкой зоны помимо природных органических веществ различных токсикантов и металлов привело к превращению грунтов в источник вторичного загрязнения водоема. Это сопровождается разрушением сложной естественной структуры бентосных микробных сообществ, падением их окислительной способности, превалированием анаэробных группировок (метаногены, сульфатредукторы). Происходит накопление токсических продуктов анаэробного распада (сероводород, метан, меркаптан и др.) и их вынос в водную толщу.

В целом бактериальное звено экосистемы Рыбинского водохранилища в акватории г. Череповца под массивным воздействием разнообразных поллютантов теряет одну из своих важнейших функций - способность окислять поступающие в водоем органические и минеральные вещества.

### УСТЬЕВЫЕ УЧАСТКИ МАЛЫХ РЕК<sup>1</sup>

Первые сведения о бактериопланктоне малых рек, впадающих в Рыбинское водохранилище, относятся к концу 50-х годов (Новожилова, 1959; Казаровец, 1963). Данные о состоянии водной микрофлоры рек, впадающих в русловую часть Горьковского водохранилища, до последнего времени отсутствовали (Чуйко и др. 1994; Раскатов, Филиппов, 1996; Лукьяненко и др., 1998). Некоторые малые реки сильно загрязнены про-

---

<sup>1</sup> Раздел написан А.И. Копыловым, Д.Б. Косолаповым, И.Н. Крыловой, Т.С. Масленниковой, А.В. Романенко

мышленными и бытовыми стоками, что оказывает неблагоприятное влияние на соответствующие приустьевые участки водохранилища.

В настоящем разделе рассматриваются микробиологические показатели и дается санитарная оценка качества воды ряда малых притоков Рыбинского и русловой части Горьковского водохранилищ (см. табл. 8.8 и 8.9) на основании материалов полевых наблюдений, выполненных в 1992-1997 гг. Определяли общую численность и биомассу планктонных микроорганизмов, темновую ассимиляцию  $\text{CO}_2$  и продукцию бактериопланктона, численность сапрофитных бактерий, первичную продукцию фитопланктона. Количество аэробных сапрофитов учитывали по числу колоний, выросших на рыбо-пептонном агаре (РПА) в чашках Петри после высева соответствующих разведений природной воды. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона и темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  измеряли радиоизотопным методом с использованием  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_2$  (Романенко, Кузнецов, 1974). Радиоактивность клеток фито- и бактериопланктона, осажденных на фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм, определяли на жидкостном сцинтилляционном счетчике Mark-2. Принимали, что темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  составляет 6% от прироста биомассы бактерий. На основании данных о биомассе и продукции бактериопланктона рассчитывали время удвоения биомассы (Кузнецов и др., 1979). Допускали, что удельная плотность бактериальной клетки составляет 1.07 г/см<sup>3</sup>, сухой вес – 30 % от сырого веса и содержание углерода – 50 % от сухого веса (Bakken, Olsen, 1983).

В воде притоков Рыбинского водохранилища общая численность и биомасса бактериопланктона были невысокими и составляли соответственно 2.5-5.9 млн. кл./мл и 200.0-600.0 мг/м<sup>3</sup> (табл. 8.8).

Численность сапрофитных бактерий, являющаяся показателем санитарного состояния водоема, в большинстве случаев не превышала 3 тыс. КОЕ/мл, что характеризует обследованные воды как «достаточно чистые» (Оксиюк и др., 1993). Ухудшение качества воды отмечалось в устьевых участках рек Согожи и Сутки, которые по содержанию сапрофитной микрофлоры относились к разрядам «слабо загрязненные» и «умеренно загрязненные».

В притоках Горьковского водохранилища общая численность бактериопланктона изменялась в тех же пределах, что и Рыбинского, а биомасса в ряде случаев была существенно выше (табл. 8.9).

Таблица 8.8

**Количественные показатели бактериопланктона в устьевых  
участках притоков Рыбинского водохранилища**

Реки	Период наблю- дения	Численность			V, мкм <sup>3</sup>	Биомасса мкг/м <sup>3</sup>
		общая	сапрофиты			
			10 <sup>3</sup>	% от общей		
Юхоть	1994, VI	3.2	0.6	0.019	0.096	307.2
Сутка	1998, VII	5.9	3.4	0.058	0.094	554.6
Сить	1994, VI	3.0	0.5	0.017	0.108	324.0
	1995, VI	4.0	2.0	0.050	0.150	600.0
Согожа	1994, VI	2.5	2.3	0.092	0.080	200.0
	IX	3.0	0.3	0.010	0.108	324.0
	1995, VI	3.5	5.9	0.168	0.110	385.0
Ухра	1994, VII	4.5	0.2	0.004	0.068	306.0
	IX	4.9	0.4	0.008	0.097	475.3
	1995, VI	4.6	1.1	0.024	0.120	552.0

*Примечание.* Здесь и в табл. 8.9: общая численность 10<sup>6</sup> кл./мл, сапрофиты КОЕ/мл, V- средний объем бактериальной клетки

Таблица 8.9

**Количественные показатели бактериопланктона в устьевых  
участках притоков Горьковского водохранилища**

Реки	Период наблюде- ния	Численность			V, мкм <sup>3</sup>	Биомасса мг/м <sup>3</sup>
		общая	сапрофиты			
			10 <sup>3</sup>	% от общей		
Черемуха	1992, V	5.9	891.5	15.1	0.237	13.4
	VIII	4.0	45.5	1.17	0.256	1.02
	1994, VI	3.2	0.6	0.02	0.074	0.24
	IX	5.6	0.4	0.01	0.164	0.92
	1995, VI	3.4	1.9	0.06	0.080	0.27
	IX	4.2	1.0	0.02	0.053	0.22
	1996, IX	8.9	0.9	0.01	0.047	0.42
	1997, VI	3.2	8.1	0.25	0.108	0.35
	IX	4.2	0.5	0.01	0.105	0.44

Реки	Период наблюдения	Численность			V, мкм <sup>3</sup>	Биомасса мг/м <sup>3</sup>
		общая	сапрофиты			
			10 <sup>3</sup>	% от общей		
Нора	1994, IX	2.7	0.5	0.02	0.137	0.37
	1995, IX	3.8	4.5	0.12	0.098	0.37
	1996, IX	4.3	1.1	0.02	0.101	0.43
	1997, VII	4.4	16.3	0.37	0.091	0.40
	IX	4.5	-	-	0.107	0.48
Ить	1995, IX	4.3	1.9	0.044	0.027	0.12
	1996, IX	6.0	1.6	0.027	0.051	0.30
	1997, IX	3.9	1.6	0.041	0.094	0.37
Которосль	1993, X	3.5	2.2	0.063	0.112	0.39
	1994, VI	3.6	0.9	0.025	0.063	0.23
	IX	4.1	5.7	0.139	0.135	5.53
	1995, VI	3.6	0.7	0.019	0.080	0.29
	IX	5.9	9.0	0.153	0.041	0.24
	1996, VI	3.3	-	-	0.044	0.14
	IX	3.8	2.0	0.053	0.082	0.31
	1997, VII	3.1	7.8	0.252	0.106	0.33
	1997, IX	5.6	2.4	0.043	0.126	0.71
	Солоница	1994, IX	4.0	3.8	0.095	0.156
1995, VI	2.4	1.3	0.054	0.110	0.26	
IX	4.6	12.0	0.261	0.049	0.22	
1996, IX	4.0	4.1	0.103	0.084	0.34	
1997, VII	4.5	4.6	0.102	0.106	0.48	
IX	2.9	5.6	0.193	0.079	0.23	

В устье р. Черемухи, протекающей в черте г. Рыбинска, где наблюдения проводились в течение нескольких лет, общая численность бактериопланктона колебалась в пределах 1.6-8.9 млн. кл./мл, при этом минимальная и максимальная величины среднего объема бактериальной клетки различались в 7 раз. Наибольшая биомасса бактериопланктона была зарегистрирована в 1992 г. и характеризовала исследованные воды как высоко эвтрофные (см. табл. 8.9). В последующие годы уровень развития планктонной микрофлоры снижался, и биомасса не превышала 0.5 г/м<sup>3</sup>. Это было связано с уменьшением размеров бактериальных клеток.

В устьях других малых рек численность бактериопланктона в разные годы изменялась незначительно - в 1.9-2.2 раза (табл. 8.9), а в 1995-1996 гг., так же, как и в р. Черемухе, было отмечено снижение среднего размера бактериальных клеток. Вследствие этого, как правило, наблюдалось заметное уменьшение биомассы бактерий. В 1997 г. наибольший уровень развития микрофлоры зарегистрирован в р. Которосль в черте г. Ярославля.

В течение 1992-1997 гг. существенно изменялось количество сапрофитных бактерий. Очень высокая численность сапрофитов в воде р. Черемухи в 1992 г. и их относительное содержание в общем количестве бактериопланктона (1.2-15.1 %) свидетельствовали о поступлении значительного количества загрязняющих веществ со сточными водами (вода соответствовала категориям «весьма грязная» и «предельно грязная»). В последующие 1994-1996 гг. плотность данной группы гетеротрофных микроорганизмов не превышала 2 тыс. КОЕ/мл, т.е. вода была «достаточно чистой». Однако в июне 1997 г. было вновь отмечено увеличение числа сапрофитов до 8.1 тыс. КОЕ/мл, свидетельствовавшее об ухудшении качества воды до состояния «сильно загрязненная». Столь же высокий уровень бактериального загрязнения был зарегистрирован в этот же период в устье р. Норы (16.3 тыс. КОЕ/мл). Количество сапрофитных микроорганизмов в устье р. Ить было невысоким, и вода характеризовалась как «достаточно чистая». В р. Которосль численность сапрофитов в 1993-1997 гг. составляла 0.7-9.0 тыс. КОЕ/мл, повышенное содержание гетеротрофных микроорганизмов было отмечено в сентябре 1995 г. и июле 1997 г. (вода «сильно загрязненная»). В летний период 1997 г. вода р. Которосль не соответствовала санитарно-гигиеническим нормам и по коли-индексу (Лукьяненко и др., 1998). Количество сапрофитов в р. Солоницы и отношение их числа к общей численности бактериопланктона (см. табл. 8.9) свидетельствует, что в последние годы происходит устойчивое поступление в эту реку коммунально-бытовых сточных вод.

Основным компонентом бактериопланктона в притоках Горьковского водохранилища были мелкие одиночные клетки (табл. 8.10). В реках Которосль и Солоница заметный вклад в формирование суммарной биомассы вносили крупные одиночные клетки размером более 2 мкм. Высоким содержанием агрегированных микроорганизмов (бактериальные микроколонии и бактерии, ассоциированные с частицами детрита) выделялись воды р. Ить. Нити, вибрионы и спириллы встречались во всех реках и составляли от 0.22 до 3.37 % суммарной биомассы.



Таблица 8.10

Относительный вклад (%) различных групп микроорганизмов в суммарную численность (над чертой) и биомассу (под чертой) бактериопланктона в устьевых участках притоков Горьковского водохранилища в сентябре 1997 г.

Реки	Одиночные		Ассоциированные		
	<2 мкм	>2 мкм	на детрите	в микроколониях	нитевидные формы
Черемуха	<u>97.2</u>	<u>0.21</u>	<u>0.73</u>	<u>1.73</u>	<u>0.10</u>
	94.2	1.89	0.33	1.22	2.31
Ить	<u>90.9</u>	<u>0.23</u>	<u>3.59</u>	<u>5.22</u>	<u>0.04</u>
	79.4	2.18	1.75	15.08	1.58
Нора	<u>95.6</u>	<u>0.45</u>	<u>2.31</u>	<u>1.50</u>	<u>0.13</u>
	90.1	3.37	1.05	2.50	2.97
Которосль	<u>94.1</u>	<u>0.68</u>	<u>1.18</u>	<u>3.95</u>	<u>0.10</u>
	84.0	5.98	0.51	6.11	3.37
Солоница	<u>96.4</u>	<u>0.56</u>	<u>2.99</u>	<u>0</u>	<u>0.08</u>
	92.5	5.14	2.09	0	0.22

Интенсивность гетеротрофной темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  во всех реках колебалась в пределах 0.5-33.8 мкг С/(л сут), при максимальных значениях в р. Солонице и минимальных в р. Ить (табл. 8.11). В соответствии с принятой классификацией (Романенко, 1975) по этому показателю исследованные водотоки характеризуются как эвтрофные.

Таблица 8.11

Функциональные показатели бактериопланктона и первичная продукция (мг С/(л сут)) в устьевых участках притоков Горьковского водохранилища

Реки	Период наблюдения	Темновая ассимиляция $\text{CO}_2$	Первичная продукция	Бактериальная продукция
Черемуха	1992, V	20.3	-	338.3
	1995, IX	1.7	-	28.3
	1996, IX	2.4	0.12	40.0
	1997, VI	12.0	0.08	200.0
	IX	4.7	0.20	78.3
Нора	1995, IX	0.5	-	8.3
	1996, IX	23.8	0.35	396.7

Реки	Период наблюдения	Темновая ассимиляция CO <sub>2</sub>	Первичная продукция	Бактериальная продукция
Нора	1997, VII	12.0	0.21	200.0
	IX	3.4	0.104	56.7
Ить	1995, IX	0.6	-	10.0
	1996, IX	5.8	0.050	96.7
	1997, IX	3.3	0.067	55.0
Которосль	1995, IX	0.6	-	10.0
	1996, VI	29.4	0.21	490.0
	1997, VII	9.0	0.07	150.0
	IX	29.6	0.469	493.3
Солоница	1995, IX	0.8	-	13.3
	1996, IX	4.5	0.26	75.0
	1997, VII	14.0	0.06	233.3
	IX	33.8	0.108	563.3

Продукция планктонной микрофлоры, существенно (в сотни раз) превышает интенсивность фотосинтеза фитопланктона (см. табл. 8.11). По соотношению бактериальной и первичной продукции, которое увеличивается при загрязнении водоема бытовыми стоками или отходами предприятий (Гак, 1975), можно судить о значении аллохтонного органического вещества в общем балансе ОВ. Полученные величины свидетельствуют о значительном поступлении последнего в устьевые участки малых рек, впадающих в Горьковское водохранилище.

Исследования сообществ бактериопланктона, формирующихся в местах впадения малых рек в водохранилища Верхней Волги, свидетельствуют о значительном загрязнении этих зон лабильным органическим веществом и напряженности происходящих здесь процессов самоочищения. Анализ ряда микробиологических показателей позволяет выделить среди исследованных рек и охарактеризовать как наиболее загрязненные притоки Горьковского водохранилища Черемуху и Которосль, которые протекают в черте городов Рыбинска и Ярославля.

## Глава 9

### ЗООПЛАНКТОН<sup>1</sup>

Формирование зоопланктона Рыбинского водохранилища происходило под влиянием Иваньковского водохранилища, а также р. Шексны, несущей воды Белого, Сиверского и Кубенского озер, и заняло значительный промежуток времени. Особенно продолжительным оно было в Моложском плесе, куда поступает относительно бедный зооценоз р. Мологи, при этом продвижение зоопланктеров против течения из Главного плеса затруднено. Раньше всего сформировалось сообщество Волжского плеса, принимающего богатый ракосбразными биосток из Угличского и Иваньковского водохранилищ, влияние которых ограничивалось только этим участком и не распространялось на другие плесы. Зоопланктон Шекснинского плеса в значительной степени обогатился лимническими формами после зарегулирования р. Шексны в 1963 г. за счет поступающего с ее стоком разнообразного и количественно богатого рачкового планктона из видов, типичных для Белого озера.

В Главном плесе, который представляет собой огромную относительно инертную водную массу с отличными от других участков гидрологическими, гидрохимическими и биологическими показателям (см. гл. 1 и 2 наст. кн., а также: Былинкина, 1993; Корнева, 1993; Копылов, Крылова, 1993; Минеева, 1993а), зоопланктон сохраняет лимнические черты. Он сходен по структуре с сообществом Белого озера и состоит преимущественно из олиго- и олиго-β-мезосапробных форм (Ривьер, 1982, 1993).

Горизонтальное распределение зоопланктона определяется многими абиотическими и биотическими факторами, к основным из которых относятся прогрев водной толщи, гидродинамические условия (течения, волнение, циркуляция вод), формирование зон повышенной трофии, накопление и распределение покоящихся стадий зоопланктеров, интенсивность их размножения, миграции, а также гибель при загрязнении акватории.

Зимой скопления с биомассой 2-3 г/м<sup>3</sup> (изредка до 60 г/м<sup>3</sup>) наблюдаются в придонных слоях наиболее глубоких участков Главного плеса при максимальной температуре воды и оптимальных условиях питания. В состав этих скоплений входят холоднолюбивые зимние виды ветвистых *Bosmina longirostris* O.F.Müll., *Daphnia cristata* G. Sars, *D. longispina* Müll., *D. longiremis* G. Sars и личиночные стадии веслоногих (*Cyclops kolensis* Lill., *Eudiaptomus gracilis* G. Sars, *E. graciloides* Lill.). Все эти виды весной и в начале лета служат кормовыми объектами планктоноядных

---

<sup>1</sup> Глава написана И.К. Ривьер

рыб. После таяния льда при штилевой погоде доминант зимнего сообщества *C. kolensis* поднимается к поверхности, активно размножается и образует обширные скопления в центральных участках, где дольше сохраняется зимняя водная масса (Ривьер, 1986).

Развитие летнего комплекса начинается в мае в зонах подпора малых рек, где температура на 8-10 °С (иногда до 17 °С) выше, чем в центре водохранилища. Малые реки весной несут большое количество детрита, бактерий, водорослей, которые служат хорошей пищей для беспозвоночных (Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, Литвинов, 1991; Крылов, 1996). Затем зона интенсивного развития зоопланктона расширяется, продвигается к устьевому участку реки и далее в открытую часть водохранилища. Летнее сообщество раньше всего (в конце мая) формируется в Волжском плесе, затем в Моложском и Шекснинском, и только в середине июня (т.е. на 2-3 недели позже) - в центральных участках Главного плеса. Высокая температура воды в сочетании с длительной штилевой погодой способствует активному размножению зоопланктеров в поверхностных слоях, при этом отмечается пятнистость в их распределении. При холодной погоде и интенсивном ветровом перемешивании зоопланктон распределен относительно равномерно на значительных акваториях и по глубине. В верхнем 4-метровом слое развиваются преимущественно мелкие формы - коловратки и науплии копепод. При продолжительных устойчивых ветрах обширные поля повышенной плотности зоопланктона образуются в циркуляционных зонах (Литвинов, Ривьер, 1991).

В середине лета зоопланктон центральной части Главного плеса относительно беден, его биомасса не превышает 1 г/м<sup>3</sup>. Наибольшие показатели обилия регистрируются в средних участках Волжского, Моложского и особенно Шекснинского плесов - зонах седиментации и интенсификации гидробиологических процессов (эвтрофных зонах). Здесь наряду с естественным повышением трофии происходит и антропогенное эвтрофирование (Ривьер, Литвинов, 1996). Увеличение биомассы наблюдается также в устьевых участках малых и средних рек Себлы, Сити, Согожи, Искры. Эти участки представляют собой наиболее ценные нагульные площади планктоноядных рыб - снетка, синца, а также молоди судака, окуня и др.

Осенью планктонные беспозвоночные ранее всего исчезают на мелководьях, где отмиранию животных способствуют понижение температуры и ветровое перемешивание. В глубоководной центральной части водохранилища, водная масса которой обладает значительным теплозапасом и меньше взмучивается, крупные летние ракообразные из родов *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia* встречаются на месяц дольше, чем в прибрежье. Осенью в Главном плесе обычны виды рода *Eudiaptomus*, а

также *Daphnia longispina*, которые затем продолжают размножаться подо льдом и формируют многочисленные зимние популяции (Ривьер, 1986).

В первые 10-15 лет после заполнения водохранилища наблюдался так называемый «эффект разбавления»: при повышенном уровне и, соответственно, больших площади и объеме регистрировались малые величины среднесезонной биомассы зоопланктона, особенно на вновь залитых площадях. При низком уровне, наоборот, концентрирование планктона отмечалась на русловых участках (Рыбинское водохранилище, 1972). Повидимому, в начальный период формирования биоты в таком обширном озеровидном водоеме наращивание общего обилия зооценозов («насыщение среды») шло медленно.

За период существования водохранилища характер горизонтального распределения зоопланктона менялся. До конца 60-х годов по периферии водоема, вокруг островов и Центрального мыса сохранялись затопленные сухостойные леса - особый биотоп с большим разнообразием экологических ниш, где водная фауна (перифитон, планктон, бентос) была необычайно богатой (Фенюк, 1949; Мордухай-Болтовской, 1955; Луферов, 1963). За счет ослабления волнового перемешивания температура воды в этой зоне могла быть на 8-9 °С выше, температурные различия между поверхностью и придонным слоем достигали 9 °С, увеличивалась прозрачность воды, интенсивно развивались макрофиты, водные беспозвоночные были обеспечены органическим детритом в качестве источника питания. Здесь встречались пелагические коловратки из рода *Conochilus*, а также кладоцеры *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina* Leydig. Кроме этих видов были отмечены зарослевые формы *B. longirostris*, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müll.), *Polyphemus pediculus* (L.) и др. Биомасса зоопланктона была в 8-20 раз выше, чем в прилегающих открытых участках Главного плеса, что привлекало сюда рыб. После полного распада сухостойных лесов разнообразный и обильный зоопланктон оставил большое количество покоящихся стадий, обеспечив высокую воспроизводительную способность сообщества водоема.

Горизонтальное распределение зоопланктона зависит от ряда абиотических факторов, а также особенностей биологии и экологии видов. В штилевые периоды пятна с высокой плотностью образует крупная коловратка *Conochilus hippocrepis* (Schr.), колонии которой могут включать до 90 особей. Это вид доминирует в водохранилище; встречающийся кроме него *C. unicornis* Rouss. относительно редок. Высокие плотности *Conochilus* совпадают с зонами максимальной прозрачности, характерной для Главного плеса в годы с пониженной ветровой деятельностью. Сильное штормовое перемешивание и взмучивание донных отложений вызы-

вает массовую гибель коловраток, что быстро меняет условия питания рыб (Николаев, Ривьер, 1979).

Численность *Conochilus* сильно колеблется по годам, но в среднем за сезон достигает 50-60 % от общей численности коловраток (рис. 9.1).

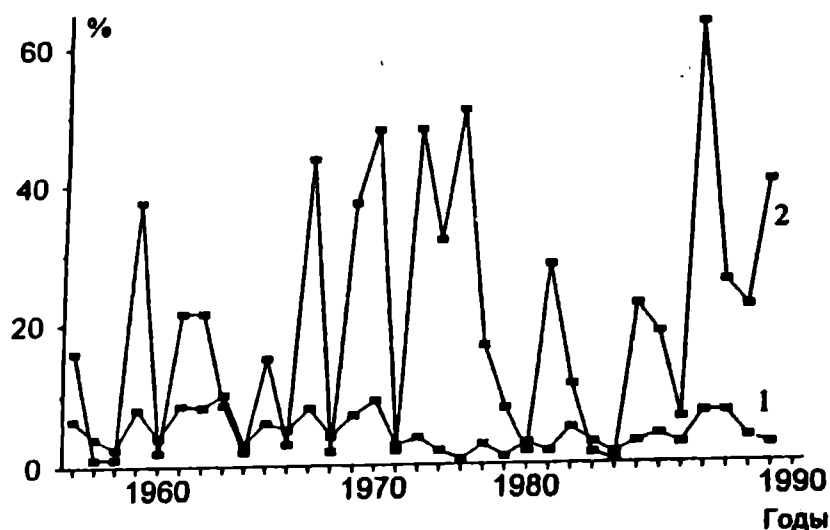


Рис. 9.1. Многолетние изменения относительной численности коловраток родов *Conochilus* (1) и *Kellicottia* (2) в Рыбинском водохранилище (% от общей численности группы)

Пятна размером несколько сотен квадратных метров с высокой плотностью *Conochilus* отмечались в июле 1987 г. при исследовании горизонтального распределения зоопланктона на небольшом полигоне 3х3 км, расположенном на границе Моложского и Главного плесов (см. рис. 7 в книге: Экологические факторы..., 1993). При установившейся штилевой погоде и температуре воды 17.8-18.8 °С суммарная численность коловраток на отдельных станциях полигона колебалась в 4-5 раз, *Conochilus* при этом составлял 88-98 % общей биомассы зоопланктона (табл. 9.1).

Таблица 9.1

Численность и биомасса зоопланктона Рыбинского водохранилища на станциях полигона 14 июля 1987 г.

Стан- ция	Общая		<i>Copepoda</i>		<i>Cladocera</i>		<i>Conochilus hippocrepis</i>	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
1	1345.7	2.24	-	-	0.9	0.22	1315.0 (97.7)	1.97 (87.9)
2	2170.4	3.41	-	-	1.5	0.14	1937.5 (89.2)	2.91 (85.3)
3	831.9	1.35	0.10	0.002	0.9	0.13	740.0 (88.9)	1.11 (82.2)

Стан- ция	Общая		<i>Copepoda</i>		<i>Cladocera</i>		<i>Conochilus hippocrepis</i>	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
4	1259.7	2.15	0.20	0.004	0.7	0.22	1085.0 (86.1)	1.63 (75.8)
5	3882.6	6.08	0.12	0.002	1.2	0.07	3750.0 (96.6)	5.63 (92.6)
6	1511.9	2.21	0.50	0.002	0.7	0.08	1362.5 (9.1)	2.04 (92.3)
7	919.9	1.54	0.60	0.002	1.3	0.16	900.0 (97.8)	1.35 (87.5)
8	1419.1	2.60	62.5	0.250	0.6	0.40	1250.0 (88.0)	1.85 (71.1)
9	1045.5	1.58	2.00	0.010	1.4	0.02	1000.0 (95.6)	1.5 (94.9)
10	2140.5	3.31	0.85	0.012	1.2	0.14	2040.6 (95.3)	3.06 (92.4)
11	848.9	1.35	0.10	0.002	2.2	0.09	750.0 (88.8)	1.13 (83.5)
12	2454.1	3.86	0.60	0.002	1.2	0.17	2425.0 (98.8)	3.69 (95.6)

*Примечание.* Прочерк - отсутствие *Copepoda*; в скобках % *Conochilus* от общей численности и биомассы. Здесь, а также в таблицах 4, 5, 7, 8: Ч - численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>), Б - биомасса (г/м<sup>3</sup>).

Среди ветвистоусых ракообразных в данный период встречались лишь мелкие формы; веслоногие были представлены единичными экземплярами.

Значение *Conochilus* в питании рыб-планктофагов Рыбинского водохранилища недооценивается, т.к. его распознавание в кишечниках рыб затруднительно. В Белом озере *C. hippocrepis* составлял до 17 % веса пищевого комка в рационе синца и до 20 % в рационе ряпушки, являясь, по-видимому, избираемой пищей, т.к. в период наблюдений он составлял всего 9% от общей биомассы зоопланктона (Пихтова, 1981).

Плотность другого летнего доминанта *Chydorus sphaericus* (O.F. Müll.) связана с распространением синезеленых водорослей из рода *Microcystis*, на колониях которых обитает рачок. В Моложском плесе, где среди синезеленых преобладает *Aphanizomenon flos-aquae* (Корнева, 1993), плотность *Chydorus* снижается, а в речных проточных участках, где колониальные синезеленые немногочисленны, он вообще исчезает.

Горизонтальное распределение крупного хищного рачка битотрефа - избираемой жертвы снетка и корюшки, также определяется комплексом факторов, к основным из которых относятся отсутствие течения и взмучивания, высокая прозрачность воды, низкая плотность фитопланктона, удаленность от источников загрязнения. Снижение численности рачков до полного их исчезновения наблюдается в зонах антропогенного воздей-

ствия (ниже г. Череповца в Шекснинском плесе, вблизи пос. Переборы в Волжском). В настоящее время наибольшая плотность популяции битот-рефа (до 500 экз./м³) отмечена в Весьегонском расширении Моложского плеса, наименее затронутого загрязнением.

Исследования зоопланктона в связи с оценкой качества воды показали, что в пелагиали на открытых акваториях, отдаленных от населенных пунктов и берегов, где отсутствует органическое загрязнение, индекс са-пробности, рассчитанный по показателям зоопланктона, не превышает 1.6. Эти участки характеризуются повышенной прозрачностью, общее количество взвеси здесь ниже, и она на 85-100 % представлена органиче-ским веществом - организмами зоопланктона. В загрязненных районах, где прозрачность, как правило, снижается в 2-4 раза, и становится выше минеральная составляющая взвеси, индексы сапробности увеличиваются (табл. 9.2, 9.3). При этом как на тех, так и на других участках отмечаются высокие показатели видового разнообразия зоопланктона.

Таблица 9.2

**Характеристика качества воды незагрязненных акваторий Рыбинского водохранилища (июль 1989 г.)**

Плес, участок	Прозрач-ность, см	Взвесь		Индекс видо-вого разнооб-разия*	Индекс сапроб-ности**
		мг/л	% ОВ		
Волжский, против Югского залива	130	8.2	85	3.4	1.60
Главный, припло-тинный против д. Волково	195	6.0	100	2.5	1.50
То же, против д. Захарьино	150	6.2	100	3.4	1.40
То же, против с. Гаютино	140	9.8	98	3.1	1.34
То же, ст. Городок	170	5.2	100	3.4	1.36
То же, ст. Измайло-во	180	8.6	100	3.2	1.30
Моложский, центр Весьегонского расширения	150	6.8	95	2.8	1.50

Примечание. Здесь, а также в таблицах 9.3 и 9.4: \* - индекс Шеннона, \*\* - по Пантле-Букку; ОВ - органическое вещество.



Таблица 9.3

**Характеристика качества воды в районах Рыбинского водохранилища  
с антропогенным воздействием (июль 1989 г.)**

Плес, участок	Прозрач- ность, см	Взвесь		Индекс ви- дового раз- нообразия	Индекс сапроб- ности
		мг/л	% ОВ		
Шекснинский, р. Кошта	30	27.4	87	2.6	2.10
То же, русло р. Шексны протимв ЧМК	40	17.4	91	3.2	1.98
То же, р. Ягорба	40	33.4	89	3.5	1.75
Волжский, у пос. Пере- боры	60	14.2	88	3.4	1.48
То же, русло Волги у шлюза	80	8.9	74	3.4	1.53
Моложский, у г. Весъегонска	90	15.2	90	2.5	1.70
Главный, р. Согожа ниже г. Пошехонье	50	25.2	82	3.2	1.64
То же, выше г. Пошехо- нье	50	23.4	84	3.1	1.34

Сезонная динамика зоопланктона на обширной акватории водохранилища неодинакова. В Волжском плесе в значительной степени сложность и динамичность развития зоопланктона обусловлена проточностью участка. По руслу Волги постоянно наблюдаются стоковые течения, усиливающиеся работой ГЭС и шлюзов, изменяются скорости течения и даже его направление. Здесь не регистрируется заметных изменений численности зоопланктона год от года. В сезонной динамике в период открытой воды 3-4 пика сменяют друг друга, летняя депрессия не выражена.

Коловратки могут формировать 3 пика. По данным 1990 г. ранневесенний максимум образуют мелкие формы *Synchaeta oblonga* Ehrenb., *S. tremula* (O.F. Müll.), *Keratella quadrata* (O.F. Müll.), *Conochilus*, *Brachionus calyciflorus calyciflorus* Wierz.; первый летний пик формируют крупные формы - *Synchaeta* (главным образом *S. pectinata* Ehrenb.); второй - несколько видов ракообразных, среди которых отсутствуют коловратки из родов *Conochilus* и *Brachionus* (рис. 9.2).

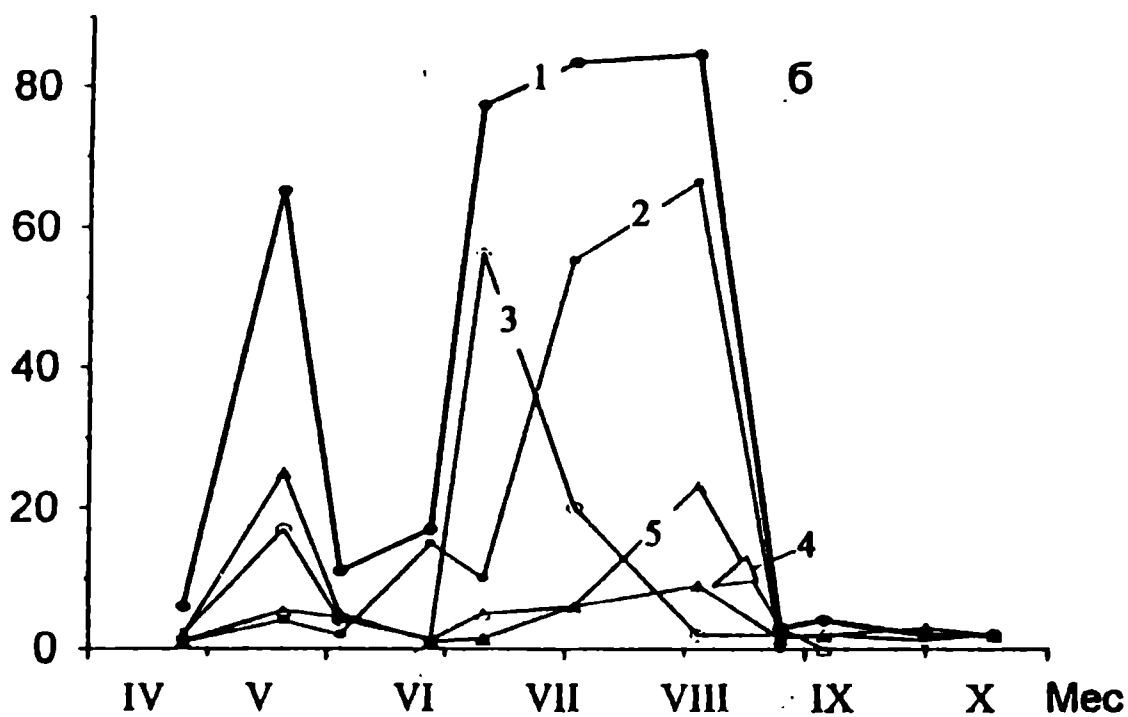
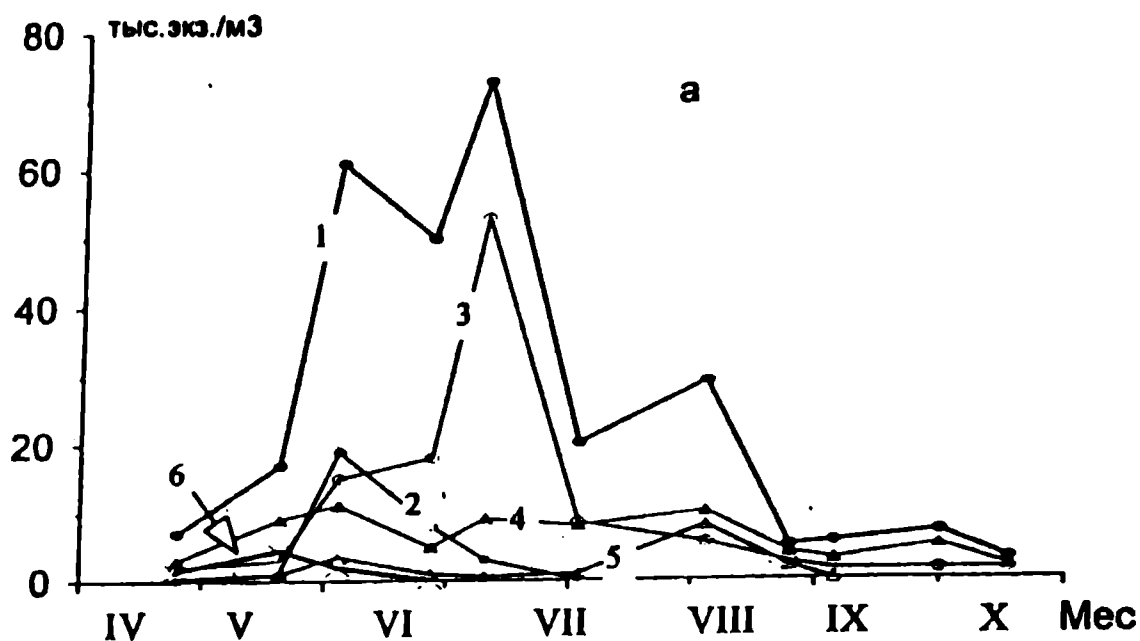


Рис. 9.2. Сезонная динамика численности коловраток в Волжском (а) и Главном (б) плесах Рыбинского водохранилища в 1990 г.:  
 1 - вся группа, 2 - р. *Conochilus*, 3 - р. *Synchaeta*, 4 - *Keratella quadrata*,  
 5 - р. *Polyarthra*, 6 - р. *Brachionus*

Из ветвистоусых в формировании поздне-весеннего (ранне-летнего) максимума участвуют *Bosmina longispina* и *B. longirostris*; среди дафний обычна и наиболее многочисленна *Daphnia cucullata* G. Sars, образующая максимум биомассы в первой половине лета. В середине лета многочисленны *Diaphanosoma*, *Chydorus*, теплолюбивые циклопы *Mesocyclops leuckarti* Claus. (численность *Thermocyclops oithonoides* G. Sars. и *Th. crassus* (Fisch.) несколько ниже), значительную биомассу образует *Leptodora* (рис. 9.3). Для Волжского плеса обычен *Cyclops vicinus* Uljan.; популяция *C. kolensis* малочисленна, даже ранней весной в период интенсивного размножения этого вида.

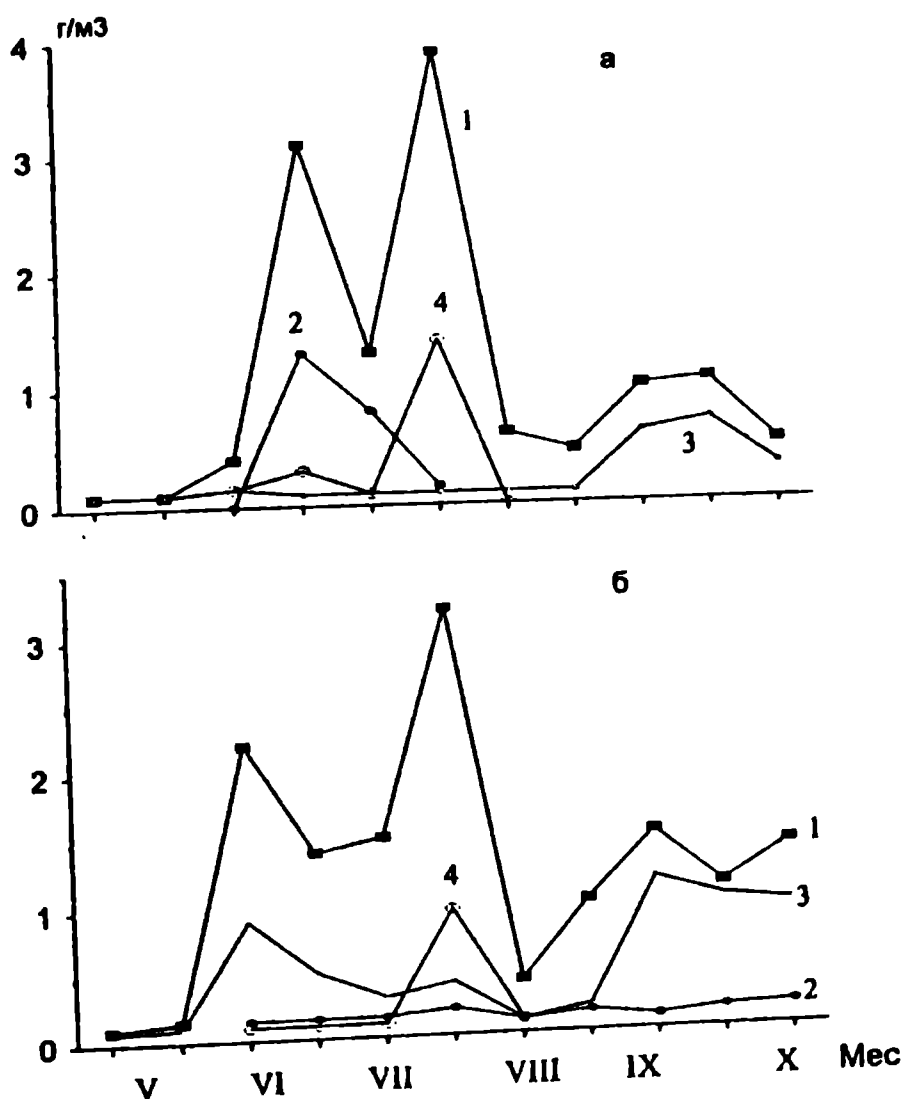


Рис. 9.3. Сезонная динамика общей биомассы зоопланктона и биомассы доминирующих видов в Волжском (а) и Главном (б) плесах Рыбинского водохранилища в 1990 г.: 1 - общая биомасса, 2 - *Daphnia cucullata*, 3 - *Bosmina longispina*, 4 - *Leptodora kindtii*

В Главном плесе во всей центральной водной массе сезонная динамика зоопланктона в меньшей степени меняется год от года. Она характеризуется двумя максимумами и летней депрессией. Ранне-весенний пик формируется несколькими видами коловраток, летний - за счет размножения *Conochilus hippocrepis*. Присутствие *Conochilus* в планктоне отмечается на протяжении 4 месяцев, а период его интенсивного развития длится около 3 недель (см. рис. 9.2). Количественное развитие босмин в основном определяется обилием одного вида *Bosmina longispina*; *B. coregoni* Baird немногочисленна, а *B. longirostris* здесь отсутствует. Среди дафний доминируют *Daphnia longispina* и *D. cristata*, численность *D. cucullata* ниже и особенно невелика в годы с высоким уровнем и низкими температурами воды (Ривьер и др., 1982). Крупные хищные ветвистоусые битотреф и лептодора образуют пик биомассы в середине лета в период «цветения» воды синезелеными водорослями. Весной регистрируются наиболее плотные скопления размножающихся копепод *Cyclops kolensis* - ценного кормового объекта рыб. В первой половине мая это почти чистая культура вида, особенно в центральных наименее прогретых районах водохранилища. Суммарная биомасса циклопа в Главном плесе составляет около 4.5 тыс. тонн (Ривьер, 1986). Летом основу численности копепод образуют *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Максимальная численность этих видов наблюдается в середине лета, а биомасса - в конце лета - начале осени, когда подрастает основная молодежь популяций. Летом обычно отмечается также два пика развития *Mesocyclops leuckarti*. Осенний максимум зоопланктона образуется в основном в результате размножения клadoцеры *Bosmina longispina* и коловратки *Keratella quadrata*.

Подробные исследования сезонной динамики доминирующих видов зоопланктона проводились в 1971-1978 гг. на 6 стандартных станциях Волжского и Главного плесов (Ривьер и др., 1982). Эти 8 лет значительно различались по гидрометеорологическим условиям. Первые четыре года относились к маловодному периоду и были относительно жаркими с температурами воды выше средних многолетних. Остальные годы были многоводными, холодными, отличались усиленной ветровой деятельностью и более низкой прозрачностью воды. В жаркие годы при слабом волновом перемешивании в водохранилище доминировали коловратки *Conochilus hippocrepis* и *Keratella quadrata*, а также ракообразные *Bosmina coregoni* и *Chydorus sphaericus* и *Mesocyclops leuckarti*. Численность *Conochilus hippocrepis* колебалась в маловодные годы от 30 до 150.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в многоводные от 15.2 до 5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, сезонная динамика численности вида в эти периоды различалась очень существенно (рис. 9.4). Иная картина наблюдается для динамики *Bosmina longispina* и двух видов рода *Eudiaptomus*, которые успешно размножались и достигали наибольших показателей в многоводные годы при высоком уровне, низкой за счет обилия детритных частиц прозрачности и пониженной температуре (рис. 9.4).

Длительные ряды наблюдений за состоянием зоопланктона Рыбинского водохранилища, охватывающие период с 1956 по 1996 г., позволи-

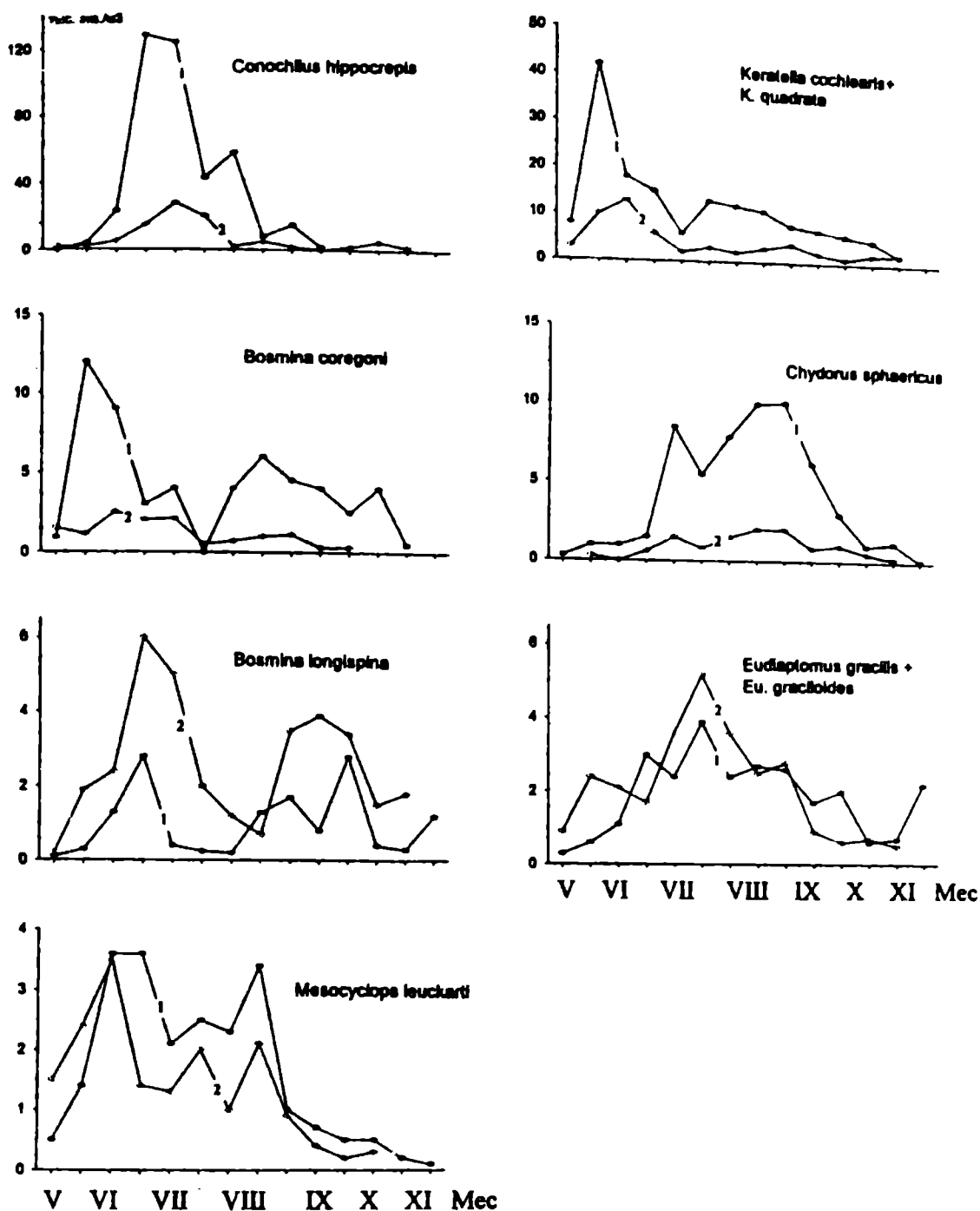


Рис. 9.4. Среднеголетняя сезонная динамика численности массовых видов зоопланктона Рыбинского водохранилища в маловодные 1971-1974 (1) и многоводные 1975-1978 (2) годы

ли выявить изменения в структуре сообщества. На фоне повышения общей биомассы значительно уменьшилось обилие олиго-сапроба коловратки *Kellicottia*, и возросла роль нескольких видов *Brachiomus*, относящихся к  $\alpha$ - и  $\beta$ -мезо-сапробам. В последние годы очаг их расселения переместился из Волжского плеса в Шекснинский, где встречаются 3-4 вида из этого рода, а также широко распространены формы, специфические для эвтрофных вод – *Asplanchna siboldi* (Leydig) и *Keratella tropica* (Apstein) (Ривьер, 1990) (рис. 9.5).

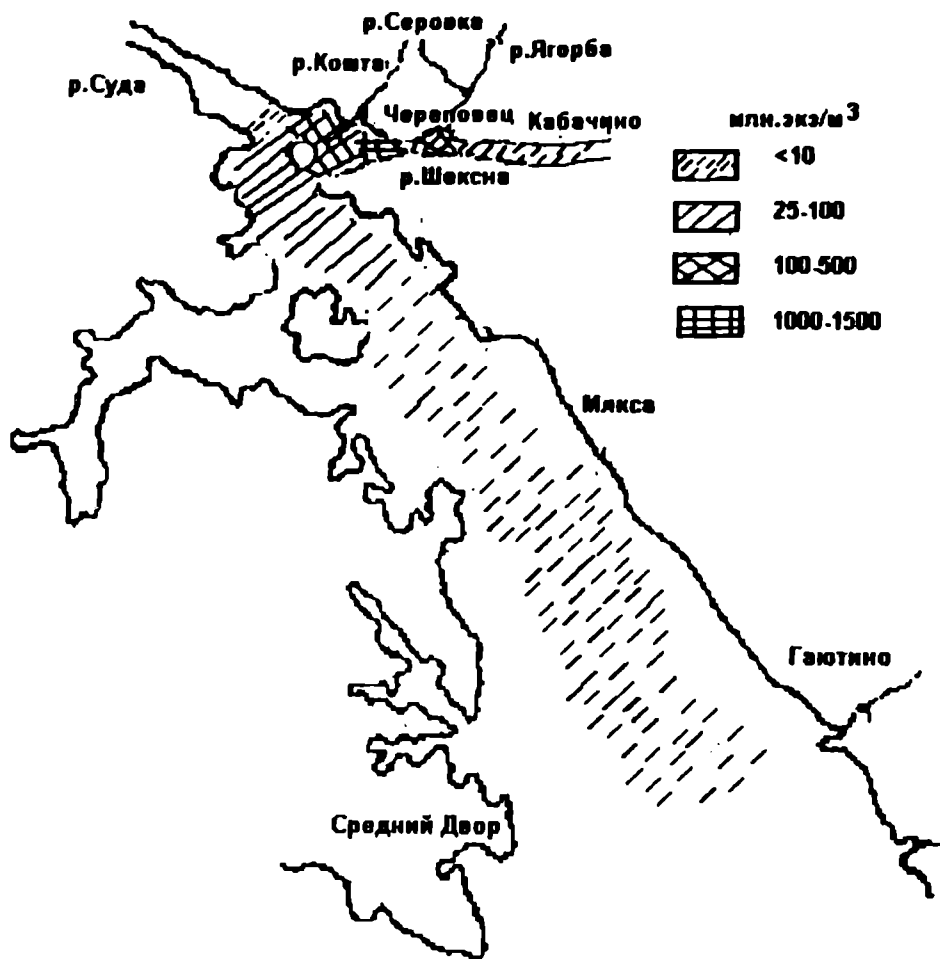


Рис. 9.5. Распределение численности коловраток ( $\alpha$ -сапробов и полисапробов) в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в июле 1989 г.

В Главном плесе стала многочисленной *Bosmina longispina*, которая в настоящее время формирует основу биомассы (рис. 9.6).

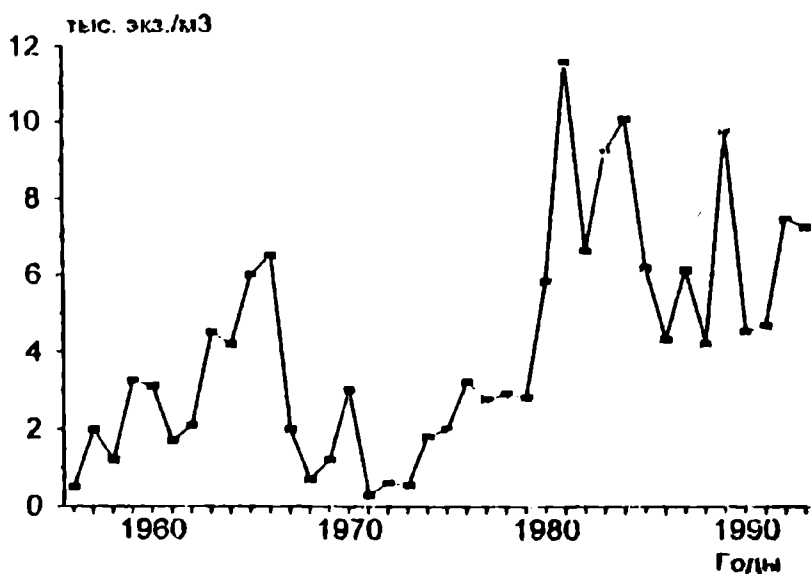


Рис. 9.6. Многолетняя динамика численности *Bosmina longispina* в Рыбинском водохранилище

Выявление определенных закономерностей изменения количественных показателей зоопланктона в связи с факторами среды и наличие тенденции общего подъема биомассы позволяет предвидеть некоторые черты развития сообщества в ближайшем будущем. В результате доминирования в жаркие периоды мелких форм (коловраток) снижается средний размер организмов, а возрастание роли ракообразных, напротив, повышает размер и вес «среднего» зоопланктера. Все это сказывается на величине общей биомассы, которая наряду с тенденцией к возрастанию испытывает колебания различной периодичности. Однако с 80-х годов структура сообщества зоопланктона основной водной массы Рыбинского водохранилища относительно стабильна, и трофический статус центральной части водохранилища определяется как мезотрофный или слабо эвтрофный (Лазарева, 1987).

Высокое обилие зоопланктона, включая ракообразных, возрастание суммарной биомассы создает хорошую обеспеченность пищей планктоноядных рыб, что может быть условием роста их численности.

Зоопланктон Горьковского водохранилища сформировался под влиянием Рыбинского водохранилища. В настоящее время на речном участке развивается несколько трансформированное сообщество водоема-донора. Оно обедняется в результате частичной гибели лимнических форм при прохождении через плотину, высоких скоростей течения ниже нее, но затем пополняется прибрежными формами, которые приносятся малыми реками. Зоопланктон озерной части, сложившийся уже в первые 3-4 года существования водохранилища (Луферова, 1964), по видовому составу сходен с сообществом Главного плеса Рыбинского водохранилища.

Весной в волжской водной массе, поступающей через шлюзы из Рыбинского водохранилища, развивается обильное и разнообразное сообщество. В мае 1992 г. в составе зоопланктона насчитывалось 17 видов, шесть из которых относятся к летним формам (табл. 9.4). Воды Главного плеса Рыбинского водохранилища, поступающие через агрегаты ГЭС, несут в основном зимние виды - *Cyclops kolensis*, *Conochiloides natans* (Seligo), *Keratella quadrata*.

На участке от Рыбинска до Ярославля общая численность зоопланктона уменьшается в 5 раз, число видов сокращается до 6-8, индекс видового разнообразия не превышает 2.1 (см. табл. 9.4). Здесь отмечается гибель планктонных форм, связанная отчасти с высокой проточностью. Так, уже на первых километрах после плотины погибает крупная весенне-летняя лимническая коловратка *Conochilus*, которая в мае в массе появляется в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и заселяет весь этот водоем. Гибель гидробионтов вызвана также поступлением городских

сточных вод, и в составе сообщества остаются наиболее устойчивые к загрязнению циклопы.

Таблица 9.4

**Характеристика зоопланктона речной части Горьковского водохранилища в мае 1992 г.**

Участок	Число видов	Ч	Б	Индекс сапробности	Индекс видового разнообразия
У п. Переборы*	17	34.2	0.20	2.27 ( $\alpha$ - $\beta$ )	2.80
Русло Шексны ниже Рыбинской ГЭС	17	20.6	0.19	1.83 ( $\beta$ )	2.82
Устье р. Шексны	18	24.3	0.20	1.95 ( $\beta$ )	2.57
Городской водозабор г. Рыбинска	11	18.7	0.18	1.46 ( $\alpha$ - $\beta$ )	1.80
Против устья р. Черемухи	13	16.0	0.18	1.60 ( $\beta$ )	1.97
Ниже г.Рыбинска, выход сточных вод	8	5.7	0.11	2.02 ( $\alpha$ - $\beta$ )	2.10
Выше г. Тутаева	9	8.5	0.10	1.68 ( $\beta$ )	2.08
Ниже г. Тутаева	6	6.3	0.06	1.49 ( $\alpha$ - $\beta$ )	1.25
Выше г. Ярославля	8	4.8	0.05	1.66 ( $\beta$ )	2.03
Ниже устья р. Которосли	12	5.2	0.04	1.75 ( $\alpha$ - $\beta$ )	2.15
У п. Красный Профинтерн	16	40.8	0.15	1.81 ( $\beta$ )	3.44
Выше г. Костромы,	17	16.2	0.09	1.65 ( $\beta$ )	2.57
Ниже г. Костромы	11	14.5	0.04	1.59 ( $\beta$ )	1.48
У д. Чернопенье	16	14.3	0.07	1.66 ( $\beta$ )	2.74
У г. Волгореченска	10	4.0	0.03	1.73 ( $\beta$ )	1.24

*Примечание.* \* - Волжский плес Рыбинского водохранилища; « $\alpha$ - $\beta$ » - олиго- $\beta$ -мезосапробная, « $\beta$ » -  $\beta$ -мезосапробная, « $\alpha$ - $\beta$ » -  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробная зоны.

В Горьковском водохранилище, которое расположено южнее Рыбинского и более интенсивно прогревается в результате проточности и близости берегов, наиболее разнообразен весенний зоопланктон при-



брежной зоны. В число доминантов в прибрежье повсюду входят колесовратки-брахионусы, показатели  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробных условий, которые в Рыбинском водохранилище достигают значительной численности только в Волжском плесе. Среди ветвистоусых преобладает *Bosmina longirostris* - вид, переносящий среду с признаками эвтрофирования и загрязнения. Олигосапробные представители этого рода (*B. coregoni* и *B. longispina*) в речной части Горьковского водохранилища находятся в угнетенном состоянии и встречаются лишь отдельными экземплярами. В настоящее время роль этих босмин, видимо, снижается, поскольку в 60-70-х годах *B. coregoni* относилась к доминантам и составляла соответственно 4-10 % и 5-11 % общей численности и биомассы (Елагина, 1975).

Летом (июль-август) в составе зоопланктона верхнего участка также насчитывается 17-18 видов с общей биомассой около 0.7 г/м<sup>3</sup>. Ниже Рыбинска, как и весной, сообщество становится беднее, но уже в районе Костромы количественные показатели восстанавливаются за счет поступления зоопланктона из Костромского расширения (табл. 9.5).

Таблица 9.5

**Численность и биомасса зоопланктона Рыбинского и речной части Горьковского водохранилищ в июле-августе 1992 г.**

Участок	<i>Rotatoria</i>		<i>Copepoda</i>		<i>Cladocera</i>		Общий зоопланктон	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Рыбинское водохранилище								
Волжский плес, выше шлюза	4.2	0.006	39.8	0.43	4.8	0.23	48.8	0.66
Главный плес, перед плотиной	16.1	0.025	43.1	0.58	2.8	0.15	62.5	0.76
Горьковское водохранилище								
у г. Ярославля	50.0	0.086	24.5	0.07	0.8	0.02	75.3	0.17
у г. Костромы	51.7	0.1	31.0	0.47	0.9	0.07	83.6	0.64
у г. Плеса	15.1	0.02	57.3	0.75	1.8	0.10	74.3	0.86
у г. Кинешмы	15.3	0.05	63.7	0.21	3.1	0.65	82.1	0.91

В группе коловраток число видов летом снижается с 14-16 до 4-5. В массе развивается *Euchlanis lueksiana* Haueg; постоянна, но немногочисленна *Keratella quadrata*, единичными особями представлены *Asplanchna priodonta* Gosse, *Polyarthra euryptera* Wierz., *Collotoca pelagica* (Rousselet) и род *Kellicottia*. В этот же период *E. lueksiana* доминирует и в Рыбинском водохранилище, где кроме него обильны пелагические коловратки рода *Conochilus*, который в речной части Горьковского встречается единичными колониями.

Видовой состав веслоногих ракообразных по сравнению с весной не меняется, среди них преобладает *Mesocyclops leuckarti* и его молодь, а также представители рода *Eudiaptomus*. Как единичные находки в относительно незагрязненном районе Чернопенья и Плеса обнаружена *Heteroscope appendiculata* G. Sars - крупная хищная пелегическая форма, обычно встречающаяся в Главном плесе Рыбинского водохранилища. Этот вид плохо переносит повышенную проточность и наличие загрязнений.

Группа ветвистоусых, как и весной, характеризуется бедностью видового состава. Из общего набора видов, поступающих из Рыбинского водохранилища, на участке от Ярославля до Костромы, выпадают *Daphnia cristata*, *Bosmina coregoni* и *B. crassicornis* P. Muller, и только *D. galeata* характеризуется 100 %-ной встречаемостью в пробах. В отличие от Горьковского, в Рыбинском водохранилище в этот период присутствовали четыре постоянно встречающихся вида (табл. 9.6). Следует отметить низкую встречаемость в Горьковском водохранилище бывшего доминанта планктона *D. cucullata* (Елагина, 1977), что свидетельствует об изменениях экологической ситуации в водоеме.

Таблица 9.6

**Встречаемость (%) отдельных видов в зоопланктоне Рыбинского и Горьковского водохранилищ в августе 1992 г.**

Виды	Водохранилище	
	Рыбинское	Горьковское
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	25	44
<i>Limnosida frontosa</i> G. Sars	100	56
<i>Daphnia cristata</i>	83	0
<i>D. cucullata</i>	25	33
<i>D. galeata</i> G.Sars	100	100
<i>Bosmina coregoni</i>	34	0
<i>B. longispina</i>	100	34

Виды	Водохранилище	
	Рыбинское	Горьковское
<i>B. crassicornis</i>	8	0
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	33	61
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	9	38
<i>Chydorus sphaericus</i>	100	22

В верхней части водохранилища до Ярославля особенно сильно снижается роль ракообразных и возрастает доля коловраток, что типично для речных условий. Ниже Волгореченска доля коловраток уменьшается, и возрастает количество ракообразных, и уже в районе Кинешмы зоопланктон по структуре приобретает лимнические черты, в его состав включаются ветвистоусые ракообразные (табл. 9.7).

Таблица 9.7

**Численность и биомасса зоопланктона Рыбинского и речной части  
Горьковского водохранилищ в июле-августе 1992 г.**

Участок	<i>Rotatoria</i>		<i>Copepoda</i>		<i>Cladocera</i>		Общая	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<b>Рыбинское водохранилище</b>								
Волжский плес, выше шлюза	4.2	0.006	39.8	0.43	4.8	0.23	48.8	0.66
Главный плес, перед плотиной	16.1	0.025	43.1	0.58	2.8	0.15	62.5	0.76
<b>Горьковское водохранилище</b>								
у г. Ярославля	50.0	0.086	24.5	0.07	0.8	0.02	75.3	0.17
у г. Костромы	51.7	0.10	31.0	0.47	0.9	0.07	83.6	0.64
у г. Плеса	15.1	0.02	57.3	0.75	1.8	0.10	74.3	0.86
у г. Кинешмы	15.3	0.05	63.7	0.21	3.1	0.65	82.1	0.91

Несмотря на то, что численность коловраток в речной части значительно возрастает по сравнению с Рыбинским водохранилищем, основную биомассу на участке от Костромы до Плеса образуют копеподы, а ниже Плеса - ветвистоусые. Это значительно меняет кормовую ценность зоопланктона. Наиболее доступным кормом для подросшей к августу мо-

лоди рыб являются крупные ветвистоусые: дафнии, лимносида, лептодора, битотреф. В речном участке эта часть зоопланктонного сообщества малочисленна, и район вплоть до г. Кинешмы можно характеризовать как малоблагоприятный для нагула планктоноядных рыб.

По сравнению с русловыми участками зоопланктон прибрежной зоны весной богаче не только в видовом отношении, как отмечалось выше, но и количественно (табл. 9.8).

Таблица 9.8

**Численность и биомасса зоопланктона прибрежных и русловых участков речной части Горьковского водохранилища в мае 1992 г.**

Участок	Русло		Прибрежье	
	Ч	Б	Ч	Б
Ниже г. Ярославля	40.9	0.15	73.0	0.19
Выше г. Костромы	16.2	0.10	51.4	0.17
Ниже г. Костромы	14.4	0.04	51.4	0.08
У с. Чернопенье	13.8	0.07	39.6	0.07
Ниже г. Волгореченска	21.3	0.12	18.2	0.05

Средняя численность для прибрежья составляет 42 тыс. экз./м<sup>3</sup>, для русла - 17 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Показатели биомассы различаются в меньшей степени, что связано с более высокой численностью крупных циклопов в глубоководных русловых участках. Наличие плотных скоплений относительно мелких зоопланктеров весной на мелководье, несмотря на их невысокую биомассу создает благоприятные условия для питания молоди рыб. При сильном волнении частичная гибель и вынос прибрежного зоопланктона в открытую часть сразу же ухудшает кормовые условия на мелководье. После волнового перемешивания молодь рыб возвращается в прибрежье быстрее, чем там восстанавливается прежний уровень развития зоопланктона.

Подробное исследование состояния зоопланктона речной части Горьковского водохранилища как одной из характеристик качества воды было проведено летом 1995-1997 гг.<sup>1</sup> Полученные данные еще раз продемонстрировали, что существенная трансформация сообщества Рыбинского водохранилища происходит на самом верхнем участке от шлюзов до устья р. Шексны, который характеризуется сложным гидродинамическим режимом - высокой турбулентностью, а также разнонаправленными течениями. К таким условиям наиболее приспособлены веслоногие ракооб-

<sup>1</sup> Данные за 1997 г. любезно предоставлены А.В. Крыловым.

разные, их вклад в общую биомассу увеличивается с 9.6 до 76.5 %. Обилие ветвистоусых снижается с 90.2 до 23.2 %.

Ухудшение показателей зоопланктонного сообщества связано также с поступлением плохо очищенных вод сточных ниже г. Рыбинска и стока малых рек городской черты (р. Черемуха). Этот участок характеризуется как «загрязненный» и относится к  $\alpha$ -мезосапробной зоне (Крылов и др., 1996; Крылов, 1996), количество видов здесь снижается в 2 раза, а численность и биомасса - более чем на порядок.

В наибольшей степени эвтрофируются прибрежные мелководья, что обусловлено усиленной эксплуатацией и высокой плотностью населения береговой зоны. Вблизи выхода сточных вод зоопланктон приобретает черты деградирующего сообщества. В районе стоков кабельного завода у г. Рыбинска подавляется развитие ветвистоусых ракообразных, чувствительных к токсическим веществам. В 5-10 км ниже городов иногда проявляется эффект стимуляции специфических форм коловраток, характерных для загрязненных органическими веществами и эвтрофирующихся вод. Состояние сообщества несколько улучшалось в многоводные годы (например, 1997 г.), а также в летний период (в июле-августе), при отсутствии дождевых паводков. На участке от Ярославля до Кинешмы весной 1992 г. индексы сапробности соответствовали  $\beta$ -сапробной зоне, но в прибрежье были постоянно выше, чем на русле. Летом в период устойчивой погоды индексы сапробности снижались до величин, характерных для олиго- и  $\beta$ -мезосапробной зоны, и несколько возрастали лишь в районе г. Волгореченска под влиянием поступления подогретых вод Костромской ГРЭС и сточных вод города (рис. 9.7).

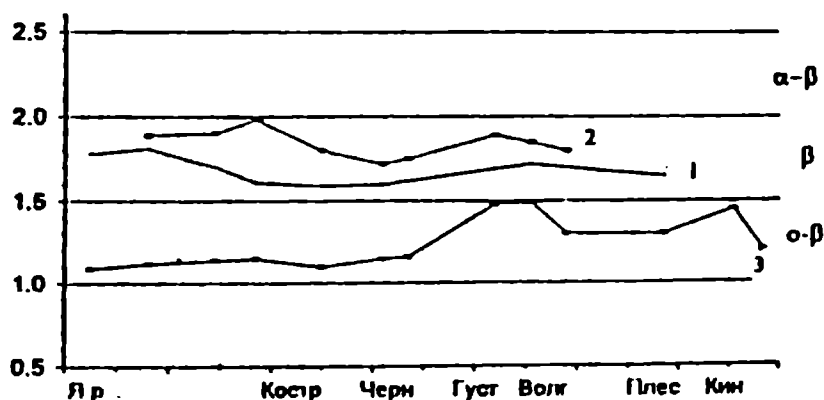


Рис. 9.7. Изменение индексов сапробности в речной части Горьковского водохранилища в 1992 г. : 1 - в мае на русле, 2 - в мае в прибрежье, 3 - в августе на русле. По оси ординат - индекс сапробности. o- $\beta$ ,  $\beta$  и  $\alpha$ - $\beta$  соответственно олиго-,  $\beta$  и  $\alpha$ - $\beta$  мезосапробная зоны. Станции наблюдения: Яр - Ярославль, Костр - Кострома, Черн - Чернопенье, Густ - Густомесово, Волг - Волгореченск, Кин - Кинешма

В целом можно отметить, что видовой состав зоопланктона речного участка Горьковского водохранилища относительно беден по сравнению с его озерной частью и Рыбинским водохранилищем. В условиях повышенной проточности отмирают крупные лимнические формы коловраток и ракообразных. В наибольшей степени снижается разнообразие ветвистоусых, что свидетельствует о токсических свойствах воды, к которым более всего чувствительна именно эта группа. Влияние загрязнений на зоопланктон проявляется наиболее сильно ниже промышленных центров, что отражается в сокращении здесь числа видов и снижении индекса видового разнообразия. Судя по этим показателям, наиболее сильной трансформации подвергается сообщество на участке от Рыбинска до Ярославля. Ниже Костромы состояние зоопланктона несколько улучшается, и в районе Плеса отмечается некоторое возрастание параметров разнообразия. В районе Кинешмы структура сообщества приобретает лимнические черты.

## Глава 10

### ПЛАНКТОННЫЕ ИНFUЗОРИИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА<sup>1</sup>

Свободноживущие инфузории широко распространены во всех типах водоемов и обладают высокой скоростью размножения. Наряду с другими простейшими инфузории играют существенную роль в трофических взаимоотношениях и формируют значительную долю общей продуктивности сообществ. Они являются составной частью кормовой базы многих гидробионтов и вместе с другими микроорганизмами участвуют в формировании потоков энергии при разложении органического вещества. Изучение инфузорий имеет большое значение для фундаментальных биологических исследований, поскольку эти простейшие представляют собой одновременно и клетку и целый организм. Вместе с тем они являются прекрасными индикаторами изменений сапробного состояния среды и экологического состояния водоемов.

Первые сведения о видовом составе и сезонном развитии планктонных инфузорий Рыбинского водохранилища относятся к середине 60-х годов (Мордухай-Болтовская, 1965; Сорокин, 1971). Наиболее подробно эта группа была изучена в 1971-1976 гг. Н.В. Мамаевой (Мамаева, 1979), в работах которой приводятся данные по численности, видовому составу, сезонному распределению и экологии некоторых массовых видов.

С 1988 г. нами проводятся исследования видового состава, численности, биомассы и распределения планктонных инфузорий на всей акватории Рыбинского водохранилища, включая шесть стандартных станций Волжского и Главного плесов. В 1997-1998 гг. выполнены сезонные наблюдения на шести мелководных станциях в прибрежье Волжского плеса у пос. Борок.

Инфузории просчитывались в живом состоянии без предварительного концентрирования в камере Богорова под микроскопом МБС-10, а мелкие формы под микроскопом Ergaval (Германия). Идентификацию видов проводили по определителям (Kahl, 1930-1935; Мамаева, 1979; Алекперов, 1984). Использовали индивидуальные веса цилиат, указанные авторами (Мамаева, 1979; Чорик, 1980), удельный вес принимали равным 1.

В настоящее время среди водохранилищ волжского каскада наиболее полно изучена фауна свободноживущих инфузорий Рыбинского водохранилища, насчитывающая 151 вид, и Куйбышевского (154 вида) (Жуков и др, 1998). В дополнение к данным 1972-1976 гг. по составу фауны

---

<sup>1</sup> Глава написана З.М. Мыльниковой

планктонных и перифитонных инфузорий Рыбинского водохранилища (Мамаева, 1979) нами описано 35 новых видов.

По данным многолетних наблюдений наибольшие количественные показатели развития инфузорий в Рыбинском водохранилище отмечены в Волжском плесе, наименьшие - в Главном. Средние для каждого плеса значения численности и биомассы инфузорий для мелководных станций варьировали от 1 до 2.3 млн. экз./м<sup>3</sup> и от 70 до 154 мг/м<sup>3</sup>, а для глубоководных - от 0.8 до 1.2 млн. экз./м<sup>3</sup> и от 60 до 90 мг/м<sup>3</sup> (табл. 10.1).

Таблица 10.1

**Средние показатели обилия планктонных инфузорий в плесах  
Рыбинского водохранилища в 1989 г.**

Плеса	Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	Биомасса, мг/м <sup>3</sup>
Волжский	$\frac{1050}{2250}$	$\frac{92}{154}$
Главный	$\frac{893}{1170}$	$\frac{60}{70}$
Моложский	$\frac{800}{1580}$	$\frac{79}{100}$
Шекснинский	$\frac{1200}{1430}$	$\frac{80}{88}$

*Примечание.* Над чертой - глубоководная зона, под чертой - мелководная.

Доля инфузорий в общей биомассе планктонного сообщества в различных районах Рыбинского водохранилища изменялась от 0.1 до 9.4 %, а в биомассе многоклеточного зоопланктона от 0.3 до 30.7 %. На некоторых станциях количество инфузорий было сопоставимо с количеством коловраточно-рачкового планктона и иногда превышало его. При сравнении с биомассой фито- и бактериопланктона, являющихся основными источниками пищи для инфузорий, биомасса последних составляла в среднем для водоема соответственно 2 и 9 %.

Инфузории служат хорошими показателями сапробного состояния водоема. Анализ видового состава и численности индикаторных видов показал, что средний индекс сапробности на разных участках водохранилища в 1989 г. колебался от 1.4 до 2.9. Наиболее высокие значения этого индекса отмечались у Шумаровского острова и в Югском заливе (Волжский плес), у населенных пунктов Захарино и Гаютино, в устьях рек Чеснава и Согожа (Главный плес), в Мшичинском заливе и в устье р. Себлы (Моложский плес), у г. Череповца и в устье р. Мяксы (Шекснинский плес). Сравнение результатов, полученных в 1971, 1989 и 1995 годах, не



выявило заметного повышения биологической сапробности открытой части водохранилища за 20-летний период:

Год	Весна	Лето	Осень	Средняя
1971	1.48	1.40	1.80	1.56
1989	1.60	1.64	1.61	1.61
1995	1.59	1.45	1.57	1.54

Соотношение инфузорий - индикаторов сапробности показывает, что по степени органического загрязнения Рыбинское водохранилище соответствует  $\beta$ -мезосапробному классу.

В планктоне побережья Рыбинского водохранилища в мае-октябре 1997-1998 гг. было отмечено 44 вида и вариететов инфузорий (табл. 10.2), относящиеся к трем классам (*Kinetofragminophora* - 18 видов, *Oligohymenophora* - 11, *Polyhymenophora* - 15).

Таблица 10.2

**Видовой состав и встречаемость инфузорий в побережье Рыбинского водохранилища в 1997 - 1998 гг.**

Виды	Весна	Лето	Осень
Класс 1. <i>Kinetofragminophora</i> de Puy. et al.	-	-	-
<i>Amphileptus claparedi</i> Stein	-	+	-
<i>A. tracheloides</i> Zach.	+	-	+
<i>Askenasia volvox</i> Clap. et L.	+	+	+
<i>Bursellopsis spumosa</i> (Schmidt)	+	-	-
<i>Coleps hirtus</i> Nitzsch	+	+	-
<i>Cyclotrichium viride</i> Gajew.	+	-	-
<i>Didinium nasutum</i> O.F.M.	+	-	+
<i>Dileptus anser</i> O.F.M.	+	-	-
<i>Holophrya</i> sp.	-	+	-
<i>Mesodinium pulex</i> Clap. et L.	+	+	+
<i>Monodinium balbianii</i> Fab. - Dom.	+	+	+
<i>M. balbianii</i> f. <i>rostratum</i> Kahl	-	+	-
<i>Nassula aurea</i> Ehrb.	-	+	-
<i>Paradileptus elephantinus</i> Svec.	+	-	-

Виды	Весна	Лето	Осень
<i>P. conicus</i> Wenrich	-	+	-
<i>Phascolodon vorticella</i> Stein	+	+	+
<i>Teuthophrys trisulcata</i> Corliss	+	-	-
<i>Urotricha pelagica</i> Kahl	+	-	-
Класс 2. <i>Oligohymenophora</i> de Puy. et al.	-	-	-
<i>Carchesium pectinatum</i> Zach.	+	-	+
<i>Epistylis rotans</i> Svec.	-	+	-
<i>Frontonia leucas</i> Ehrb.	+	-	-
<i>Lembadion lucens</i> Maskell	-	+	-
<i>Marituja pelagica</i> Gajew.	+	-	-
<i>Ophryoglena flava</i> Ehrb.	+	-	-
<i>Paramecium caudatum</i> Ehrb.	+	-	-
<i>Pleuronema coronatum</i> Kent	+	+	-
<i>Stokesia vernalis</i> (Wang) Wenzich	+	+	+
<i>Vorticella natans</i> Faure - Fr.	+	-	-
<i>Vorticella</i> sp.	-	+	-
Класс 3. <i>Polyhymenophora</i> Jank.	-	-	-
<i>Bursaridium pseudobursaria</i> Faure-Fr.	+	-	-
<i>Codonella cratera</i> Leidy	-	+	+
<i>Condylostoma vorticella</i> Ehrb.	+	-	-
<i>Stentor coeruleus</i> Ehrb.	-	-	+
<i>S. polymorphus</i> (Müller) Stein	-	+	-
<i>S. roeseli</i> Ehrb.	-	+	-
<i>Strobilidium velox</i> Faure - Fr.	+	+	+
<i>Strobilidium</i> sp.	+	+	+
<i>Strombidium viride</i> Stein	+	+	+
<i>S. viride</i> f. <i>pelagica</i> Kahl	-	+	+
<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein	+	+	+
<i>T. fluviatile</i> f. <i>cylindrica</i> Gajew.	-	+	-
<i>T. fluviatile</i> f. <i>minima</i>	-	+	-
<i>T. pusillum</i> Entz.	-	+	-
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kaf. - Cam.	-	+	+

Примечание. Прочерк - отсутствие вида.

Инфузории встречаются в планктоне водохранилища в течение всего года, но степень их развития и видовой состав значительно различаются по сезонам. Весной и летом нами обнаружено 27 видов цилиат, осенью - 16. В мае при прогреве воды до 10 °С развивались весенние формы *Paradileptus elephantinus*, *Marituja pelagica*, *Stokesia vernalis*, *Cyclotrichium viride*, *Teuthophrys trisulcata* и *Carchesium pectinatum*. Их численность и биомасса не превышали 160 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.5 г/м<sup>3</sup> соответственно, и только последний вид достигал высокого обилия - 2.5 млн. экз./м<sup>3</sup>. Максимальные значения общей численности и биомассы инфузорий в мае 1997 г. составляли 2.7 млн. экз./м<sup>3</sup> и 0.64 г/м<sup>3</sup>, в 1998 г. - 1.38 млн. экз./м<sup>3</sup> и 0.98 г/м<sup>3</sup> соответственно. В настоящее время наблюдается резкое снижение численности ранее массовых весенних видов *Phascolodon vorticella*, *Bursellopsis spumosa*, *Bursaridium pseudobursaria* и *Urotricha pelagica*. Если в 1974 г. их обилие достигало 2-80 млн. экз./м<sup>3</sup> (Мамаева, 1979), то в 1998 г. - только 0.02-0.2 млн. экз./м<sup>3</sup>.

Летом при температуре воды 17-22 °С весенние формы выпадали из состава инфузорного планктона, и появились летние виды *Epistylis rotans*, *Paradileptus conicus*, *Codonella cratera*. К этому времени происходят изменения в составе водорослей, кроме этого в значительном количестве появляются хищники метазойного зоопланктона, которые способны потреблять большое количество инфузорий. В июне 1997 г. преобладал один из самых массовых для водохранилища видов *Strombidium viride*, численность которого достигала 4 млн. экз./м<sup>3</sup>. На мелководных участках он занимает первое место по частоте встречаемости, питается мелкими диатомовыми и зелеными водорослями, а также бактериями. В июле в большом количестве появлялись *Epistylis rotans*, *Tintinnidium fluviatile* и *Codonella cratera*, которые доминировали и в августе. За счет их массового развития численность инфузорий достигала 8.6 млн. экз./м<sup>3</sup>, биомасса - 0.57 г/м<sup>3</sup> (табл. 10.3). Интенсивность развития остальных видов была невелика и составляла 0.03-0.40 млн. экз./м<sup>3</sup>.

Летом 1998 г. средние показатели численности и биомассы планктонных инфузорий были ниже, чем в предыдущем году. По численности также преобладала *Epistylis rotans* - пелагическая форма, которая питается бактериями и детритом. За счет этого вида в первой половине июля плотность цилиат достигала 1.5 млн. экз./м<sup>3</sup>.

Осенью происходило снижение численности и видового разнообразия инфузорий. При этом наряду с преобладающими в этот период эвритермными, встречались также весенние виды *Phascolodon vorticella* и *Amphileptus tracheloides*. Считавшаяся ранее весенней формой *Stokesia vernalis* в 1997-1998 гг. в небольшом количестве встречалась в прибрежье в течение всего вегетационного периода. В октябре биомасса цилиат уве-

личивалась за счет появления крупных видов *Amphileptus tracheloides* и *Stentor coeruleus*, хотя численность их была небольшой и не превышала 20 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Таблица 10.3

Сезонные изменения численности (Ч, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (Б, мг/м<sup>3</sup>) планктонных инфузорий в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в разные годы

Месяц	1971		1997		1998	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Май	$\frac{5592}{3935}$	$\frac{864}{587}$	$\frac{2700}{-}$	$\frac{640}{-}$	$\frac{1243}{-}$	$\frac{690}{-}$
Июнь	$\frac{1854}{1872}$	$\frac{401}{221}$	$\frac{1542}{700}$	$\frac{53}{36}$	$\frac{627}{-}$	$\frac{49}{-}$
Июль	$\frac{478}{2613}$	$\frac{88}{127}$	$\frac{3583}{1000}$	$\frac{214}{90}$	$\frac{660}{-}$	$\frac{78}{-}$
Август	$\frac{325}{692}$	$\frac{81}{67}$	$\frac{1383}{3300}$	$\frac{169}{739}$	$\frac{415}{-}$	$\frac{20}{-}$
Сентябрь	$\frac{170}{312}$	$\frac{0.0}{21}$	$\frac{433}{75}$	$\frac{91}{3}$	$\frac{323}{-}$	$\frac{34}{-}$
Октябрь	$\frac{29}{90}$	$\frac{0.0}{24}$	$\frac{167}{100}$	$\frac{133}{30}$	$\frac{620}{-}$	$\frac{217}{-}$
Средняя	$\frac{1408}{1586}$	$\frac{358}{173}$	$\frac{1609}{1035}$	$\frac{217}{180}$	$\frac{648}{-}$	$\frac{183}{-}$

*Примечание.* Над чертой - в прибрежье, под чертой - в открытой части; прочерк - отсутствие данных.

На глубоководной станции Коприно, расположенной в южной части Волжского плеса, в июне 1997 г. было зарегистрировано 5 видов инфузорий, плотность которых не превышала 0.7 млн. экз./м<sup>3</sup>. Максимальное развитие цилиат наблюдалось в августе. В июле-августе число обнаруженных видов увеличивалось до 13, их численность составила 1-3 млн. экз./м<sup>3</sup>. В летний период наиболее массовыми были *Tintinnopsis cylindrata*, *Monodinium balbiani*, *Tintinnidium fluviatile*. Численность *Strombidium viride* здесь была значительно ниже, а *Epistylis rotans*, достигавший на мелководных станциях высокой плотности, отсутствовал. Интересно отметить, что этот вид относят к пелагическим, встречающимся в основном на значительных глубинах и крайне редко на мелководьях (Мамаева, 1979).

Сезонная динамика развития планктонных инфузорий на мелководье в 1971, 1989 и 1998 гг. характеризовалась одним весенним пиком максимального развития, а в 1997 г. двумя - весенним и летним. Это про-

исходит в результате постоянно изменяющейся гидрологической обстановки. Основной состав ядра популяций планктонных инфузорий выявляется уже в начале вегетационного периода и при наличии оптимальных условий для своего развития (обилие пищи, температура, химический состав воды) сразу дает вспышку численности (Жарков, 1999). В вегетационные периоды разных лет происходит смещение максимумов развития отдельных видов. Одни и те же виды (например, *Tintinnidium fluviale*, *Strombidium viride*, *Stokesia vernalis*) могут развиваться как в течение всего вегетационного периода, так и давать вспышки численности в разные сезоны года. В начале 70-х годов (Мамаева, 1979) и в 1989 г. максимальная численность этих видов отмечалась весной, а в 1997 г. летом. Средние значения численности и биомассы планктонных инфузорий прибрежной и открытой частей Рыбинского водохранилища в 1997 г. сопоставимы с данными 1971 г. (см. табл. 10.3) несмотря на резкое снижение численности ранее массовых весенних видов.

Таким образом, инфузории формируют существенную часть биомассы всех планктонных организмов Рыбинского водохранилища, что свидетельствует о значительной роли этой группы гидробионтов в функционировании пелагических и литоральных сообществ, а также стабилизации гидробиологического режима водоема.

### ЗООПЕРИФИТОН<sup>1</sup>

С момента образования Рыбинского и Горьковского водохранилищ и до настоящего времени идет непрерывный процесс трансформации структуры сообществ различных биотопических группировок гидробионтов, в том числе и зооперифитона - беспозвоночных, связанных с твердыми субстратами водной толщи. Формирование сообществ перифитона в водохранилищах, несмотря на специфичность каждого водоема, имеет много общих черт, порождаемых динамикой водных масс, акклиматизационными мероприятиями, проникновением каспийских элементов фауны, антропогенным воздействием.

Исследования зооперифитона (мейо- и макрофауны) Рыбинского водохранилища проводились нами в 1977-1982 гг. в Волжском плесе, в 1985-1990 гг. в Шекснинском, в 1990-1997 гг. по всему водоему. На Горьковском водохранилище материалы собраны в 1973-1975 гг., 1986-1987 гг. (район Костромской ГРЭС) и в 1992-1997 гг. на речном участке от плотины Рыбинской ГЭС до п. Красный Профинтерн (в 1997 г. - до г. Юрьевца). Сборы качественных и количественных проб зооперифитона проводились как с естественных субстратов - затопленной древесины, камней, различных сооружений, так и с помощью специальных установок, в которых закреплялись деревянные пластины, брусья, предметные стекла. Методика исследований подробно изложена в ряде работ (Скальская, 1976а, 1982, 1985; Skalskaya, 1993).

Стартовые условия для формирования сообществ обрастателей в волжских водохранилищах были различными. После образования Рыбинского водохранилища оказались затопленными огромные массивы лесов, которые быстро стали заселяться беспозвоночными, приносимыми с биостоком рек Волги, Шексны, Суды, Мологи, Согожи, Ухры и многочисленных мелких притоков. В начале 50-х годов основными обрастателями затопленных лесов были личинки хирономид (Мордухай-Болтовской, 1955; Соколова, 1959). На участках, защищенных от ветрового волнения, встречались губки из рода *Ephydatia* и мшанки, преимущественно *Cristatella mucedo* Cuvier. Биомасса беспозвоночных в среднем была равна 25.0 г/м<sup>2</sup> при максимальном значении 70.0 г/м<sup>2</sup>, а численность 20-30 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Соколова, 1959). Среди личинок хирономид, составлявших 99 % численности и 98 % биомассы, преобладали представители рода *Glyptotendipes*. Их вклад в общую биомассу оказался настолько велик, что

---

<sup>1</sup> Глава написана И.А. Скальской

все сообщество было названо биоценозом «глиптотендипес». На открытой акватории водохранилища в сильно промываемых сухостоях обрастание состояло в основном из личинок хирономид, численность которых была втрое ниже, чем на защищенных участках, и пиявок (Мордухай-Болтовской, 1955). В настоящее время личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus* Mg. входят в число доминантов главным образом на биотопах юго-западного побережья (Скальская, 1993). На основной акватории водохранилища доминируют личинки *Cricotopus intersectus* (Staeg.) - вида, распространенного в эвтрофных озерах (Hirvenoja, 1973).

В середине 50-х годов в обрастаниях затопленных лесов появилась дрейссена, которая до зарегулирования Волги была распространена отдельными поселениями. Поскольку скорость течения более 1 м/сек неблагоприятна для моллюсков (Михеев, 1962), снижение проточности создало оптимальные условия для ее развития в водохранилищах. В 1959 г. дрейссена образовала огромные скопления с численностью до 90 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомассой 3.8 кг/м<sup>2</sup> в районе Центрального Мыса (Луферов, 1963), а к 1968 г. заселила доступные естественные и антропогенные субстраты во всех плесах водохранилища, заняв доминирующее положение. Таким путем биоценоз «глиптотендипес» был замещен дрейссенным, процветавшим до середины 80-х годов. Период апогея в воспроизводстве численности моллюска пришелся на 1981 г., который характеризовался благоприятным сочетанием гидроклиматических факторов - высоким уровнем водохранилища зимой и жаркой погодой летом. Численность велигеров в планктоне на локальных участках достигала максимальной известной для волжского каскада величины 3.5 млн. экз./м<sup>3</sup> (Волков, Латыш 1982), в течение лета были отмечены не типичные для водохранилища три пика оседания молоди моллюсков на твердые субстраты (Скальская, 1985). Процветание дрейссенного биоценоза сопровождалось усилением роли губок рода *Spongilla* и мшанок, развивающихся особенно обильно в перифитоне малых рек.

В составе зооперифитона водохранилища по данным 1959 г. (Луферов, 1963) отмечалось 2 вида мшанок - *Cristatella mucedo* и *Plumatella emarginata* Allm. В 1981 г. нами было найдено 8 видов, среди которых вместе с *C. mucedo* наиболее часто встречались *P. fungosa* Pall., *P. repens* (L.), а в 1986 г. отмечен еще один вид - *Paludicella articulata* (Ehr.) (Скальская, Мыльникова, 1988), обнаруженный в 1990 г. во всех плесах. К концу 90-х годов представители этой группы освоили разнообразные биотопы, в том числе и глубоководные участки водохранилища. Увеличение обилия мшанок, а на отдельных биотопах и губок, свидетельствует о наличии благоприятных условий для их развития и, прежде всего, - высокой обеспеченности пищей.

Из ракообразных в обрастаниях мертвых лесов Рыбинского водохранилища в 50-х годах отмечался водяной ослик *Asellus aquaticus* L. Позже появились сведения о его исчезновении из состава фауны (Рыбинское водохранилище, 1972). В 90-х годах этот рачок был вновь найден в перифитоне сбросного плеса и в большом количестве обнаружен в р. Латке. Найденная Ф.Д. Мордухай-Болтовским (Мордухай-Болтовской, 1955) гаммариды *Rivulogammarus lacustris* G. Sars в наших сборах отсутствовала. В середине 80-х годов из Горьковского водохранилища проник байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* Stebbing., где он был акклиматизирован в 1962-1965 гг. К 1991 г. рачок заселил все плесы Рыбинского водохранилища и продолжает расселяться вверх по руслу Волги и Шексны. В 1990 г. у Первомайских островов были отмечены максимальные численность и биомасса этого вида (соответственно 6.8 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 19.8 г/м<sup>2</sup> (Скальская, 1994)), сравнимые с его обилием в Братском водохранилище. Однако эти величины ниже, чем в озере Байкал, где бокоплавы весной и летом образуют скопления до 10-20 тыс. экз./м<sup>2</sup> с биомассой 60-100 г/м<sup>2</sup> (Бекман, 1962). Длина рачков в Рыбинском водохранилище составляла 1.3-9.5 мм, в Горьковском они крупнее: самки достигают 13.7 мм, самцы - 16.6 мм (Волков, Потина, 1977). Размножение байкальского бокоплава в Рыбинском водохранилище происходило в течение всего вегетационного сезона, яйценосные самки встречались вплоть до конца сентября (Скальская, 1996).

По сравнению с 50-ми годами в водохранилище значительно уменьшилась роль пиявок и брюхоногих моллюсков. Большая часть видов личинок ручейников, поденок, двукрылых, моллюсков, пиявок и других беспозвоночных обитает в перифитоне малых рек, подобных реке Латке.

В ранних сводках по перифитону Рыбинского водохранилища не были отмечены нематоды, в настоящее время нами зарегистрировано около 20 видов. Их роль незначительна, лишь на локальных участках (в том числе - с сильным антропогенным прессом) нематоды оказывались в числе доминантов или почти единственными представителями фауны обрастаний.

Формирование фауны Горьковского водохранилища проходило под влиянием собственных притоков, а также Рыбинского водохранилища, созданного гораздо раньше. Некоторые различия в ходе этого процесса в двух водоемах могли быть связаны с разным временем их существования.

В первые годы после образования Горьковского водохранилища в обрастаниях затопленных лесов, площади которых были не столь велики, как в Рыбинском, были обнаружены олигохеты, пиявки, брюхоногие мол-



люски, ракообразные, личинки поденок, ручейников, двукрылых, сирфид (Луферов, 1966). Основную часть фауны составляли личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis* Mg., *Cricotopus gr silvestris* F., но ярко выраженного этапа доминирования личинок *Glyptotendipes* здесь не наблюдалось. В августе 1961 г. средняя численность и биомасса беспозвоночных составляла соответственно 1.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 5.8 г/м<sup>2</sup> (Луферов, 1966). По численности доминировали личинки хирономид, а по биомассе почти в равной мере личинки хирономид и моллюски. Особенностью состава фауны обрастаний было обнаружение немногочисленных особей каспийских бокоплавов *Pontogammarus obesus* (Sars) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.). Интродукция байкальского бокоплава в этом водоеме в 60-х годах привела к активному расселению рачков по Верхней Волге, однако дальнейшие сведения об их судьбе в водохранилище отсутствуют. Дрейссена в этот период в обрастаниях еще не обнаруживалась, хотя к 1964 г. в районе будущего строительства Костромской ГРЭС численность ее личинок в планктоне достигала 132 тыс. экз./м<sup>3</sup> (Бугаева, Синянская, 1967), но их основная масса приносилась из вышележащих участков. В дальнейшем роль дрейссены быстро возрастала. К 1976 г. за 7 лет работы трубопроводы ГРЭС обросли крупными моллюсками размером 10-28 мм с численностью до 20.4 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомассой 17.1 кг/м<sup>2</sup>; толщина поселений достигала 5-8 см (Елагина и др., 1978). В 70-х годах на искусственных субстратах в районе Костромской ГРЭС молодь дрейссены доминировала по численности (Скальская, 1976б).

Мшанки, встречающиеся с начала 80-х годов, первоначально были обнаружены в небольших реках Шохте, Шаче, Ячменке. В крупных притоках - реках Желвате, Немде, Унже, Елнати их было меньше, но в значительном количестве развивались губки *Ephydatia mulleri* (Lieb.) и *Spongilla lacustris* L. В середине 80-х годов в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС отмечено массовое развитие мшанок *Plumatella casmiana* Oka., *Fredericella sultana* Blum. и *Paludicella articulata*. В 1997 г. в районе городов Плеса и Кинешмы эта группа стала доминирующей в обрастаниях судоходных буев на русловых станциях.

Характер и масштабы антропогенного воздействия на экосистему Рыбинского и Горьковского водохранилищ обсуждаются в предыдущих разделах книги (см. гл. 2). Нами установлено, что структура сообществ зооперифитона в большинстве случаев соответствует естественным или антропогенно нарушенным условиям среды, в определенной степени отражая экологическую ситуацию в водоеме.

До аварии на Череповецком металлургическом комбинате зооценозы обрастаний коренным образом менялись лишь в реках Коште, Ягорбе

и прилегающих к ним участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, где, вероятно, была локализована зона прямого влияния сточных вод. Здесь отсутствовали многие группы гомотопных животных, свойственные незагрязненным биотопам, в том числе - дрейссена, губки и мшанки. Летний зооперифитон р. Кошты был представлен почти одними личинками хирономид. В конце вегетационного периода в слабо развитом сообществе преобладающей группой обрастателей оказались нематоды *Diplogaster rivalis* (Leyd.), *Tobrilus helveticus* (Hofm.) и *T. gracilis* (Bast.). В зоне загрязнения бытовыми стоками ниже р. Ягорбы отмечалось массовое развитие другой группы червей - олигохет с ярко выраженным преобладанием 1 или 2 видов, численность и биомасса которых могла достигать 90 % от общих показателей (Скальская, Мыльникова, 1988). Таким образом нами были выделены два специфических «техногенных» типа структуры зооперифитона - нематодный и олигохетный.

Аварийные выбросы зимой 1987 г. привели к массовой гибели гидробионтов на большой акватории Шекснинского плеса, и процессы обрастания в летний период были практически полностью блокированы (Скальская, 1990). В зоне поступления бытовых стоков ниже р. Ягорбы, напротив, отмечалось дальнейшее увеличение численности олигохет до 171.7 тыс. экз./м<sup>2</sup> при биомассе 7.6 г/м<sup>2</sup>, чему, вероятно, способствовала еще большая аккумуляция органических веществ. Кроме олигохет в значительном количестве здесь развивались нематоды, в основном *Tobrilus helveticus*, представленные особями с необычайно крупными размерами, что возможно в условиях высокой обеспеченности пищей.

Спустя год после аварии экологическая ситуация в этом районе улучшилась, но отрицательные последствия еще сказывались на развитии беспозвоночных, в том числе дрейссены, живущей не только в перифитоне, но и бентосе. Условия для воспроизводства моллюсков оставались неблагоприятными и через три года. В северной части Шекснинского плеса (ст. Торово) обилие молоди в обрастаниях на древесных субстратах было крайне низким (численность 0.7 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса 0.4 г/м<sup>2</sup>), на придонных биотопах их скопления отсутствовали. В центральной и южной части плеса моллюски в обрастаниях не обнаруживались.

Последствия аварии сказываются на беспозвоночных и до настоящего времени. Судя по составу зооперифитона, в Шекснинском плесе по-прежнему загрязненными остаются малые реки в районе г. Череповца. В 1995 г. в р. Серовке зарегистрирован нематодный тип структуры сообщества, 62 % численности которого составляли нематоды (в основном *Neoactinolaimus dzujbani* Gag.) и 38 % олигохеты (*Dero obtusa* Udek.) (рис. 11.1, б). Сходный биоценоз развивался в р. Ягорбе, но среди олигохет, составляющих 65 % численности, доминировал *Nais barbata* O.F. Müller,

а среди нематод (28.0 %) - *Tobrilus helveticus*. В р. Кошты, где олигохеты отсутствовали, были обнаружены преимущественно гетеротопные беспозвоночные - личинки хирономид, а из гомотопных - только стойкие к химическим воздействиям нематоды.

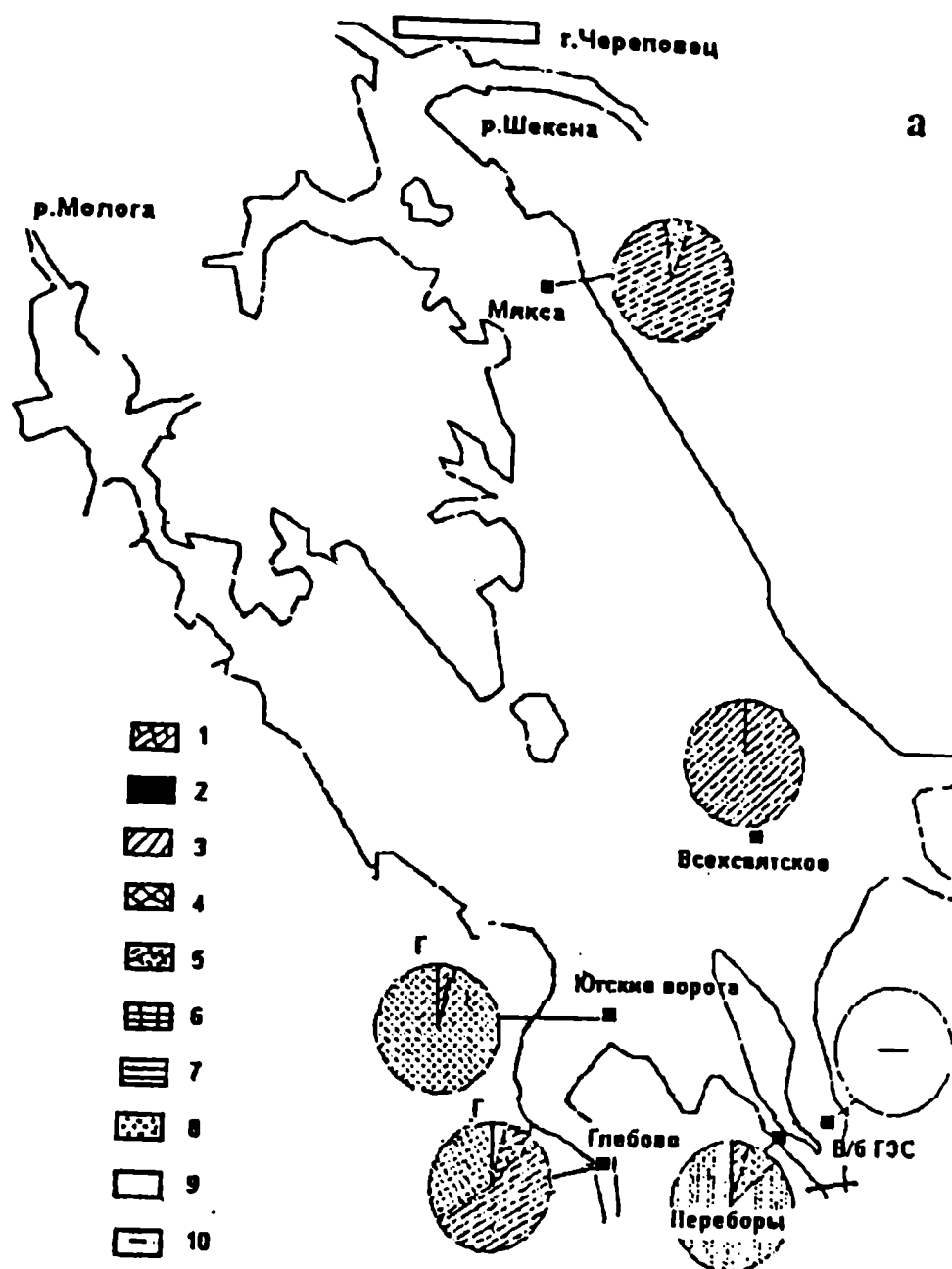


Рис. 11.1. Структура зооперифитона на судоходных буях Рыбинского и верхней части Горьковского водохранилищ в 1994 (а), 1995 (б) и 1997 (в) гг.: 1 - гидры, 2 - нематоды, 3 - олигохеты, 4 - ракообразные, 5 - личинки хирономид, 6 - личинки поденок, 7 - личинки ручейников, 8 - моллюски, 9 - прочие, 10 - отсутствие или единичные находки. Присутствие колониальных форм: «Г» - губки, «М» - мшанки

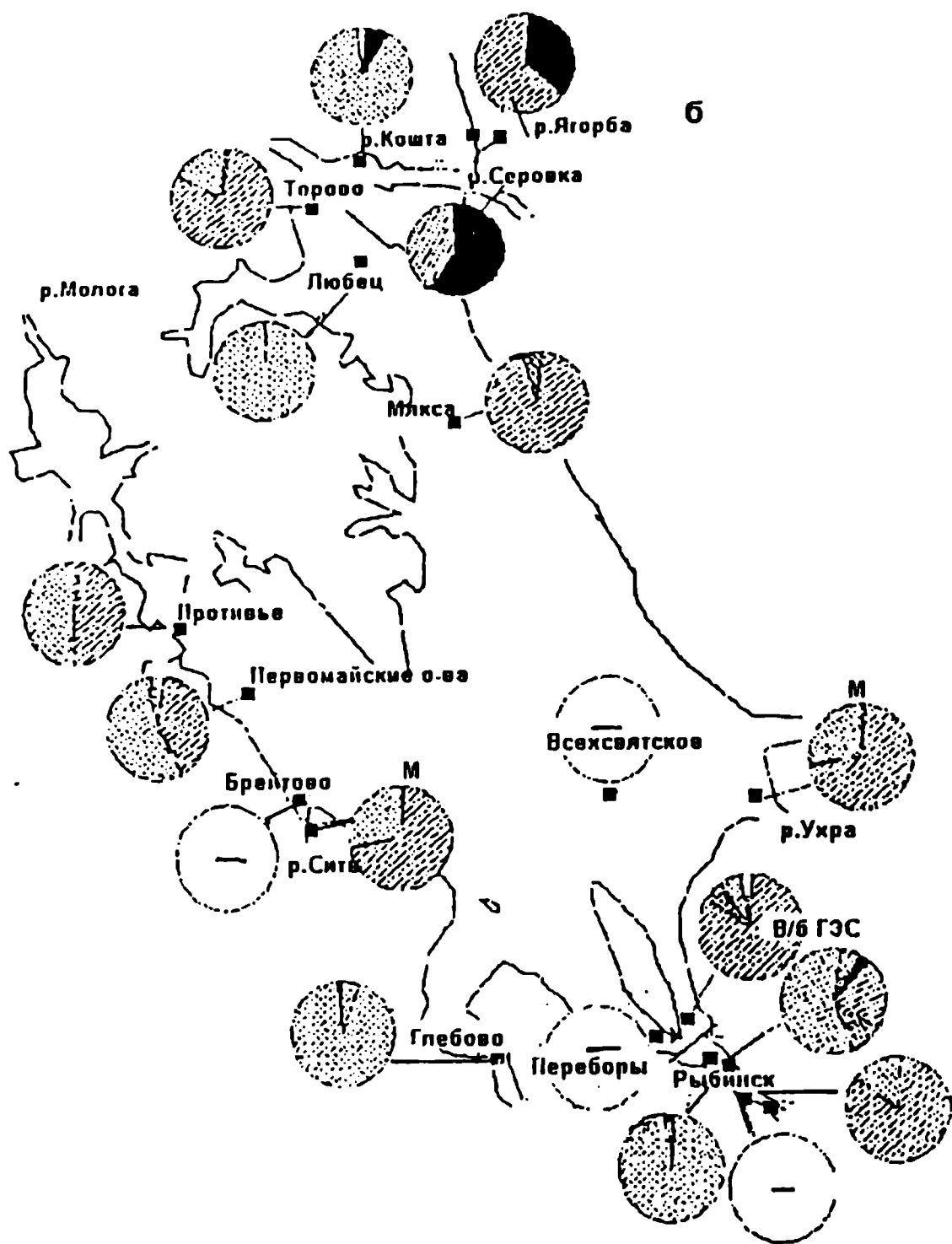


Рис. 11.1. (Продолжение)

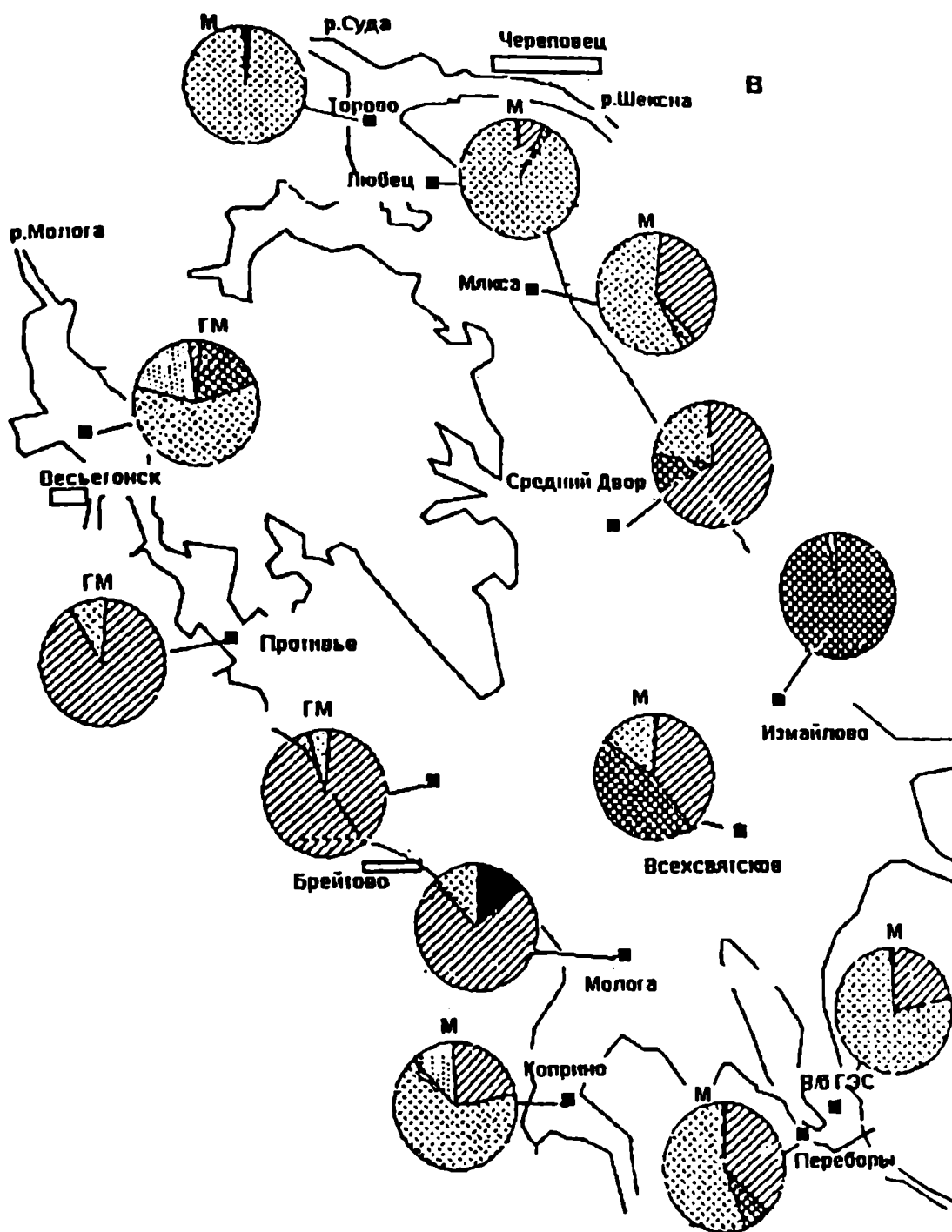


Рис. 11.1. (Окончание)

В центральной части Шекснинского плеса на ст. Любец в 1995 г. были обнаружены лишь личинки хирономид с преобладанием *Cricotopus intersectus* всех возрастов, но среди куколок присутствовало большое число мертвых полуразложившихся особей. В 1997 г. видовой состав этой группы стал богаче (рис. 11.1, в), однако на ст. Торово у наиболее чувствительного к загрязнению вида *Endochironomus albipennis*, долгое время здесь не развивавшегося, присутствовали только молодые личинки I и II возраста, дальнейший метаморфоз, вероятно, прерывался. Впервые за долгие годы в обрастаниях появились небольшие колонии мшанок *Plumatella fungosa* и *P. emarginata*, которые находились в угнетенном состоянии (не продуцировали статобласты, трубки цистидов растворялись, немногочисленные живые зооиды сохранялись лишь по краям колоний). На ст. Любец основу зооперифитона составляли мшанки *P. emarginata*, продуцировавшие большое количество статобластов, а также личинки хирономид, в основном *Cricotopus intersectus*. Личинки *Endochironomus albipennis* развивались до более старших возрастных групп, у некоторых из них отмечались аберрации в строении зубцов ментума.

Значительные межгодовые колебания обилия зооперифитона, отражающие изменение внешних условий (температуры, уровня, характера поверхностного стока), отмечены и на других участках водохранилища. На примере Волжского плеса нами было показано, что при отсутствии прямого антропогенного воздействия развитие зооперифитона связано с двумя важнейшими факторами - температурой воды и уровнем. Наиболее интенсивно процессы обрастания происходят при сравнительно сильном прогреве водоема и относительно низком уровне в летнее время (Скальская, 1985). В годы с низким поверхностным стоком на локальных (в том числе загрязненных) участках были отмечены бедные сообщества, состоящие из нематод и олигохет или личинок хирономид, метаморфоз у которых нарушался, а в ряде случаев обрастания не развивались.

В центре водохранилища на станции Всехсвятское по данным 1994 г. сообщество обрастателей состояло только из олигохет, в 1995 г. оно не развивалось, а в 1997 г. здесь был отмечен богатый и разнообразный зооценоз, состоящий из обычных видов олигохет и личинок хирономид, а также продуцировавших статобласты мшанки *Plumatella repens* и *P. Emarginata* (см. рис. 11.1, а, б, в). В районе Среднего Двора, где беспозвоночные в обрастаниях также периодически отсутствовали, развивались олигохеты, личинки хирономид и байкальский бокоплав.

В р. Ухре по наблюдениям 1995 г. отмечалось высокое обилие мшанок *Paludicella articulata*, несколько меньшее для *Cristatella mucedo*, и *Plumatella emarginata*; встречалась дрейссена, а также губки *Spongilla*, их комменсалы олигохеты *Nais barbata* и *N. pseudobtusa* Piquet. и др. Из этих же групп беспозвоночных слагался зооперифитон р. Сить, но среди мшанок здесь доминировали *Plumatella emarginata* и *P. fungosa*. На приустьевых участках реки у пос. Брейтово встречались единичные экземпляры личинок хирономид *Cricotopus intersectus*, а также олигохеты *Nais barbata*, которые на следующий год составили 89 % общей численности. Массовое развитие последних могло быть связано с повышенным содержанием органического вещества.

На стандартной станции Брейтово, а также в Моложском плесе в 1997 г. обильно развивались обитатели чистых вод - губки *Spongilla fragilis* Leidy и *Sp. lacustris* (в Шекснинском плесе и на других станциях Главного они отсутствовали) в сопровождении личинок хирономид, олигохет, моллюсков, ракообразных и мшанок (см. рис. 11.1, в).

В Волжском и сбросном плесах летом зооперифитон мог характеризоваться высоким разнообразием беспозвоночных, присутствием оксифильных видов и высоким темпом роста сеголетков дрейссены (1992 г.), или слагаться в основном из личинок хирономид и олигохет (1993 г.). В 1994 г., кроме широко распространенных видов, здесь были обнаружены чувствительные к загрязнению губки *Spongilla lacustris*, личинки ручейников *Hydropsyche ornátula* McL. и гидры. В 1995 г. у пос. Переборы беспозвоночные не развивались, а в следующем году высокой плотности здесь достигали мшанки *Plumatella emarginata* и *P. fungosa*, среди колоний мшанок обитали олигохеты рода *Nais*, молодь личинок ручейников, поденок, дрейссены, ракообразные. В 1997 г. сообщество формировалось личинками хирономид, олигохетами и (на станции Глебово) дрейссеной. На ст. Молога был отмечен олигохетно-нематодный тип структуры зооперифитона, который чаще регистрируется на загрязненных участках. Малощетинковые черви составляли 73.5% численности, круглые - 13.9%, среди олигохет преобладали *Nais barbata*, нематоды были представлены детрито- и бактериофагами *Plectus cirratus* (Bast.), *P. tenuis* Bast. и *Eumonchystera dispar* (Bast.).

Исследования, выполненные в верхней части Горьковского водохранилища, также показали неоднородный характер распределения зооперифитона на локальных участках и значительные межгодовые изменения его состава (рис. 11.2).

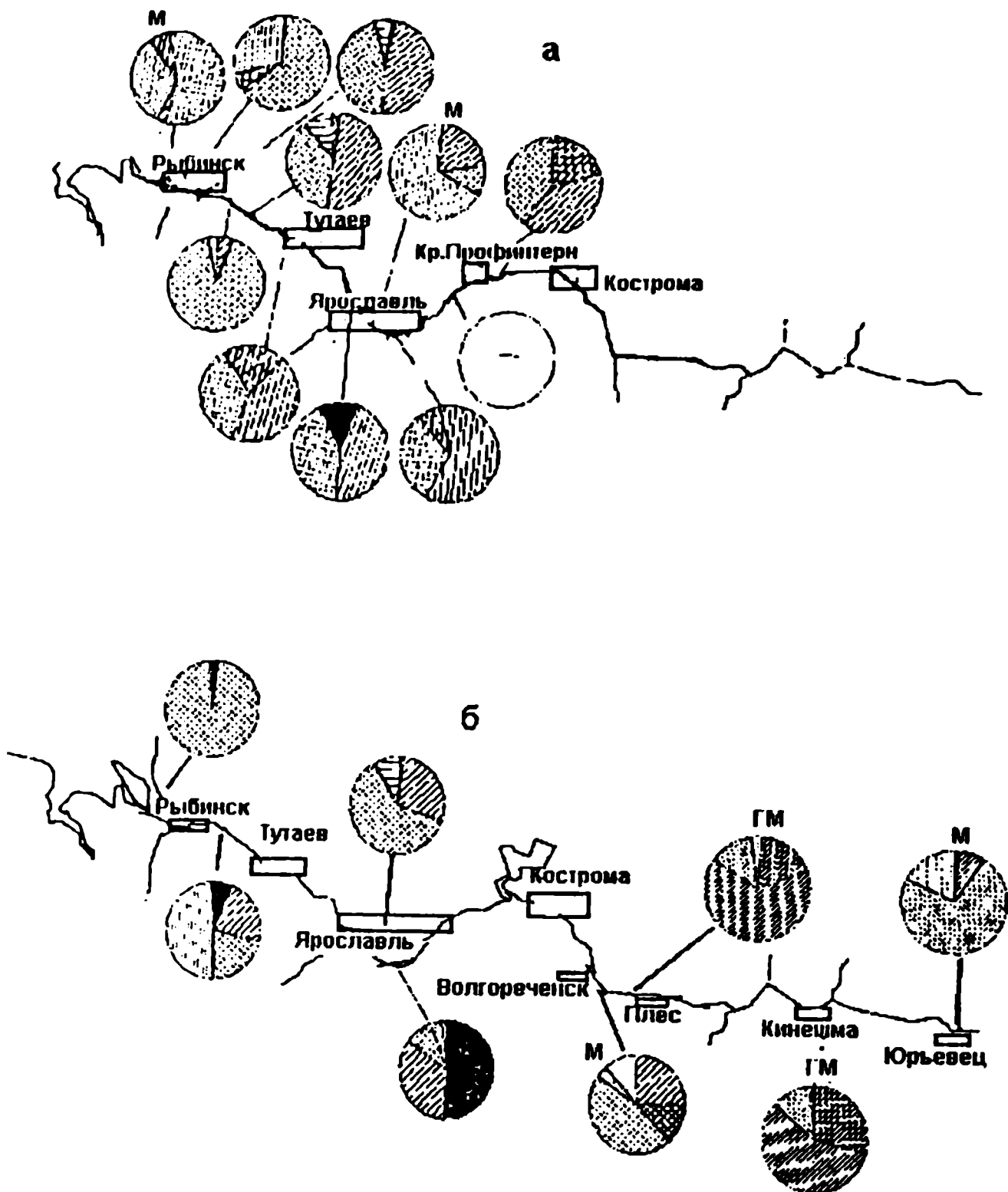


Рис. 11.2. Структура зооперифитона на судоходных бужах речной части Горьковского водохранилища в августе 1994 (а) и 1997 (б) гг.  
Обозначения, как на рис. 11.1



Ниже шлюзов структура зооперифитона была такой же, как и на некоторых загрязненных участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. По данным в зооценозе доминировали личинки хирономид, развивались немногочисленные нематоды и единичные особи молодых моллюсков. В районе водозабора г. Рыбинска состав сообщества был хотя и разнообразен, но беден; в нем обнаруживались нематоды (см. рис. 11.1, б). Ниже поступления городских сточных вод в 1994 г. в большом количестве развивались олигохеты, относительное обилие которых составляло 90-92 %, что могло быть связано с высоким содержанием легкоусвояемых органических веществ. В 1997 г. (см. рис. 11.2, б) зооперифитон здесь был разнообразным, но не обильным, в его составе отмечались нематоды, около половины численности приходилось на долю только что осевших личинок дрейссены размером 0.15 мм (молодь более раннего отрождения отсутствовала, но, очевидно, и эти особи были обречены на гибель).

В р. Черемухе, устьевой залив которой превращен в накопитель и отстойник сточных вод, процессы обрастания были полностью блокированы, и зооперифитон не развивался (см. рис. 11.1, б).

У правого берега Волги, выше устья р. Норы зооперифитон отличался повышенным обилием нематод и олигохет (рис. 11.2). Здесь создавались благоприятные условия для развития *Plectus cirratus* и *P. parvus* Bast. – видов, тяготеющих к сапробионтам, а также оксифилов *Chromadorina bioculata* (Sch. in Car.) и *Ch. viridis* (Lins.). Присутствие разных экологических групп круглых червей указывает как на наличие загрязнений, так и на интенсивно идущие процессы самоочищения, в которых участвует и оксифильная группа животных. В обрастаниях у г. Ярославля были отмечены только три группы беспозвоночных - личинки хирономид, олигохеты и нематоды. Ниже города сообщество было богаче видами, но развивалось слабо. В р. Солонице беспозвоночные в перифитоне не обнаружены.

В нижней части речного участка перифитон становится обильным и разнообразным. У г. Плеса доминировали губки *Ephydatia mulleri*, *Spongilla fragilis*, мшанки *Hyalinella punctata* (Hanc.) и *Plumatella emarginata*, в большом количестве присутствовали личинки хирономид, олигохеты, гидры и дрейссена, размеры моллюсков достигали 1.1-3.8 мм. Сходная структура зооценоза отмечена ниже Кинешмы, где к доминирующим видам относились *Plumatella fungosa* и *P. casmiana*. У г. Юрьевца мшанок становилось мало, 90 % численности беспозвоночных составили дрейссена, личинки хирономид и олигохеты. Развивающиеся на данных участках сообщества зооперифитона свойственны наименее загрязненным акваториям.

На экологическое состояние Горьковского водохранилища значительное влияние оказывают подогретые воды, сбрасываемые мощной тепловой электростанцией - Костромской ГРЭС. В первые же годы работы ГРЭС было установлено, что процессы обрастания в зоне подогрева проходили более интенсивно, чем за ее пределами, но состав доминирующих форм был сходным. При наиболее высокой температуре воды 26.4-29.1 °С отмечалась повышенная смертность личинок хирономид, молоди дрейссены, однако выжившие моллюски росли быстрее, чем за пределами этой зоны. Влияние подогрева отражалось также и на фенологических сдвигах биологических циклов беспозвоночных (Скальская, 1974, 1976а, б; 1978).

К середине 80-х годов в зоне влияния подогретых вод произошли коренные изменения структуры зооперифитона, связанные не только с влиянием теплового стока, но и с естественным развитием экосистемы водохранилища. Доминирующей группой стали мшанки *Plumatella casmiana*, *Fredericella sultana*, *Paludicella articulata*, ранее здесь не встречавшиеся (Скальская, 1989). В зоне естественного температурного режима эти виды отсутствовали, встречались лишь единичные колонии *Plumatella fungosa*. Изменения видового состава коснулись почти всех групп беспозвоночных: в зоне подогрева сократилось число видов личинок хирономид, но увеличилось видовое разнообразие олигохет, возросла роль нематод, их численность достигала 82.0 тыс. экз./м<sup>2</sup>, в то время как за пределами зоны подогрева они встречались единичными экземплярами или отсутствовали. Среди представителей этой группы червей доминировали *Tobrilus helveticus*, *Punctodora bioculata* (Schulzt.).

Современные экономические трудности в стране отразились и на режиме работы Костромской ГРЭС. По-видимому, объем тепловых стоков сократился, т.к. в августе 1997 г. температура воды в сбросном канале оказалась на 4 °С выше, чем на русле Волги (в предыдущие годы разница температур достигала 7-8 °С, см. главу 2 наст. кн.). Биологические обрастания здесь развивались слабо. В старых зооценозах на металлических конструкциях были обнаружены группы беспозвоночных, обычные для перифитона волжских водохранилищ - небольшие колонии мшанок, немногочисленные сильно обросшие моллюски дрейссена, личинки хирономид, олигохеты и др. В обрастаниях судоходных буев появились личинки мокрецов, но их относительное обилие в зооценозе было невелико - 10.8 %. Повышенная влажность воздуха в районе электростанции, видимо, привлекала имаго насекомых - типичных обитателей болот. Специфические термофильные виды в зооценозах обрастаний отмечены не были.

Длительное воздействие теплового стока Костромской ГРЭС не привело к серьезным отрицательным последствиям для биоты Горьков-

ского водохранилища, что позволяет предположить возможность стимулирующего действия подогретых вод на процессы самоочищения.

Таким образом, формирование доминирующих комплексов зооценозов обростаний Рыбинского и Горьковского водохранилищ проходило по сходной схеме, в которой выделяются три этапа со специфическими типами сообществ: «хирономидный» с преобладанием в Рыбинском водохранилище биоценоза «глиптотендипес»; «дрейссеновый», характеризующийся высокими темпами размножения и быстрым расселением моллюска, и полидоминантный, с усилением роли беспозвоночных-фильтраторов - мшанок и губок. В Горьковском водохранилище отмечено сокращение первого («хирономидного») этапа при отсутствии выраженного биоценоза «глиптотендипес».

Современные полидоминантные сообщества зооперифитона, сформировавшиеся под влиянием природных и антропогенных факторов, включают комплексы, представленные различными сочетаниями преобладающих групп беспозвоночных. На участках, в наименьшей степени подверженных антропогенному воздействию, развиваются разнообразные зооценозы, в состав которых входят личинки хирономид, дрейссена, олигохеты, губки и мшанки. Увеличение обилия двух последних групп свидетельствует о сходстве путей формирования фауны обростателей водохранилищ и эвтрофных озер, в которых беспозвоночные-фильтраторы занимают доминирующее положение в зооперифитоне и зоофитосе. Можно ожидать дальнейшего распространения вселенца - байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus*, продолжающего активное расселение по водоемам Верхней Волги.

На отдельных участках водохранилищ отмечается снижение видового разнообразия беспозвоночных, выпадение целых групп обростателей из состава зооценозов, нарушение биологических циклов, формирование скудных или нетипичных структур сообществ зооперифитона. В большинстве случаев это связано с влиянием бытовых и промышленных сточных вод. Локальные загрязненные зоны характеризуются специфическим техногенным типом структуры зооперифитона - vermoидным, в котором доминируют низкоорганизованные беспозвоночные - круглые и малощетинковые черви.

Состояние сообществ зооперифитона Верхней Волги тесно связано с важнейшими гидрологическими факторами - температурой, уровнем режимом, характером поверхностного стока, от которых в целом зависит активность биологических циклов гидробионтов и в конечном итоге - интенсивность процессов самоочищения.

### МАКРОЗООБЕНТОС<sup>1</sup>

Зообентос принято подразделять на макро- и мейобентос. Это подразделение связано с различиями в методике исследований и, по существу, условно. Известно, что практически все младшие возрастные стадии хирономид, поденок, олигохет, моллюсков имеют размеры менее 2-3 мм, т.е. относятся к «псевдомейобентосу». При описании формирования донных сообществ, динамики их развития, сезонных и межгодовых изменений мы включаем в состав макрозообентоса не только организмы размером более 2-3 мм, но и их молодь, что дает возможность более полно проследить жизненные циклы массовых видов.

Первые сведения о бентосе Рыбинского водохранилища относятся к 1941 г. (Ласточкин, 1947). В зависимости от характера заливаемых земель биомасса бентоса колебалась от 4.3-9.1 г/м<sup>2</sup> на торфяных болотах до 27.1-58.0 г/м<sup>2</sup> на низинных болотах, т.е. наблюдалась вспышка обилия донных животных, обусловленная поступлением в воду большого количества биогенных веществ от разложения затопленной растительности. Затем биомасса снизилась и в 1945-1947 гг. составила 10.9-5.4 г/м<sup>2</sup> (Овчинников, 1950). Наиболее детальные исследования структуры донных макробеспозвоночных, биологии массовых видов, а также годовой и многолетней динамики сообществ были выполнены в 60-х и 70-х годах (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978). Показано, что до начала 70-х гг. бентос был небогат, его биомасса колебалась от 0.4 до 4.7 г/м<sup>2</sup> в Главном плесе и от 4.1 до 9.6 г/м<sup>2</sup> в речных (Баканов, Митропольский, 1982). В 70-е годы в глубоководной части водохранилища биомасса увеличилась в 2-5 раз на почвах, песках, переходных илах, серых и песчанистых серых илах, но практически не изменилась на торфянистых илах (Баканов, Митропольский, 1982). Максимальный прирост (с 9.6 до 19.5 г/м<sup>2</sup>) отмечен для серых илов, при этом биомасса олигохет возросла в большей степени, чем хирономид.

Повышение обилия донных организмов связано как с естественным развитием экосистемы, так и с эвтрофированием водоема в результате усиливающегося антропогенного воздействия. Существенную роль при этом могло сыграть вселение в водохранилище моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall), образующего один из самых продуктивных биоценозов. Аналогичные изменения продуктивности макрозообентоса и его трофи-

---

<sup>1</sup> Глава написана Г.Х. Щербиной

ческой структуры были отмечены при вселении дрейссены в оз. Лукомльское (Ляхнович и др., 1983; Каратаев, Бурлакова, 1992).

В 80-е годы рост биомассы макрозообентоса прекратился, средняя для водохранилища величина по наблюдениям 1978, 1980, 1982 и 1984 гг. составила 5.3-7.8 г/м<sup>2</sup> (Баканов, 1984; Бисеров, Митропольский, 1985; Бисеров, 1987). Однако в начале 90-х годов биомасса стала более чем в 1.5 раза выше и составила в среднем 11.4 г/м<sup>2</sup> (Щербина, 1996). Это можно объяснить вступлением Рыбинского водохранилища в четвертую стадию сукцессии - стадию нивелирования биотопов и биоценозов, при наступлении которой происходит увеличение обилия донных беспозвоночных за счет естественного развития экосистемы и антропогенных факторов.

Наиболее интенсивный рост биомассы отмечен в Моложском и Главном плесах, несколько меньший в Волжском (табл. 12.1).

Таблица 12.1

**Средняя биомасса макрозообентоса (г/м<sup>2</sup>) серых илов в плесах  
Рыбинского водохранилища осенью  
(над чертой 1980\* г., под чертой 1990 г., в скобках % от общей)**

Плес	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Общая
Главный	<u>1.42 (30)</u>	<u>2.86 (61)</u>	<u>0.42(9)</u>	<u>4.70</u>
	5.22 (46)	5.42 (48)	0.55 (5)	11.24
Шекснинский	<u>5.14(28)</u>	<u>9.3(49)</u>	<u>2.80(15)</u>	<u>18.51</u>
	4.76(29)	10.32 (62)	1.43 (9)	16.62
Моложский	<u>3.82(48)</u>	<u>3.75(47)</u>	<u>0.23(3)</u>	<u>7.94</u>
	4.44 (14)	24.77 (80)	1.61 (5)	30.89
Волжский	<u>7.32(58)</u>	<u>4.66(37)</u>	<u>0.56(4)</u>	<u>12.60</u>
	10.64 (56)	6.16 (33)	2.09 (11)	18.90

*Примечание.* \* - данные В.И. Бисерова и В.И. Митропольского.

В Главном и Волжском плесах биомасса увеличивалась за счет хирономид и олигохет, а в Моложском только за счет олигохет, около 70 % которых составляет *Tubifex newaensis* (Michaelsen). Главный плес по-прежнему остается самым малокормным районом, но обилие бентоса здесь лишь незначительно ниже, чем в Шекснинском, серые илы которого были самыми продуктивными в начале 80-х гг. (Бисеров, Митропольский, 1985). В Шекснинском плесе биомасса немного снизилась, вероятно, вследствие поступления стоков Череповецкого промышленного ком-

плекса. Наиболее существенно при этом уменьшилось обилие доминировавших здесь ранее моллюсков из сем. *Pisidiidae*.

В Волжском и сбросном плесах за 15-летний период заметно увеличилось число обнаруженных видов и индексы видового разнообразия макрозообентоса (табл. 12.2) На всех участках увеличилась сапробность, сохранив тенденцию нарастания от Волжского плеса к центру водохранилища, а также численность и биомасса животных (в среднем в 1.8 и 2.3 раза, соответственно). Отмеченные изменения свидетельствуют о том, что трофический статус Рыбинского водохранилища несколько повысился.

Изменения трофического статуса на различных участках можно проследить на примере четырех станций Главного плеса, расположенных по бывшему руслу р. Шексны (см. табл. 12.2). Седименты на них были представлены серыми илами. По мере продвижения к плотине отмечается увеличение почти всех основных структурных характеристик макрозообентоса. Перед плотиной основу численности (до 94 %) составляют олигохеты, основу биомассы (52 %) - личинки *Chironomus plumosus* L.; оба показателя в десятки раз выше, чем в центре водохранилища на ст. Всехсвятское. Биомасса *C. plumosus*, достигающая 105 г/м<sup>2</sup>, чрезвычайно высока, такие величины в водохранилищах Верхней Волги не были отмечены даже в период «мотылевой» стадии (Волга и ее жизнь, 1978).

В середине 50-х гг. в водохранилище шло интенсивное разрушение затопленных биотопов и образование новых, завершившееся в основном к концу 70-х гг. Биомасса макрозообентоса в центре была на два порядка ниже, чем на самых продуктивных периферийных станциях Молога и Брейтово. Это делало макрозообентос не пригодным для целей мониторинга. Исследования, проведенные автором по всему водохранилищу в 1986 и 1990 гг., показали наличие в водоеме стабильных донных сообществ, что и послужило поводом в 1994 г. возобновить наблюдения на стандартных станциях. По прошествии 40 лет, как и в 50-е годы, самой продуктивной осталась ст. Молога. Увеличение обилия макрозообентоса на всех стандартных станциях составило от 3-13 до 255 раз (табл. 12.3), наиболее существенно - в районе Наволока. Последнему способствовало образование на слабо заиленных песках и почвах биоценоза *Dreissena polymorpha* с биомассой до 2.5-3.0 кг/м<sup>2</sup>. Фильтрационная деятельность дрейссены создает благоприятные трофические условия для ракообразных, среди которых преобладал байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus* (Steb.) (около 25 г/м<sup>2</sup>). Ракообразные вместе с пиявками составляют здесь около 80 % общей биомассы, доля хирономид, олигохет и моллюсков незначительна.

Таблица 12.2

Структурные характеристики макрозообентоса Рыбинского водохранилища в весенний период  
(над чертой 1978\* г., под чертой 1993 г.)

Станция	Число видов	Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Общая		Индекс видового разнообразия	Индекс сапробности
		Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б		
Волжский плес											
Глебово	12	360	5.96	4880	8.40	400	1.62	5640	15.98	3.20	2.22
	20	3500	8.77	2050	12.20	300	1.80	5850	22.76	3.51	2.30
Лаврово	8	880	26.08	880	1.52	360	1.56	2120	29.16	2.35	2.74
	15	1650	65.49	6350	7.05	200	1.29	8200	73.83	2.68	2.89
Главный плес											
Всехват-ское	6	0	0	1360	3.80	80	0.07	1480	3.95	1.32	2.82
	3	0	0	2300	7.78	0	0	2300	7.78	1.09	2.94
Мялошино	4	240	5.56	440	2.16	0	0	680	7.72	1.87	3.04
	6	150	9.41	1000	4.36	200	10.95	1350	24.72	1.99	3.08
Волково**	21	46600	37.4	2400	95.8	350	6.4	49400	143.1	2.22	2.93
Водозабор Рыбинской ГЭС**	19	55600	64.2	2050	104.7	950	27.3	59150	199.8	2.41	3.10

Примечание. \* - данные В.И. Митропольского и А.И. Баканова, \*\* - данные 1993 г. Здесь и в таблицах 12.4, 12.5, 12.9: Ч - численность, экз/м<sup>2</sup>; Б - биомасса, г/м<sup>2</sup>.

**Средняя за вегетационный сезон биомасса макрозообентоса (г/м<sup>2</sup>)  
на стандартных станциях Рыбинского водохранилища**

Станции	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Общая
Коприно	<u>0.75 (34)</u>	<u>0.90 (41)</u>	<u>0.54 (25)</u>	<u>2.20</u>
	16.55 (66)	6.46 (26)	1.94 (8)	24.98
Молога	<u>3.47 (56)</u>	<u>2.61 (42)</u>	<u>0.07 (1)</u>	<u>6.15</u>
	4.05 (12)	24.49 (74)	8.48 (26)	33.01
Наволоок	<u>0.00 (0)</u>	<u>0.04 (80)</u>	<u>0 (0)</u>	<u>0.05</u>
	0.02 (6)	1.15 (9)	0.60 (5)	12.74
Измайлово	<u>0.04 (14)</u>	<u>0.20 (68)</u>	<u>0.05 (17)</u>	<u>0.29</u>
	0.13 (2)	4.72 (88)	0.07 (1)	5.37
Брейтово	<u>3.53 (68)</u>	<u>1.59 (31)</u>	<u>0.05 (1)</u>	<u>5.17</u>
	13.65 (72)	3.78 (20)	1.47 (8)	18.91

*Примечание.* Над чертой 1955 г. по данным Т.Л. Поддубной, под чертой 1994 г., в скобках % от общей.

С начала 70-х годов и до настоящего времени основу численности и биомассы макрозообентоса в глубоководной зоне водохранилища составляют три вида хирономид *Chironomus plumosus*, *Procladius choreus* (Mg.), *Cryptochironomus obreptans* (Walk.) и четыре вида олигохет *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, *Potamothrix hammoniensis* (Mich.), *P. moldaviensis* (Vejdov. et Mrazek). На их долю в различных плесах приходится 73-80 % общей численности и 72-90 % биомассы. Эти виды во многом определяют сезонную динамику и межгодовые колебания количественных показателей, связанных с особенностями жизненных циклов животных.

Анализ спектральной плотности рядов численности позволил выявить определенную периодичность в появлении урожайных поколений, различную у популяций разных видов (Поддубная, 1988). Обилие *Chironomus plumosus* имеет 5-6-летнюю цикличность, *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, виды родов *Procladius* и *Cryptochironomus* - 6-7-летнюю, а *Potamothrix hammoniensis* - 4-5-летнюю. Пики численности разных видов отмечаются в разные годы. В противофазе колеблется численность *Tubifex newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Chironomus*



*plumosus* и *Tubifex newaensis*, но в одни и те же годы высокого обилия достигают хищные хирономиды из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*, питающиеся молодью олигохет и хирономид. Все резкие спады численности и биомассы личинок мотыля отмечены в годы с 10-20-кратным увеличением плотности популяций ерша, основного потребителя *Chironomus plumosus* на данном биотопе.

Макрозообентос мелководной зоны, в отличие от глубоководной, претерпел более значительные преобразования, так как в ней происходило разрушение затопленных площадей и образование новых песчаных биотопов. Режим этой зоны не стабилен, поскольку при понижении уровня большие площади побережья обнажаются на длительное время. В Рыбинском водохранилище колебания уровня в течение года составляют в среднем 3.5 м, а в отдельные годы - более 5 м (Бакастов, 1976).

Наиболее существенные изменения претерпела структура макрозообентоса открытых мелководий с глубинами до 4.5 м, занимающих около 50 % площади водохранилища. Почти вся эта зона в настоящее время представлена песчаными отмелями, которые подвержены действию прибойной волны и практически лишены зарослей. В начале 50-х годов здесь были обнаружены единичные особи хирономид, олигохет и пиявок, дающие очень низкую биомассу - 0.1-0.2 г/м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской, 1974). В 1971-1972 гг. фауна стала значительно разнообразнее и обильнее. В ней были отмечены: хирономиды - 21 вид, олигохеты - 19, моллюски - 9 с общей биомассой 3.45 г/м<sup>2</sup> (Семерной, Митропольский, 1978). В середине 80-х годов средняя биомасса возросла до 7.81 г/м<sup>2</sup>, а в составе сообщества было обнаружено 129 видов и форм (хирономиды - 53, олигохеты - 36, моллюски - 21) (Щербина, 1993). В этот период появились типичные псаммофильные виды *Lipiniella araenicola* Shilova, *Stictochironomus crassiforceps* (К.) и *Chironomus muratensis*, которые отсутствовали в начале 50-х годов. В общей биомассе хирономиды составляли 24 % в начале 70-х годов и 52 % в 1986 г., олигохеты 36 и 31 %, моллюски 38 и 17 %, соответственно.

Распределение макрозообентоса в открытом мелководье приурочено к определенным глубинам. В Волжском плесе минимальные показатели обилия отмечаются на участках с глубиной менее 1.5-2 м (табл. 12.4). Здесь происходит основная потеря энергии ветровых волн (Курдин, 1976), разрушительная деятельность которых приводит к размыву дна, транспортировке образующихся наносов и негативно сказывается на развитии донных беспозвоночных. Численность и биомасса всего сообщества, а также моллюсков и олигохет тесно коррелируют с глубиной; для хирономид корреляция не выявлена (см. табл. 12.4).

**Средняя численность и биомасса макрозообентоса открытого мелководья  
Волжского плеса за период с мая 1985 по май 1986 гг.**

Глубина станции, м	Моллюски		Олигохеты		Хирономиды		Общая	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
0.5	6	0.01	246	0.06	2642	4.28	2920	4.43
1.0	14	0.05	127	0.03	3362	8.71	3503	8.79
1.5	116	0.38	220	0.11	2737	1.60	3087	2.10
2.0	174	0.77	154	0.05	3798	6.26	4216	7.08
2.5	631	1.49	401	0.81	5232	6.20	6279	8.51
3.0	1034	5.22	608	1.22	5894	5.07	75449	11.52
3.5	896	3.43	1216	5.48	6500	4.61	8632	13.47
4.0	1031	2.83	1995	5.99	4818	4.71	8018	13.70
4.5	982	3.99	2981	5.76	3979	4.07	7987	14.01
5.0	522	2.13	2235	3.69	2105	6.99	4860	13.46
R	0.79	0.72	0.89	0.84	0.24	0.0	0.72	0.86

*Примечание.* R - коэффициент корреляции между количественными показателями макрозообентоса и глубиной расположения станции.

Открытое мелководье подразделяется нами на прибрежную зону и зону возможного осушения с глубинами, соответственно, менее 3 м и от 3 до 5 м (Щербина, 1993). Необходимость выделения последней связана с тем, что один раз в 3-4 года она не осушается вообще или осушается лишь в марте-апреле, когда промораживание грунта практически исключено. Кратковременное обсыхание не может существенно повлиять на обитающих здесь донных беспозвоночных. Макрозообентос двух зон четко различается по числу обнаруженных видов, коэффициентам видового сходства и индексам видового разнообразия, а также количественным показателям основных групп и выделенным биоценозам. Основу биомассы обеих зон составляли олигохеты *Tubifex newaensis* и личинки хирономид *Chironomus muratensis*, к которым в прибрежной зоне присоединялись *Lipiniella araenicola* и *Stictochironomus crassiforceps*. В зоне возможного осушения развивается один псаммопелофильный биоценоз *Tubifex newaensis* + *Chironomus f.l.plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri*. Основные характеристики сообщества здесь существенно возрастают, и только в Главном плесе общая численность и биомасса донных животных в двух зонах достоверно не различались (табл. 12.5).

Таблица 12.5

Средние значения структурных характеристик макрозообентоса открытого мелководья в плесах Рыбинского водохранилища в 1986 г. (над чертой - прибрежная зона, под чертой - зона возможного осушения)

Плеса	Число видов	Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Общая		Индекс видового разнообразия
		Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	
Волжский	$\frac{28}{70}$	$\frac{1400}{1800}$	$\frac{2.80}{5.92}$	$\frac{0}{900}$	$\frac{0}{3.69}$	$\frac{200}{400}$	$\frac{0.40}{2.61}$	$\frac{1600}{3100}$	$\frac{3.25}{12.22}$	$\frac{1.60}{3.11}$
		$\frac{1400}{1150}$	$\frac{3.16}{5.14}$	$\frac{400}{900}$	$\frac{3.43}{3.12}$	$\frac{100}{150}$	$\frac{0.36}{1.99}$	$\frac{1900}{2200}$	$\frac{6.95}{10.25}$	$\frac{1.70}{2.70}$
Моложский	$\frac{30}{61}$	$\frac{600}{1800}$	$\frac{1.89}{8.70}$	$\frac{100}{1100}$	$\frac{0.57}{6.45}$	$\frac{200}{500}$	$\frac{0.90}{3.43}$	$\frac{900}{3400}$	$\frac{3.36}{18.58}$	$\frac{1.42}{2.59}$
		$\frac{1100}{800}$	$\frac{3.24}{1.90}$	$\frac{300}{500}$	$\frac{0.48}{1.30}$	$\frac{11}{100}$	$\frac{0.09}{0.86}$	$\frac{1411}{1400}$	$\frac{3.81}{4.06}$	$\frac{0.80}{1.99}$
Шекснинский	$\frac{30}{67}$									
Главный	$\frac{25}{62}$									

Менее всего за последние 30 лет изменились структура и обилие донных сообществ в защищенном побережье. Этот тип мелководий занимает всего около 1.3 % площади водоема, но играет важную роль как место нереста многих видов рыб и нагула их молоди. В составе макрозообентоса здесь чаще всего доминируют личинки хирономид *Chironomus muratensis* Ruser et al., *C. agilis* Shobanov at Djemin, *Camptochironomus tentans* Fabr., *Endochironomus albipennis* Fabr., *Cryptochironomus ex gr. defectus* K., *Cladotanytarsus ex.gr. mancus* K.; из олигохет преобладают *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*; из моллюсков *Viviparus contectus* Millet, *Bithynia tentaculata* (L.), *Sphaerium corneum* L.; многочисленны личинки поденок, гелеид и других водных насекомых.

В закрытом побережье выделяют два горизонта: верхний, сплошь заросший макрофитами, и нижний, на котором заросли располагаются фрагментарно (Мордухай - Болтовской, 1974). Донные отложения верхнего горизонта представлены задернованными почвами, нижнего - песками с наилком и серыми илами. Для горизонтов не выявлено явных биоценозов с преобладанием 1-3 видов, поскольку для всей зоны характерно наличие разнообразных биотопов со своим специфическим составом донных беспозвоночных. Верхний горизонт почти полностью покрыт зарослями макрофитов, и биомасса макрозообентоса здесь значительно выше, чем на аналогичных участках открытого побережья.

Несмотря на то, что в открытом побережье заросли высшей водной растительности практически отсутствуют, здесь также можно выделить два горизонта (Щербина, 1993), основными грунтами которых являются слабо заиленные и пылеватые пески. Для обоих горизонтов характерны свои псаммофильные биоценозы: для верхнего - *Lipiniella araenicola* + *Cladotanytarsus ex.gr. mancus*, для нижнего - *Chironomus muratensis* + *Stictochironomus crassiforceps* + *Cladotanytarsus ex.gr. mancus*. Условия обитания макрозообентоса в верхнем горизонте можно считать наименее благоприятными, что подтверждается низкими индексами видового разнообразия и высоким обилием двух доминирующих здесь видов *Lipiniella araenicola* и *Cladotanytarsus ex.gr. mancus*, составлявших 70-80 % общей численности и 80-90 % биомассы (Щербина, 1993). «Неурожай» любого из них может привести к существенному снижению количественных показателей всего сообщества.

В маловодные годы (1952, 1960, 1964, 1972, 1973) верхний горизонт прибрежной зоны не затапливался, вследствие чего почти вся перезимовавшая фауна погибала (Мордухай-Болтовской, 1955, 1974; Митропольский, 1965, 1978; Семерной, 1971, 1974; Шилова, Куражковская, 1980), т.к. высыхание грунтов более губительно для гидробионтов, чем

промерзание. Восстановление макрозообентоса шло в основном за счет гетеротопов, основу которых в пресных водоемах составляют хирономиды. Этим объясняется их доминирование во всей прибрежной зоне при максимальном обилии на глубине 1 м и минимальном на глубине 1.5 м (табл. 12.6).

Таблица 12.6

**Средняя за вегетационный сезон биомасса ( $\text{г/м}^2$ ) макрозообентоса на сходных глубинах защищенного и открытого побережья (в скобках - % от общей)**

Глубина, м	Общая	Хирономиды	Общая	Хирономиды
	защищенное побережье, 1972 г.*		открытое побережье, 1985 г.	
0.5	14.27	13.35 (93.5)	3.30	3.11 (94.2)
1.0	21.90	21.66 (98.9)	10.56	10.39 (98.4)
1.5	4.27	3.63 (86.0)	1.90	1.28 (67.4)
2.0	8.42	8.23 (97.7)	7.60	6.28 (82.6)

Примечание. \* - по: Шилова, Куражсковская (1980).

Изучение донной фауны Горьковского водохранилища было начато с момента его сооружения в 1955 г. (Волга и ее жизнь, 1978) и продолжалось до 1995 г. Наблюдения проводились в расширенной озеровидной части, где еще до заполнения водохранилища было установлено 24 постоянных станции (Мордухай-Болтовской, 1961), а также в речной части, включая районы городов Кинешма и Кострома.

Фауна речной части водохранилища, развивающаяся в условиях значительной проточности на чистых или слабо заиленных песках, носит реофильный характер. Доля хирономид в бентосе невелика, они составляют от 0.1 до 22.3 % общей биомассы и представлены главным образом мотылем. Существенный вклад (48.5-93.9 % биомассы) дают олигохеты, среди которых доминирует *Tubifex newaensis*, затем идет традиционный для волжских водохранилищ набор видов: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*, *Peloscolex ferox* (Eisen) и др. Довольно обильны (15.8-28.8 % биомассы) мелкие кормовые моллюски из родов *Euglesa*, *Neopisidium*, *Amesoda*, *Pisidium* (Бисеров, 1988). Общая биомасса колеблется в пределах 9-15  $\text{г/м}^2$ , оставаясь относительно стабильной по годам. Это связано с наличием сильного течения, которое

препятствует накоплению иловых отложений, богатых органическим веществом, обеспечивающим благоприятные трофические условия для донных беспозвоночных.

Несмотря на относительную стабильность количественных показателей, трофический и сапробиологический статус макрозообентоса постепенно возрастает. За 18-летний период из состава донных макробеспозвоночных практически исчезли моллюски из сем. *Pisidiidae*. Численность макрозообентоса возросла в 2, а биомасса в 2.6 раза. Расчет средневзвешенных сапробных валентностей по методу Зелинки и Марвана (Макрушин, 1974) показал, что хотя донные русловые биоценозы остаются, по-прежнему,  $\beta$ -мезосапробными, они приобрели черты полисапробности (табл. 12.7).

Таблица 12.7

**Изменение средневзвешенных сапробных валентностей русловых биоценозов Горьковского водохранилища в районе г. Костромы**

Год	Сапробная валентность			
	олигосапробная	$\beta$ -мезосапробная	$\alpha$ -мезосапробная	полисапробная
1973*	1.92	4.23	2.38	1.47
1991	1.82	3.30	1.66	3.22

Примечание. \* - рассчитаны по данным В.И. Митропольского.

На берегах Горьковского водохранилища расположены крупные промышленные центры Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма, стоки которых оказывают негативное влияние на биоту водоема. По наблюдениям 1993 г. в районе г. Рыбинска макрозообентос состоял из единичных особей хирономид и олигохет, дающих в сумме очень низкие биомассы - 0.03-2.51 г/м<sup>2</sup>. Основу сообщества составляли реофильные формы *Propappus volki* (Michaelsen), *Tubifex newaensis*, *Cryptochironomus vytshegdae* Zvereva, *Paratendipes «contectus №3»* (Lipina) и некоторые эврибионты - *Polypedilum bicrenatum* K., *Cladotanytarsus mancus*. В районах г. Ярославля и г. Костромы биомасса увеличивалась соответственно до 4 и 23.3 г/м<sup>2</sup>, и её основу (67-91% от общей) составляли олигохеты *Tubifex newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Индексы сапробности резко возрастают ниже городов и имеют тенденцию к снижению по мере удаления от них (табл. 12.8).

**Индексы сапробности на станциях речного участка Горьковского  
водохранилища весной 1993 г.**

Станции	Индекс сапробности
Район г. Рыбинска	
устье р. Шексны	2.08
водозабор АО «Рыбинские моторы»	2.17
устье р. Черемухи	3.15
водозабор пос. Володарского	1.80
Ниже г. Рыбинска у пос. Песочное	1.90
Ниже г. Ярославля	2.57
Выше г. Костромы	2.24
Ниже г. Костромы	2.61
Ниже г. Плес	2.16

Наиболее детально в 1992 г. был обследован макрозообентос в районе г. Костромы. Пробы отбирали выше и ниже города на 10 разрезах от берега к руслу Волги. Из 120 обнаруженных здесь видов 42 составляли хирономиды, по 30 - олигохеты и моллюски. Наименьшее число видов (65) отмечено на русле, наибольшее (87) - в прибрежье. Высокое видовое сходство выявлено для сообществ прибрежья и склона (индекс видового сходства Чекановского-Серенсена составляет 0.72), несколько меньшее для русла и склона, минимальное для прибрежья и русла (индексы сходства соответственно равны 0.65 и 0.59). Весной и осенью в донной фауне насчитывается около 100 видов, летом - 85. Такое снижение видового разнообразия является следствием вылета хирономид - наиболее разнообразной в таксономическом отношении группы. К доминирующим видам относятся олигохеты *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus* Ratzel, *Potamothrix moldaviensis*, а на участках, где развивается биоценоз дрейссены, существенная роль принадлежит пиявке *Erpobdella octoculata* (L.) и ракообразным *Asellus aquaticus* (L.).

Наиболее четко влияние города на донные сообщества прослеживается весной, что является следствием накопления в седиментах загрязняющих веществ в течение зимнего периода, когда процессы самоочищения замедлены. Максимальное негативное воздействие отмечено на русле, несколько меньшее в прибрежье, на склоне оно практически отсутствует. Это хорошо видно по показателям обилия макрозообентоса, а также

индексам сапробности, рассчитанным для станций, расположенных выше и ниже города (табл. 12.9).

Таблица 12.9

**Показатели обилия макрозообентоса и сапробность Горьковского водохранилища в районе г. Костромы весной 1992 г. (средние величины)**

Участок	Ч	Б	Индекс сапробности
Русло	<u>1583</u>	<u>4.53</u>	<u>2.24</u>
	4386	19.45	2.61
Склон	<u>12950</u>	<u>33.24</u>	<u>2.56</u>
	10183	30.50	2.60
Прибрежье	<u>5649</u>	<u>18.57</u>	<u>2.29</u>
	8602	26.55	2.62

*Примечание.* Над чертой - выше города, под чертой - ниже города.

Меньшая чувствительность донных сообществ, обитающих на склоне, вызвана двумя причинами - большим уклоном дна (что препятствует накоплению иловых отложений) и наличием здесь биоценоза дрейсены, фильтрационная деятельность которой значительно обогащает седименты агглютинатами и фекалиями, служащими отличным кормом для многих донных беспозвоночных (Соколова и др., 1980).

Биомасса бентоса в озеровидном приплотинном расширении колеблется в широких пределах (Мордухай-Болтовской, 1961; Стругач, 1979; Митропольский, Бисеров, 1982; Бисеров, 1988; Перова, 1992). В 1955-1956 гг. в период так называемой второй стадии формирования бентоса средняя биомасса достигала  $10 \text{ г/м}^2$ . (Две стадии формирования бентоса - «стадия разрушения биоценозов» и «стадия временного биоценоза мотыля» были описаны в первый год существования водохранилища (Мордухай-Болтовской, 1961)).

На протяжении всего периода исследований в пределах озеровидного расширения проводится сравнительный анализ продуктивности макрозообентоса двух зон - затопленной суши и бывшего русла Волги. В первый год существования водохранилища биомасса на затопленной суше была вдвое выше, а в период с 1958 по 1987 гг. она стала в 2-11 раз ниже, чем в русловой части; в отдельные годы (1957, 1966, 1974, 1985) в обеих зонах получены близкие величины (табл. 12.10).



Таблица 12.10

**Многолетние изменения средней биомассы макрозообентоса (г/м<sup>2</sup>)  
в зоне затопленной суши (1) и бывшего русла (2) озеровидной части  
Горьковского водохранилища**

Год	Биомасса		Год	Биомасса	
	1	2		1	2
1956	11.0	5.0	1972	2.5	4.4
1957	5.6	5.2	1973	1.7	6.8
1958	2.4	9.5	1974	3.1	2.9
1959	3.4	11.8	1975	5.1	16.0
1960	1.4	16.9	1977	4.5	8.2
1961	2.6	9.4	1978	1.6	5.2
1962	0.7	3.2	1979	2.6	6.1
1963	0.8	4.1	1981	3.3	21.1
1964	1.0	4.4	1983	9.5	6.2
1965	1.0	4.3	1985	9.8	10.8
1966	7.2	7.8	1987	4.6	33.5
1967	3.3	10.3	1989	22.9	20.8
1968	0.7	2.2	1993	16.0	27.9
1969	3.1	6.9	1995	24.8	26.9
1971	2.7	5.4			

*Примечание.* Данные 1956-1979 гг. приведены по: Митропольский, Бисеров (1982); 1981-1985 гг. - по: Бисеров (1988); 1987-1989 гг. - по: Перова (1992); 1993 и 1995 гг. - данные автора и С.Н. Перовой.

В 1989-1995 гг. был отмечен новый подъем видового разнообразия и продуктивности макрозообентоса на затопленной суше. Это совпало с улучшением экологической ситуации, связанным с уменьшением антропогенного воздействия из-за сокращения судоходства и спада промышленного производства в конце 80-х годов. Средневзвешенная биомасса бентоса в 1981-1985 гг. (8.5 г/м<sup>2</sup>) стала почти вдвое выше, чем в 70-е годы (Бисеров, 1988). По биомассе доминировали хирономиды, дающие от 47.6 до 88.2 % от общей, среди которых преобладали личинки *Chironomus f.l. plumosus*, из олигохет - *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrrix hammoniensis*, моллюски были немногочисленны.

В мелководной зоне биомасса макрозообентоса в 1989 г. (7.4 г/м<sup>2</sup>) была в 3 раза ниже, чем в глубоководной (22.9 г/м<sup>2</sup>), ее основу составляли три вида хирономид (*Chironomus muratensis*, *Lipiniella araenicola*,

*Stictochironomus crassiforceps*) и два вида олигохет (*Tubifex nawaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Для увеличения кормовой базы рыб в Горьковское водохранилище в 1962-1964 гг. был интродуцирован байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, который весьма успешно расселился по всему водоему (Июффе, 1968) и проник в расположенные выше Рыбинское и Шекснинское водохранилища, включая Белое озеро (Щербина и др., 1997).

Подробный биоценологический анализ бентоса Горьковского водохранилища позволил выделить 7 донных биоценозов, включающих 114 видов беспозвоночных (Волков, 1978). Наибольшую площадь занимал биоценоз *Chironomus f.l. plumosus* со средней биомассой за исследованный период 5.9 г/м<sup>2</sup>. В его состав входило всего 19 видов, обитавших на заиленных участках русла и поймы. Максимальную биомассу (до 209 г/м<sup>2</sup>) создавал биоценоз *Dreissena polymorpha*, который был наиболее богат и в качественном отношении (76 видов). Этот биоценоз характерен для слабозаиленных крупнопесчаных грунтов озерной и речной части водохранилища.

Таким образом, несмотря на то, что два водохранилища существенно различаются по времени существования, морфометрии, площади водной поверхности, гидрологическому режиму, структура донных сообществ и доминирующих комплексов в них практически идентичны. Зообентос представляет собой наиболее разнообразную группу водных животных, включающую представителей 8 типов и 17 классов. Только среди насекомых здесь обитают представители 12 отрядов, относящиеся к 78 семействам (Волга и ее жизнь, 1978; Щербина и др., 1997). Подавляющее большинство видов принадлежат к сем. *Chironomidae* - гетеротопным беспозвоночным, большую часть жизни проводящим в водной среде, среди гомотопных наиболее широко представлены олигохеты и моллюски. На долю трех указанных групп приходится большая часть зарегистрированных в водохранилищах видов:

	общее число видов	хирономиды	олигохеты	моллюски
Рыбинское	476	216	76	48
Горьковское	196	77	37	52

По показателям обилия зообентоса в настоящее время большая часть глубоководной зоны Рыбинского водохранилища оценивается как весьма высококормная (Пидгайко и др., 1968), а центральная часть Главного плеса - высококормная. Затопленная суша озерной части Горьковского водохранилища до конца 70-х годов характеризовалась как мало-

кормная или средnekормная, а затопленное русло - выше средней кормности. С конца 80-х годов обе зоны характеризуются как весьма высококормные. Прибрежная зона обоих водохранилищ относится к средnekормным участкам, а зона возможного осушения и склон речных участков водохранилищ - к весьма высококормным. Кормовая ценность макрозообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ определяется преобладанием среди донных макробеспозвоночных крупных олигохет (*Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*), хирономид (*Chironomus plumosus*, *C. muratensis*, *Lipiniella araeicola*) и моллюска *Dreissena polymorpha*. Анализ содержимого кишечника плотвы Рыбинского водохранилища показал, что особи массой более 300 г потребляли дрейссену размером от 6 до 20 мм, что необходимо учитывать при определении запасов кормовой дрейссены в водоемах бассейна Верхней Волги.

Сапробиологический анализ показал, что по структуре донных беспозвоночных мелководная зона обеих водохранилищ является  $\beta$ -мезосапробной, а русловые участки озерной части водохранилищ -  $\alpha$ -мезосапробными. Вся глубоководная зона речных плесов водохранилищ и Главный плес Рыбинского водохранилища (исключая затопленные русла рек) по величине индекса сапробности являются  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробными.

### СОСТОЯНИЕ ИХТИОЦЕНОЗОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ РЫБОРАЗВЕДЕНИЯ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ<sup>1</sup>

Водохранилища, в отличие от большинства естественных озер, включают разнообразные биотопы с выраженными градиентами и динамикой абиотических и биотических факторов. С этим связана значительная неоднородность пространственного распределения гидробионтов и, в частности, рыб, которые за счет высокой подвижности достаточно наглядно и оперативно отражают экологическую ситуацию в водоеме: избегая зоны действия негативных факторов, они создают скопления на участках с благоприятными условиями существования.

В 70-80-е годы в распределении рыб в Рыбинском водохранилище наметилась тенденция к образованию наиболее плотных скоплений над руслами и прирусловыми участками Главного и речных плесов (Экологические факторы..., 1993). В этот же период благоприятная ситуация для образования скоплений начала складываться и на затопленной пойме, где за счет гидродинамических процессов, способствующих аккумуляции органического вещества, сформировались продуктивные биотопы, используемые рыбой для нагула. За счет пойменных участков произошло расширение ареала распространения относительно устойчивых скоплений рыб, которое сопровождается возрастанием роли мелководий в формировании рыбопродуктивности водохранилища. Основным фактором, ограничивающим развитие данного процесса, является высокая гидродинамическая активность на этих местообитаниях, зависящая от погодных условий и уровня режима. Образующиеся здесь скопления рыб характеризуются более низкой временной и пространственной стабильностью по сравнению с русловыми участками.

В настоящей главе представлены результаты работ, которые являются продолжением многолетнего мониторинга состояния рыбного сообщества Рыбинского водохранилища. Для анализа распределения, численности, плотности и размерной структуры популяций использованы материалы комплексной экспедиции, проведенной в конце августа - начале сентября 1998 г., во время которой были выполнены эхометрические съемки, а также более 20 тралений на 8 постоянных станциях по всей акватории водохранилища (рис. 13.1). Нерестовые скопления рыб на нерес-

---

<sup>1</sup> Глава написана Ю.В. Герасимовым, С.Н. Надировым и Д.А. Новиковым

тилищах Волжского плеса исследовали весной 1995-1998 гг., лов осуществлялся стандартным набором жаберных сетей с ячейей 35-70 мм.

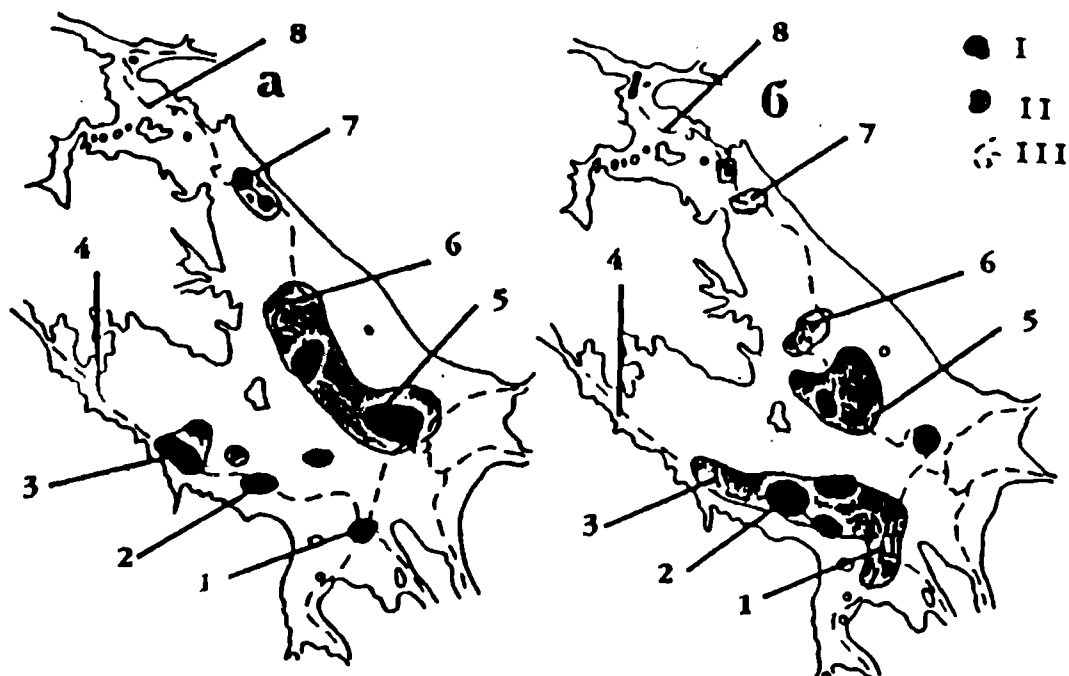


Рис. 13.1. Схема расположения стандартных станций тралового лова и распределение наиболее плотных скоплений придонных (а) и пелагических (б) рыб в 80-е годы (Экологические факторы..., 1993): 1 - Бабыи горы, 2 - Горькая соль, 3 - Брейтово, 4 - Первомайка, 5 - Городок, 6 - Ягорба, 7 - Мякса, 8 - Любец; плотность рыб: I - более 150 кг/га, II - 100-150 кг/га, III - русла рек

Эхометрические съемки проводились с борта экспедиционного судна при средней скорости движения 4.5 км/ч широкоэкранным эхолотом Lowrance LMS-350A (частота локации 192 кГц, рабочий угол датчика 20°, точность определения координат  $\pm 15$  м) со встроенным компьютером и навигационным модулем LGC-1, работающим в системе спутникового определения координат. Использование встроенного компьютера позволяет автоматически отфильтровывать посторонние «шумы» и идентифицировать рыбу, разделяя ее на 4 размерные группы с установленными эмпирически границами: мелкая <20 см, средняя 20-40 см, крупная 40-100 см, очень крупная >100 см. Вертикальное распределение рыб оценивали по их численности в слоях 0-4, 4-8, 8-12 и >12 м. Определение глубины и подсчет количества рыбы производили с интервалом 20 с, что соответствует расстоянию около 25 м.

Плотность рыбы в трех верхних слоях находили по формуле (1), в нижнем слое по формуле (2):

$$p = N \cdot 10000 / S \cdot d, \quad (1)$$

$$p = 4 / h_{\text{ср}} \cdot N \cdot 10000 / S \cdot d, \quad (2)$$

где  $p$  - плотность рыб (экз./га),  $N$  - общее количество рыбы в слое за время съемки,  $S$  - путь (м),  $d$  - средний диаметр сканирующего луча в слое (м),  $h_{\text{ср}}$  - средняя толщина нижнего слоя (м), найденная по формуле (3):

$$h_{\text{ср}} = \Sigma h / n, \quad (3)$$

где  $h$  - толщина слоя в каждой отметке,  $n$  - количество отметок.

Ихтиомассу рассчитывали по формуле (4):

$$m = (N_1 \cdot w_1 + N_2 \cdot w_2 + N_3 \cdot w_3) \cdot 10000 / S \cdot d, \quad (4)$$

где  $m$  - ихтиомасса (кг/га),  $N_1, N_2, N_3$  - количество особей различных размерных групп,  $w_1, w_2, w_3$  - средняя масса рыбы (кг) соответствующей размерной группы, определенная по данным параллельного тралового лова.

Общую плотность и ихтиомассу определяли суммированием их значений в исследованных слоях. На основании показаний эхолота на каждой станции в выделенных слоях проводили 5-минутное прицельное траление мальковым тралом (длина 16 м, раскрытие по горизонтали 12 м, по вертикали 1.5 м). Вся пойманная молодежь просчитывалась по видам. Параллельно использовали донный трал длиной 26 м с раскрытием по горизонтали 8 м и по вертикали 2 м, продолжительность траления составляла 30 мин.

Для анализа биотического разнообразия уловов использовали индекс Шеннона (Shannon, Weaver, 1963). Видовую структуру уловов (представленность отдельных видов) оценивали на основании «показателя постоянства» (Bodenheimer, 1955, цит. по: Дажо, 1975), включающего следующие градации:

П - постоянные виды (встречаются более чем в 50 % выборок),

Д - дополнительные виды (в 25-50 % выборок),

С - случайные виды (менее чем в 25 % выборок),

О - вид в уловах отсутствует.

Осенью 1998 г. в траловых уловах было отмечено 16 видов рыб (табл. 13.1) из 38 обитающих в настоящее время в Рыбинском водохранилище и его притоках (Современное состояние..., 1997). Общее количество постоянных видов, в число которых повсеместно входили лещ, синец и судак, в уловах донного трала равнялось 6, малькового - 7. В 80-е годы в траловых уловах насчитывали 7-9 видов, при этом в скоплениях придонных и пелагических рыб постоянно встречались от 2 до 4 видов (Экологические факторы..., 1993).

Таблица 13.1

**Характеристика встречаемости и относительная численность  
отдельных видов в скоплениях рыб  
(1 - показатель постоянства, 2 - % от общей численности)**

Виды	Придонные скопления		Пелагические скопления	
	1	2	1	2
Лещ	П	46.7	П	6.4
Синец	П	24.7	П	38.4
Плотва	П	9.0	Д	2.5
Густера	П	7.6	Д	0.6
Судак	П	5.9	П	24.8
Чехонь	Д	0.8	П	1.4
Налим	П	1.4	О	-
Окунь	Д	0.8	П	2.8
Язь	С	0.3	О	-
Ерш	С	0.3	С	0.3
Белоглазка	С	1.4	О	-
Щука	С	0.8	С	0.1
Пелядь	С	0.3	С	0.1
Корюшка	О	-	П	12.3
Тюлька	О	-	Д	0.1
Уклея	О	-	П	10.2

*Примечание.* Прочерк - отсутствие вида.

Основу придонных скоплений (более 70 % уловов) в 1998 г., как и в 80-х годах (Экологические факторы..., 1993), формировали лещ и синец (табл. 13.1). Численность ерша, составлявшая в 70-х и 80-х годах до 20 % от общей (вид занимал третье место в уловах донного трала), резко снизилась. В пелагических тралах, как и ранее, преобладали синец, корюшка и молодь судака, но изменилось их соотношение. В уловах малькового трала с конца 80-х до середины 90-х годов доля молоди судака снижалась: в 1989 г. она составляла 10 % от общего количества молоди, в 1994-1995 гг. - всего 0.5-2.9% (Современное состояние..., 1997), а в настоящее время ее вклад увеличился до 25 % (см. табл. 13.1). Нами отмечено также увеличение уловов половозрелого судака донным тралом в среднем до 21 экз. за 1 час траления, что выше показателей предыдущих лет (Стрельников, 1996).

Размерный состав выборок леща и синца аппроксимируется двухвершинными кривыми, что соответствует двум преобладающим в уловах размерным группам (рис. 13.2). У синца особи с длиной тела 16-18 и

26-28 см в сумме составили свыше 75 % всего улова, а у леща наиболее многочисленными были рыбы длиной 16-19 и 34-37 см. Наличие данных групп, по-видимому, обусловлено тем, что в водоеме (и, соответственно, в уловах) у этих видов рыб преобладают два многочисленных высокоурожайных поколения 1989-1990 и 1994-1995 гг.

Судак в уловах в основном был представлен одной группой особей с размерами от 35 до 45 см (см. рис. 13.2), численность более крупных (т.е. старше 6-7 лет) рыб не превышала 10 %. Это свидетельствует о том, что в настоящее время сохраняется тенденция усиленного вылова рыб старших возрастов, которая отмечалась с конца 80-х годов (Современное состояние..., 1997).

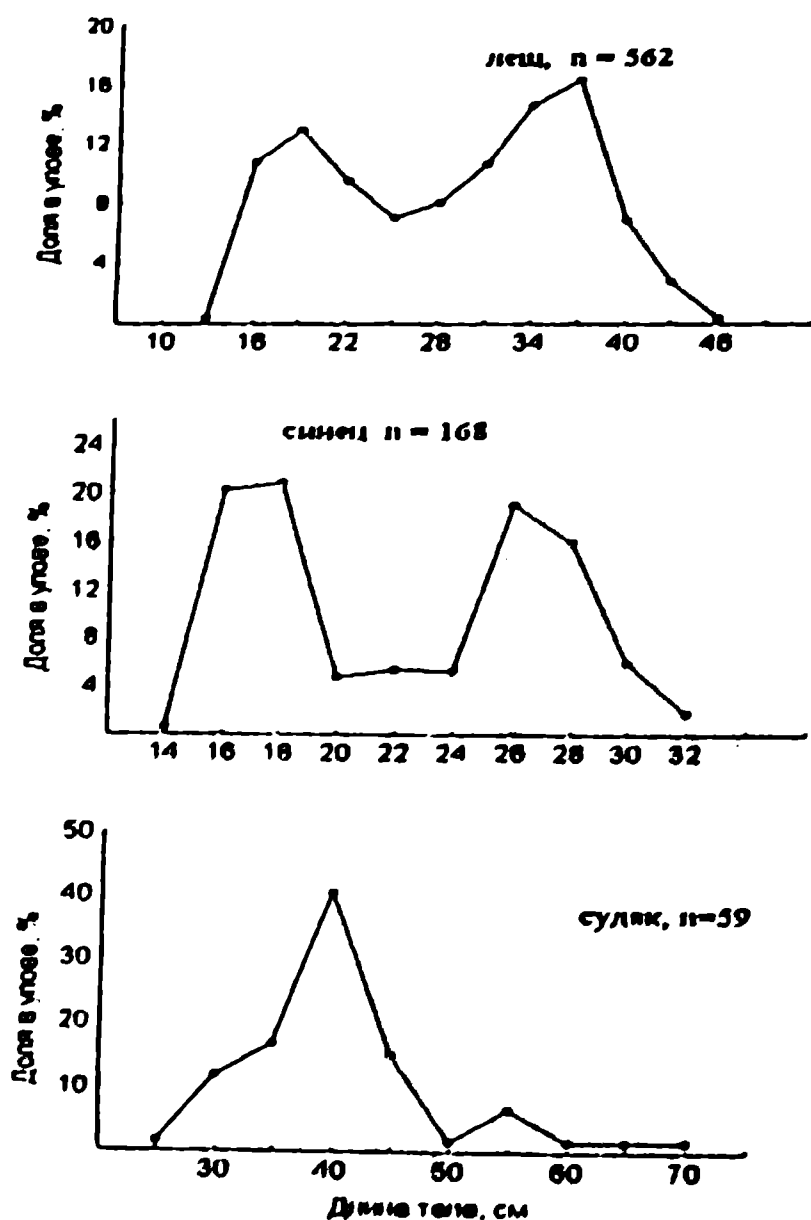


Рис. 13.2. Размерный состав леща, синца и судака в Рыбинском водохранилище в августе - сентябре 1998 г.



Видовое разнообразие придонных уловов было несколько выше, чем в толще воды, значения индекса Шеннона изменялись, соответственно, в пределах 0.68-1.79 и 0-1.58 (средние 1.29 и 1.12). При этом величины индекса, равные или близкие к нулю, получены только для пелагических уловов, состоящих из одного вида рыб. Аналогичная тенденция прослеживалась и в предыдущие годы, однако тогда в целом отмечались более низкие индексы видового разнообразия - 0.05-0.69 на пойме и 0.01-1.66 на русле при средних 0.46 и 1.06 (Экологические факторы..., 1993). Увеличение индекса Шеннона свидетельствует о том, что видовой состав сообществ стал более сложным, а вклад каждого вида более равномерным. Данная тенденция прослеживается при сравнении придонных и пелагических скоплений, а также уловов 1998 г. и предыдущих лет.

Скопления рыб с высокой плотностью в августе-сентябре 1998 г. были выявлены на всех исследованных станциях (табл. 13.2). Наибольшие ихтиомассы (631 кг/га) получены для участков, расположенных вдоль затопленного русла р. Шексны, и значительно меньшие (423 кг/га) вдоль затопленного русла р. Мологи.

Таблица 13.2

**Ихтиомасса (кг/га) на стандартных русловых станциях в августе-сентябре 1998 г. по данным эхолотных съемок**

Станции	Размерные группы			Общая ихтиомасса
	мелкая	средняя	крупная	
Бабьи горы	31.6	154.2	63.8	249.6
Горькая соль	55.6	262.0	143.1	440.7
Брейтово	37.4	167.3	199.3	404.0
Первомайка	87.9	360.2	129.4	577.5
Мякса	76.8	403.8	171.0	661.6
Ягорба	111.6	437.5	95.6	644.7
Городок	77.3	304.0	216.0	597.3
Среднее	68.3	298.4	145.5	512.2

Ихтиомасса в придонном слое одновременно определялась на основании траловых уловов и эхосъемки. Разница между полученными двумя методами величинами, которая по данным предыдущих исследований не превышала 30 % (Экологические факторы..., 1993), в среднем составила 18 % (табл. 13.3).

Таблица 13.3

**Ихтиомасса в придонном слое по данным траловых уловов (1)  
и эхосъемки (2) в августе-сентябре 1998 г.**

Станции	Ихтиомасса, кг/га		Различие, %
	1	2	
Горькая соль	152.7	178.9	17
Брейтово	235.2	128.8	45
Мякса	161.6	141.4	12
Ягорба	139.2	115.5	17
Бабы горы	98.5	71.3	27
Среднее	159.4	116.1	18

В 1998 г. большинство тралений было приурочено к районам (см. рис. 13.1), где в 80-е годы отмечалась высокая плотность придонных и пелагических рыб. В открытой части водохранилища наиболее плотные скопления образовывали снеток (300-350 кг/га), синец (150-200 кг/га) и лещ (300-400 кг/га). Плотность пелагических рыб над излучинами затопленных русел достигала 200 кг/га и более, составляя в 1984-1988 гг. 49-76 % ихтиомассы, плотность придонных рыб оценивалась в 300 кг/га (Экологические факторы..., 1993). В настоящее время это соотношение сохраняется, и по данным 1998 г. доля пелагических рыб в общей ихтиомассе составляет 78 %.

Основные структурные характеристики пелагических ихтиоценозов демонстрируют значительное сходство с полученными ранее (Экологические факторы..., 1993). Однако в 1998 г. на всех участках отмечалась более высокая ихтиомасса, а повторная съемка, проведенная спустя две недели на двух станциях, зафиксировала еще большее ее увеличение (табл. 13.4).

Таблица 13.4

**Ихтиомасса (кг/га) по данным съемок 23 августа (над чертой)  
и 7 сентября (под чертой) 1998 г.**

Станции	Размерные группы			Общая ихтиомасса
	мелкая	средняя	крупная	
Бабы горы	<u>30.2</u>	<u>145.7</u>	<u>27.1</u>	<u>203.1</u>
	34.1	162.0	67.4	263.4
Горькая соль	<u>70.9</u>	<u>323.0</u>	<u>182.8</u>	<u>576.6</u>
	110.9	584.6	371.9	1067.5

Причина этого, по-видимому, кроется в гидрометеорологической ситуации, которая на протяжении всего периода исследований характеризовалась устойчивым штормовым ветром. Известно, что в открытой части водохранилища многие пелагические рыбы, в том числе и молодь, в штиль поднимаются к поверхности, а при появлении ветра уходят в более глубокие слои, избегая неблагоприятного волнового воздействия (Малинин, Литвинов, 1991). Аналогичная реакция была отмечена нами и для рыб мелководной зоны. При длительных ветрах и усилении гидродинамической активности рыбы мигрируют с мелководий в смежные биотопы - участки с большими глубинами, которые не подвержены ветровому воздействию. В результате подобных миграций существенно меняется качественная и количественная структура русловых ихтиоценозов. Это объясняет высокое видовое разнообразие уловов пелагического трала в 1998 г., в которых было отмечено значительное количество неполовозрелого леща и плотвы, основные места нагула которых приурочены к пойменным биотопам.

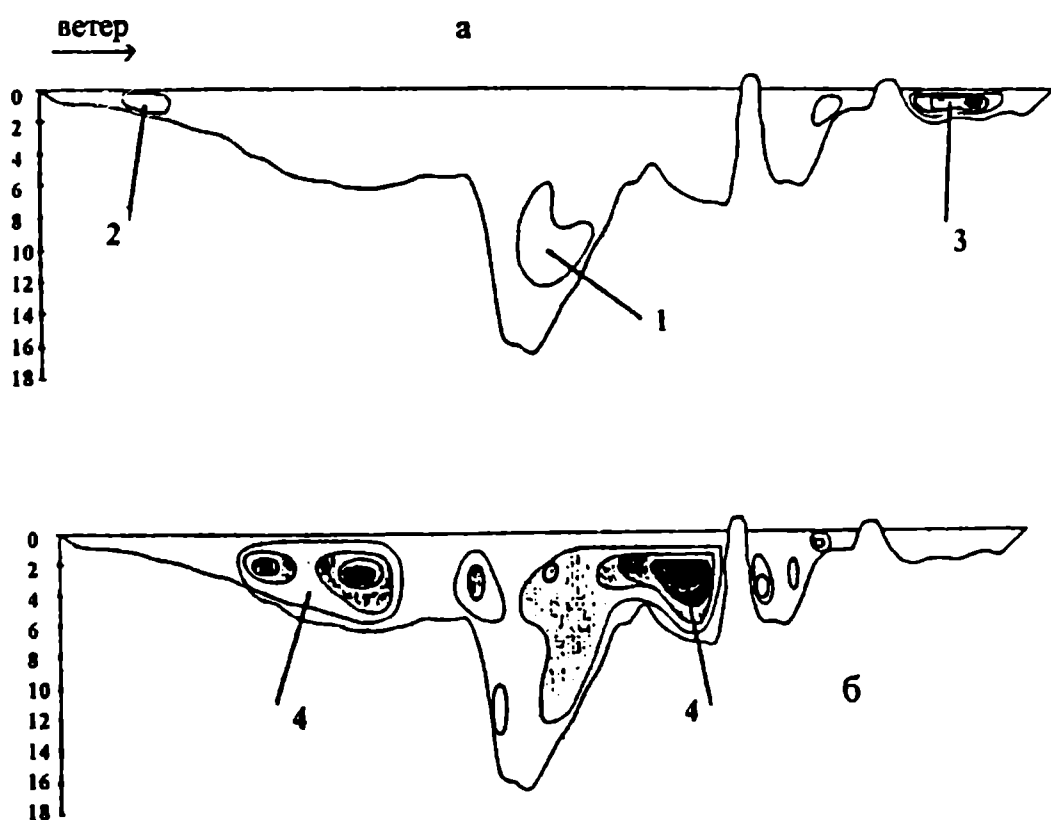


Рис. 13.3. Локализация скоплений рыб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища во время шторма (а) и в штиль (б) в августе-сентябре 1998 г. (по данным эхолотной съемки): 1 - русловые скопления, 2 - под береговым склоном, 3 - заостровные, 4 - пойменные; вертикальная ось - глубина, м

В штормовых условиях эхолот не регистрировал рыб на пойме, т.к. они в основном концентрировались на русловых местообитаниях, под наветренным коренным берегом и на участках защищенного островами мелководья (рис. 13.3,а). В штилевую погоду (рис. 13.3,б) наблюдалась противоположная картина - скопления рыб с высокой плотностью формировались на наиболее продуктивных местообитаниях поймы, а на русле оставались в основном типичные пелагические виды, которые практически не встречаются на пойме. Исследования, проведенные нами на пойме Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1992 г., показали, что плотность и устойчивость скоплений рыб на этих участках в значительной степени и отрицательно зависит от силы ветрового воздействия (рис. 13.4). Коэффициент корреляции между величиной уловов на местообитаниях с глубинами 4-6 м и скоростью ветра составил  $-0.66$  ( $P < 0.1$ ). Это еще раз подтверждает, что стабильно высокие ихтиомассы, зарегистрированные на русловых станциях в 1998 г., являются результатом миграции рыб с пойменных участков.

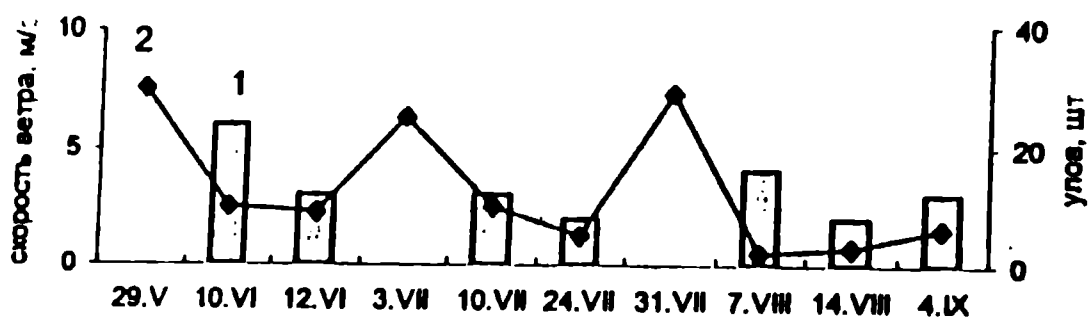


Рис. 13.4. Величины уловов (1) на пойменных местообитаниях (глубина 4-6 м) в зависимости от скорости ветра (2) в 1992 г.

По данным гидроакустической съемки в центральной части водохранилища (станция Ягорба), где волнение достигает максимальной силы, на пойме была зарегистрирована крайне низкая плотность рыб (табл. 13.5) при максимальной численности всех размерных групп в слое 4-8 м. В то же время на прирусловой пойме в самой узкой части Шекснинского плеса (станция Любец), где волнение при сходной силе ветра гораздо меньше, общая ихтиомасса была в 8 раз выше, а максимальная численность всех размерных групп отмечалась в слое 0-4 м.

Таблица 13.5

**Численность рыб разных размерных групп на пойменных и русловых местообитаниях в августе - сентябре 1998 г.**

Слой, м	Численность, шт./га			
	мелкие	средние	крупные	общая
Пойменный участок, ст. Ягорба				
0 - 4	32	21	0	53
4 - 8	75	59	0	134
ст. Любец				
0 - 4	356	563	188	1107
4 - 8	131	150	75	356
Русловой участок, ст. Городок				
0 - 4	0	0	0	0
4 - 8	132	78	12	222
8 - 12	428	356	84	868
> 12	194	158	22	374
ст. Мякса				
0 - 4	0	0	0	0
4 - 8	465	382	90	1237
8 - 12	250	110	5	365
> 12	119	34	0	153

Ветровое воздействие определило особенности горизонтального и вертикального распределения рыб в скоплениях, а также качественный и количественный состав ихтиоценозов и на русловых станциях, где наблюдалась сходная картина. В Главном плесе (станция Городок, см. табл. 13.5) рыба отсутствовала в слое 0-4 м, а максимальная плотность, половину которой составляли мелкие пелагические виды и молодь, отмечалась на глубине 8-12 м. На станции Мякса, расположенной в средней части Шекснинского плеса, рыба так же не обнаруживалась в верхнем 4-метровом слое, но максимум численности был отмечен на меньшей глубине - 4-8 м.

Состояние рыбных запасов определяется эффективностью их воспроизводства. При этом особенности нерестового периода (продолжи-

тельность нереста, сроки подхода производителей) в водохранилище в разные годы могут существенно различаться в зависимости от действия комплекса биотических и абиотических факторов (Поддубный и др., 1984; Современное состояние..., 1997). Исследования на нерестилищах Волжского плеса, выполненные в разные годы, показали, что параметры структуры нерестовых скоплений характеризуются определенной изменчивостью, зависящей в первую очередь от особенностей уровня режима. Качественные различия в составе нерестовых скоплений связаны с изменениями встречаемости отдельных видов (табл. 13.6).

Таблица 13.6

**Встречаемость видов рыб в уловах на нерестилищах Волжского плеса**

Виды	Показатель постоянства		
	1995 г.	1997 г.	1998 г.
Лещ	П	П	П
Синец	П	П	П
Плотва	П	П	П
Судак	С	П	П
Щука	Д	Д	Д
Густера	П	П	П
Окунь	П	Д	П
Язь	С	С	С
Чехонь	Д	С	С
Жерех	С	С	О
Карась	Д	С	С
Берш	Д	Д	Д
Налим	С	О	О

В 1995 г. судак относился к случайным видам с встречаемостью 17 %, а в 1997-1998 гг. он был обнаружен более чем в 50 % выборках. Встречаемость чехони и карася в уловах 1995 г. составляла 40-50 %, а в последующие годы не превышала 10 %. Лещ, синец, плотва и густера присутствовали в уловах постоянно, варьировала только плотность их нерестовых скоплений. Наиболее мощные подходы этих видов отмечались в третьей декаде апреля – первой декаде мая (рис. 13.5)

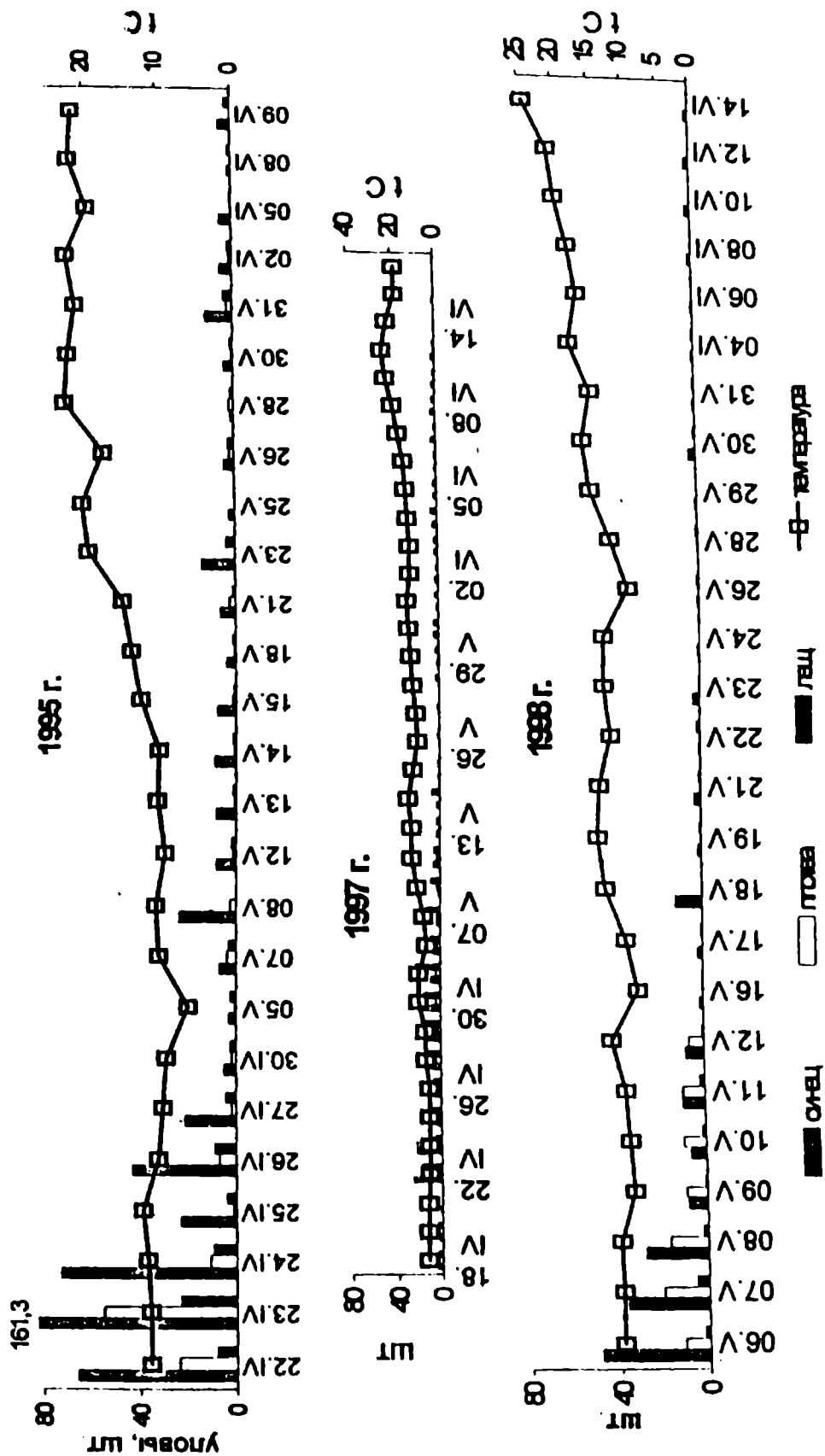


Рис. 13.5. Количественная характеристика уловов и температура воды на защищенных мелководьях Волжского плеса в период нереста 1995 - 1998 гг.

Сравнительный анализ уловов на усилие (экз. на 1 сеть в сутки) показал, что межгодовые колебания численности рыб на нерестилищах могут быть весьма значительными. За три года наблюдения максимальные уловы были получены в 1995 г., в 1997 г. интенсивность подхода производителей снизилась в 2-2.5 раза, в 1998 г. снова наблюдался некоторый рост этого показателя. Снижение уловов в 1997 г. стало следствием аномально низкого уровня водохранилища в течение всего летнего периода 1996 г. Это привело к зарастанию мелководий высшей водной растительностью практически вдоль всей береговой линии и создало избыток нерестового субстрата. В результате производители более равномерно распределились по всей мелководной зоне, а интенсивность их захода на защищенные участки и в притоки снизилась. Подобное явление отмечалось и ранее (Ильина и др., 1978). Негативное воздействие ветрообусловленной гидродинамики в течение безледного периода 1997 г. при нормальном уровне водохранилища привело к сокращению площадей зарастания, за счет чего интенсивность заходов производителей на традиционные нерестилища начала восстанавливаться.

Межгодовая изменчивость свойственна также таким параметрам, как время массового подхода производителей и начало нереста. В 1995 и 1997 гг. первые особи синца с текучими половыми продуктами были отмечены в третьей декаде апреля при температуре воды 11 и 9.5 °C, и массовое икрометание проходило соответственно с 23 по 30 апреля и с 1 по 5 мая. При похолодании в начале мая 1995 г., когда температура воды снизилась до 6.2 °C, улов на усилие существенно уменьшился за счет того, что производители ушли с мелководий. Нерест плотвы начинался при температуре воды 9.3-9.7° C и длился в 1995 г. с 12 по 21 мая, а в 1997 г. с 30 апреля по 11 мая, после чего вид практически исчезал из уловов. В 1997 г. для этого вида отмечены самые ранние за многолетний период наблюдения сроки нереста (в предыдущие годы его начало не фиксировалось ранее 2 мая (Современное состояние..., 1997)). В отличие от двух предыдущих лет, в 1998 г. икрометание у плотвы и синца происходило одновременно - с 6 по 18 мая (табл. 13.7). Нерест леща каждый год начинался во второй половине мая при температуре воды 15.0 °C и выше и заканчивался в первой декаде июня.

Таблица 13.7

**Динамика относительного количества (% от общей численности) отнерестившихся производителей в уловах на нерестилищах Волжского плеса в мае 1998 г.**

Вид	6 V	7 V	8 V	9 V	10 V	11 V	12 V	16 V	17 V
Синец	5	10	80	30	32	32	56	53	87
Плотва	-	10	70	35	43	50	57	50	70



Сроки подхода производителей разных видов и начало их нереста, которые в указанные годы совпадали со средними многолетними датами, зависят от уровня водохранилища и температуры воды. У плотвы и леща сдвиги в датах начала нереста связаны в основном с наступлением нерестовых температур (необычно ранний нерест плотвы отмечен теплой весной в 1997 г.). Нерест синца происходит в более ранние сроки, когда существует высокая вероятность недостаточной обводненности нерестового субстрата, поэтому его начало в большей степени определяется уровнем режимом. При позднем залитии нерестилищ нерест синца начинается только после обводнения нерестового субстрата, независимо от наступления нерестовой температуры (в 1995 г. он начался при 11 °С, а в 1997 г. при 9.5 °С).

В конце мая на мелководьях наблюдается некоторое увеличение уловов (см. рис. 13.5), связанное с началом формирования нагульных скоплений, которые состоят в основном из неполовозрелых особей леща и синца. Эти скопления крайне не стабильны и реагируют на колебания уровня. Высокая чувствительность сеголеток рыб к изменениям уровня отмечалась также Л.К. Ильиной (1968).

Исследования, выполненные в 1994 г. на заостровных мелководьях Волжского плеса (рис. 13.6), показали, что нагульные скопления неполовозрелых леща, синца и плотвы (длина особей 15-18 см) образовались во второй декаде июня, достигли пика численности ко второй декаде июля при повышении уровня до максимальной отметки, но через месяц, при снижении уровня на 0.5 м, практически исчезли.

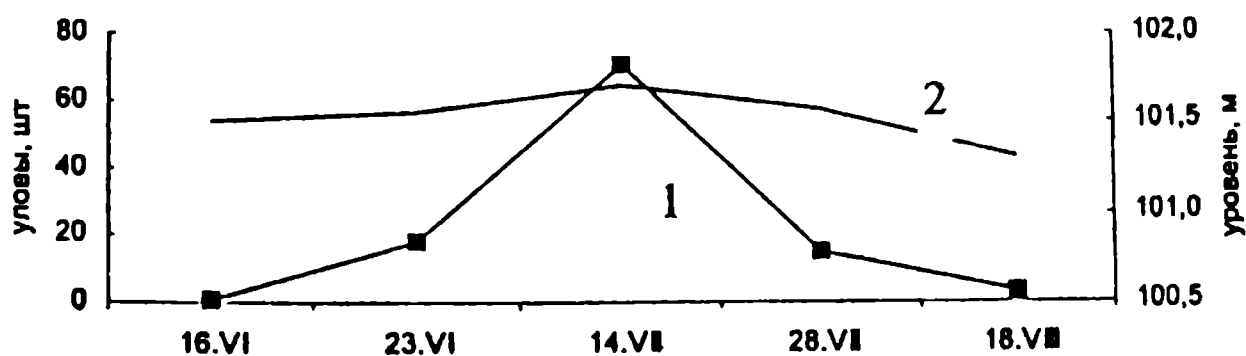


Рис. 13.6. Динамика уловов (2) на мелководном (глубина 2-2.5 м) защищенном участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища в зависимости от изменения уровня (1) в 1994 г.

Чувствительность рыб к изменениям уровня возрастает, если рыбы находятся на более мелководных участках. В 1994 г. в открытом прибрежье с глубинами более 4 м уловы уменьшились в 6 раз при сработке уровня на 1.5 м, а на заостровных мелководьях с максимальной глубиной 2.5 м - в 7 раз при снижении уровня на 0.5 м. Регрессионный анализ показал значимую связь уловов с изменением уровня водохранилища ( $R^2 = 0.996$ ,  $P < 0.01$ ).

Полученные нами данные свидетельствует о сравнительно стабильном состоянии рыбного сообщества Рыбинского водохранилища, которое отмечалось в 70-80-е годы (Экологические факторы..., 1993) и сохраняется в настоящее время. Межгодовые вариации параметров структуры ихтиоценозов определяются интенсивностью воздействия абиотических факторов - гидродинамики, уровня режима, а также естественным чередованием урожайных и неурожайных поколений.

Рыбопродуктивность водохранилищ зависит в основном от их географического положения. При этом большое значение имеют морфометрические особенности водоема, внешний водообмен, уровень режим, площади мелководий, степень антропогенного воздействия, а также естественное чередование урожайных и неурожайных поколений рыб. В пределах одной географической зоны рыбопродуктивность озеровидных малопроточных водохранилищ, к числу которых относится Рыбинское, в 2-3 раза выше, чем более проточных русловых - таких как Горьковское (Водохранилища..., 1986).

Представленные выше данные свидетельствует о сравнительно стабильном состоянии рыбного сообщества Рыбинского водохранилища, которое отмечалось в 70-80-е годы (Экологические факторы..., 1993) и сохраняется в настоящее время. Анализ уловов научно-исследовательского трала (рис. 13.7) и данных гидроакустических съемок (рис. 13.8) указывает на отсутствие тенденции к их уменьшению или возрастанию.

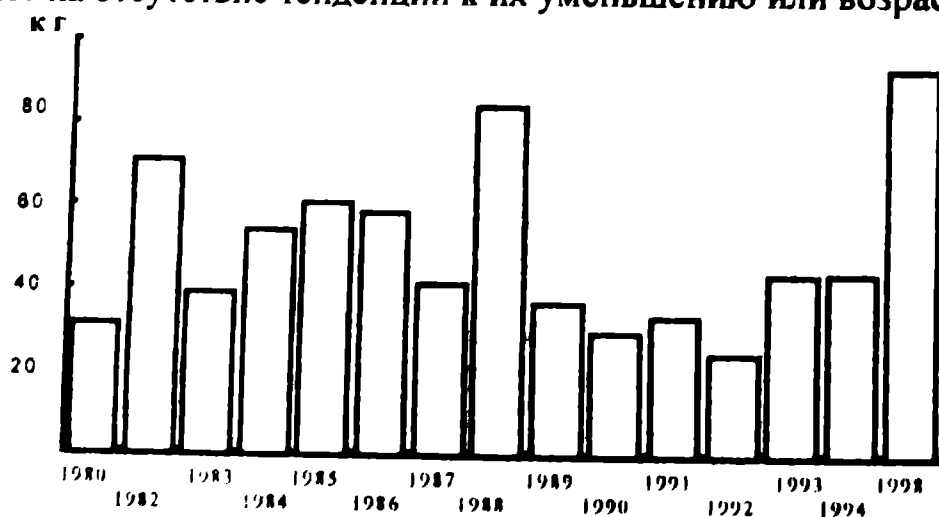
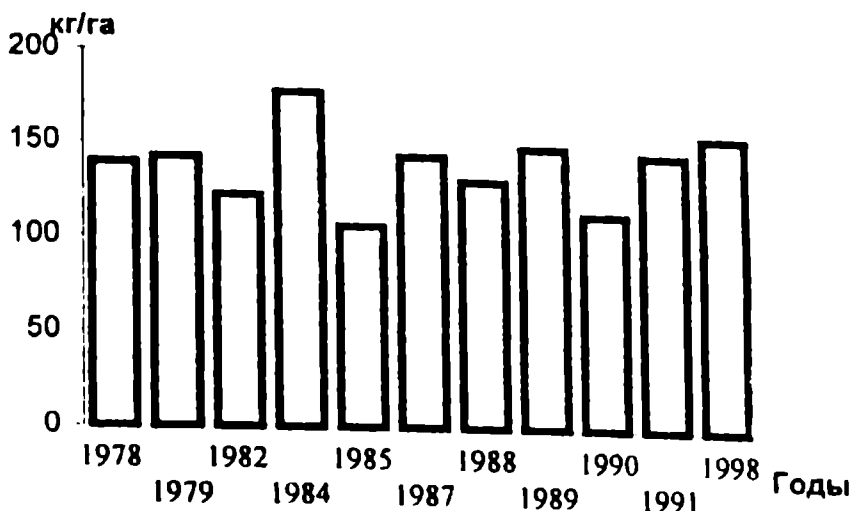
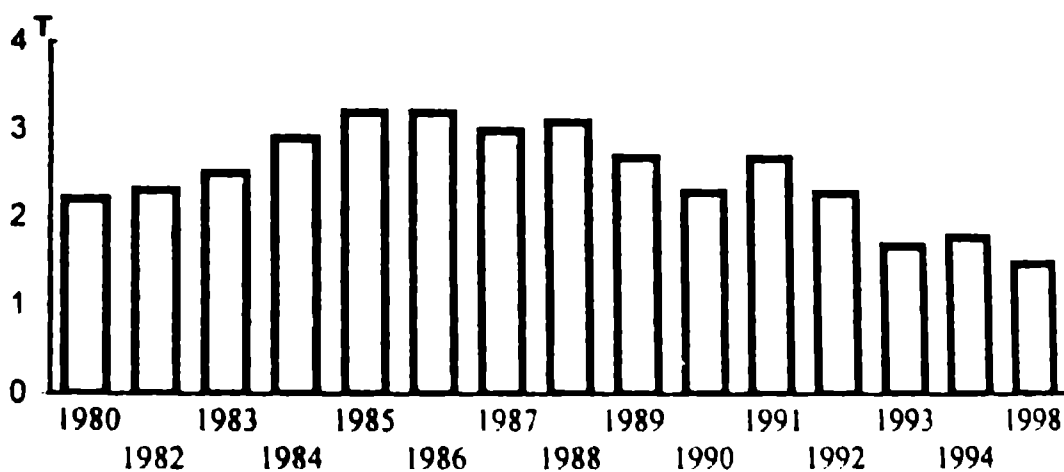


Рис. 13.7. Средние уловы за 1 час траления научно-исследовательского трала в разные годы. Здесь и на рис. 13.8, 13.9: данные 1978-1994 гг. по: Современное состояние..., 1997; 1998 г. - данные автора



**Рис. 13.8. Средняя ихтиомасса по данным гидроакустических исследований в разные годы**

Об удовлетворительном состоянии ихтиоценозов свидетельствуют показатели размерно-весовой структуры и воспроизводства популяций промысловых видов рыб, сравнительно высокий предельный фактический возраст промысловых особей и многоструктурность возрастного состава (Современное состояние..., 1997). Однако фактические уловы последних лет не соответствуют результатам исследований: статистика вылова показывает, что в последние годы он сократился вдвое (рис. 13.9).



**Рис. 13.9. Общий промысловый вылов рыбы в Рыбинском водохранилище в разные годы**

Основная причина такого несоответствия, по-видимому, кроется в снижении контроля за промысловым рыболовством, что приводит к недоучету изымаемой из водоема рыбной продукции. По нашим оценкам с учетом любительского рыболовства в водохранилище ежегодно добывается около 3.5 тыс. т рыбы, т.е. примерно такое же количество, как и в середине 80-х годов. Однако положение с промысловой отчетностью не

позволяет с достаточной эффективностью проводить контроль за объемом вылова и прогнозировать оптимальную интенсивность промысла на последующие промысловые сезоны (Современное состояние ..., 1997).

В условиях рыночных отношений перспектива развития рыбного хозяйства на Рыбинском водохранилище, как, впрочем, и на любом естественном водоеме, будет зависеть от стабильности запасов, которые в свою очередь должны обеспечить гарантированный вылов и соответствующую прибыль. Современный «дикий» промысел может существовать только в условиях экономической и правовой неопределенности, и он, в конечном итоге, приведет к истощению запасов и деградации рыбной промышленности на данном водоеме.

Вместе с решением экономических и правовых вопросов остается актуальным контроль за состоянием природной среды. Поступление загрязняющих веществ и их аккумуляция в донных отложениях оказывает негативный эффект на качество рыбной продукции. Однако даже полное прекращение сброса загрязняющих веществ в водоем не даст моментального снижения содержания вредных химических соединений в рыбе, т.к. токсиканты, содержащиеся в донных отложениях в виде устойчивых соединений, еще длительное время будут попадать в рыбу по пищевым цепям.

Еще одна проблема связана с большим количеством водопользователей, требования которых к режиму эксплуатации водохранилища часто не совпадают, а иногда диаметрально противоположны. Это в первую очередь касается режима уровня, антропогенное регулирование которого накладывается на естественное чередование многоводных и маловодных лет. При неуверенном гидрометеорологическом прогнозе это может привести к негативным и даже катастрофическим последствиям для рыбных запасов (Герасимов, Поддубный, 1999). В перспективе единственным водопользователем, эксплуатирующим запасы диких рыб водохранилища, должно остаться любительское рыболовство.

Перечисленные проблемы затрудняют рациональное использование рыбных запасов и вряд ли могут способствовать притоку инвестиций, без которых невозможно решать задачи интенсификации и рационализации рыбного промысла.

На наш взгляд, будущее рыбного хозяйства на Рыбинском водохранилище связано с искусственным получением продукции при использовании водных ресурсов водоема, что должно резко сократить их себестоимость. Наиболее перспективны садковые хозяйства для подращивания рыбы из посадочного материала, получаемого на рыбоводных предприятиях индустриальных центров, где для выращивания рыбы используется попутное тепло и рециркулируемая среда. Размещать садковые хозяйства можно на заранее выбранной «чистой» акватории - в заливах по берегам водохранилища, куда не проникает загрязнение или эстуариях малых притоков, чистоту которых легче контролировать. Кроме того, садковая технология позволяет избегать контакта рыбы с донными отложениями, что также обеспечит получение экологически чистой продукции.

### ПАРАЗИТЫ РЫБ<sup>1</sup>

При создании водохранилищ происходит смена исходного реофильного биоценоза на лимнофильный, формируется новое сообщество гидробионтов с иной видовой структурой и численностью. Эти изменения затрагивают также паразитов рыб. Формирование видового состава и численности различных таксономических групп паразитов происходит неодинаковыми темпами в зависимости от типа их развития. Первым складывается комплекс видов, развивающихся без смены хозяев (паразиты с прямым развитием). Паразиты со сложным развитием восстанавливают свою численность и видовое разнообразие спустя несколько лет после формирования планктонного и бентосного сообществ, а также ихтиофауны. В водохранилищах процессы формирования сообщества паразитов часто происходят на фоне интенсивного антропогенного воздействия.

#### ЦЕСТОДЫ ОТРЯДА *CARYOPHYLLIDEA* У РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Цестоды относятся к одной из самых массовых групп паразитов карпообразных и сомообразных рыб Волги, которые являются их основными хозяевами. Отряд *Caryophyllidea* (гвоздичники) насчитывает 126 видов (Протасова и др., 1990), на территории бывшего СССР обнаружено 20 из них (5 в бассейне Волги), относящихся к 9 родам (Определитель..., 1987). В качестве промежуточных хозяев гвоздичники используют олигохет.

В настоящем разделе рассматривается видовой состав гвоздичников в Рыбинском водохранилище и его притоках, распределение среди хозяев в зависимости от их возраста, многолетняя динамика зараженности рыб и влияние загрязнения на численность этих цестод. Материалом послужили сборы червей от рыб в районе п. Борок и п. Брейтово, а также в притоках, впадающих в Волжский плес (реки Сить, Сутка, Ильдь, Латка), в период 1988-1998 гг.

У рыб Рыбинского водохранилища обнаружены 3 вида гвоздичников, представляющих 2 семейства и 3 рода: сем. *Caryophyllaeidae* - *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) и *Archigetes sieboldi* (Leuckart, 1878); сем. *Lytocestidae* - *Caryophyllaeides fennica* (Schneider, 1902).

---

<sup>1</sup> Глава написана А.Е. Жоховым и М.Н. Пугачевой

*Caryophyllaeus laticeps* встречается в водохранилище только у густеры и леща; последний является его основным хозяином. Показатели зараженности рыб этим паразитом в зависимости от возраста приведены в таблице 14.1. Сеголетки леща, являясь планктофагами, кариофиллидами не поражаются, заражение происходит на втором году жизни. Показатели зараженности рыб (встречаемость паразита и индекс обилия) увеличиваются с возрастом, достигая максимальных значений у самых крупных и старых рыб. Рост зараженности отражает происходящую с возрастом специализацию леща на питании олигохетами и возрастающее их потребление. Промежуточными хозяевами *C. laticeps* служат олигохеты родов *Tubifex* и *Limnodrilus*.

Таблица 14.1

Распределение цестод *Caryophyllaeus laticeps* и *Caryophyllaeides fennica* в возрастном ряду популяции леща Рыбинского водохранилища

Длина рыб, мм	N	<i>C. laticeps</i>			<i>C. fennica</i>		
		n	E±m	M±m	n	E±m	M±m
40-60	67	1	1.49±1.48	0.015±0.013	5	6.8±3.0	0.08±0.04
61-120	96	14	14.6±3.6	0.34±0.12	30	31.6±4.8	0.76±0.16
121-180	104	33	31.7±4.6	0.78±0.2	10	9.5±2.9	0.1±0.033
181-240	35	23	65.7±8.0	10.7±4.9	0	0	0
241-300	34	21	61.8±8.3	12.3±3.7	1	2.94±2.9	0.18±0.018
301-360	67	51	76.1±5.2	18.4±4.1	0	0	0
361-420	58	53	91.4±3.4	45.3±7.9	0	0	0
421-500	5	5	100	53.4±7.7	0	0	0

Примечание. Здесь и в таблицах 14.2, 4-8: N - число исследованных рыб, n - число зараженных рыб, M - индекс обилия в экз.; E - встречаемость в %; m - ошибка средней.

Крайне низкая зараженность *C. laticeps* густеры, отмечаемая только у отдельных возрастных групп, позволяет считать ее случайным хозяином этой цестоды (табл. 14.2). Причина в том, что густера не приспособлена к питанию олигохетами, зарывающимися в грунт, и, в отличие от леща, не имеет выдвижного рта. Основными объектами питания густеры служат обитающие на поверхности грунта и растительности беспозвоночные, прежде всего, моллюски (Болдина, 1960).

Прогенетическая цестода *Archigetes sieboldi*, как и другие виды этого рода, способны достигать зрелости в олигохетах и в рыбах. Формы проявления прогенеза в жизненных циклах этих цестод могут варьировать и неодинаково проявляться в различных точках ареала (Kennedy, 1965). В Рыбинском водохранилище зрелые *A. sieboldi* встречаются как у рыб, так и у олигохет. Зараженность рыб этими гвоздичниками очень невелика, поэтому ниже (табл. 14.3) приведены лишь данные о времени и месте их находок. У олигохеты *Limnodrilus udekemianus* *A. sieboldi* был найден в небольшой реке Латке, загрязняемой стоками сыродельного завода (Поддубная и др., 1984).

Таблица 14.2

**Распределение цестод *Caryophyllaeus laticeps* и *Caryophyllaeides fennica* в возрастном ряду популяции густеры Рыбинского водохранилища**

Длина рыб, мм	N	<i>C. laticeps</i>			<i>C. fennica</i>		
		n	E±m	M±m	n	E±m	M±m
40-80	53	0	0	0	0	0	0
81-120	43	0	0	0	1	2.33±2.3	0.023±0.023
121-160	52	1	1.92±1.9	0.013±0.013	0	0	0
161-200	68	0	0	0	3	4.41±2.5	0.044±0.025
201-240	76	1	1.32±1.31	0.019±0.019	1	1.32±1.31	0.013±0.013
241-280	43	0	0	-	2	4.65±3.21	0.047±0.032
281-330	7	0	0	-	0	0	0

*Примечание.* Прочерк - отсутствие данных

Таблица 14.3

**Сведения о находках цестоды *Archigetes sieboldi* у рыб Рыбинского водохранилища**

Хозяин	Длина рыбы, мм	Число цестод	Плес водохранилища, пункт находки,	Дата находки
Лещ	382	1	Главный, против п. Брейтово	8 X 1992 г.
Лещ	375	5	Шекснинский, д. Торово	1 VI 1990 г.
Лещ	375	2	Шекснинский п. Кабачино	3 VI 1990 г.
Плотва	154	3	Волжский, против п. Борок	16 VI 1997 г.

Предполагаемыми промежуточными хозяевами *Caryophyllaeides fennica* служат олигохеты *Stylaria lacustris* и *Nais proboscideus*, обитающие в прибрежной зоне на растительности и поверхности грунта (Протасова и др., 1990). Из всех видов гвоздичников, найденных в водохранилище, эта цестода имеет наиболее широкий круг окончательных хозяев, паразитируя у язя, плотвы, леща и густеры. Закономерности распределения цестод в возрастном ряду популяции хозяина носят почти одинаковый характер у трех первых видов рыб (табл. 14.1, 14.4). Наиболее зараженными являются молодые рыбы, обитающие на мелководьях среди растительности и имеющие в этом возрасте смешанный тип питания. Наступающая позднее специализация в питании приводит к снижению зараженности рыб. Плотва переходит к питанию дрейссеной, лещ - донными олигохетами, язь - различными моллюсками и мальками рыб. Питание язя моллюсками, обитающими на растениях и грунте, приводит к тому, что *C. fennica* встречается у всех размерных групп данного вида, включая самых крупных. Этого не наблюдается у плотвы и леща, последние возрастные группы которых не подвержены инвазии. Менее других видов рыб заражена густера (см. табл. 14.2), у которой *C. fennica* чаще инвазирует особей среднего размера.

Таблица 14.4

**Распределение цестоды *Caryophyllaeides fennica* в возрастном ряду популяций язя и плотвы Рыбинского водохранилища**

Длина рыб, мм	N	n	E±m	M±m
Язь				
30-60	53	4	7.55±3.6	0.13±0.08
61-100	14	4	28.6±12.1	0.93±0.49
101-140	109	35	32.1±4.5	1.5±0.4
141-180	130	42	32.3±4.1	0.83±0.17
181-220	93	20	21.5±4.3	0.58±0.16
221-260	55	3	5.4±3.1	0.13±0.09
261-300	35	6	17.1±6.4	0.23±0.09
301-390	62	4	6.4±3.1	0.11±0.06
Плотва				
35-60	48	1	2.08±2.06	0.021±0.021
61-100	64	4	6.25±3.0	0.063±0.03
101-140	146	7	4.8±1.8	0.062±0.03
141-180	117	4	3.4±1.7	0.05±0.02
181-220	129	3	2.3±1.3	0.023±0.013
221-260	107	2	1.9±1.3	0.019±0.013
261-300	75	0	0	0
301-355	22	0	0	0



Рассматривая специфичность различных видов кариофиллид по отношению к хозяевам в Рыбинском водохранилище, легко заметить, что наиболее широко распространен *C. fennica*, паразитирующий у язя, плотвы, леща и густеры. *Caryophyllaeus laticeps* встречается у леща и густеры, *Archigetes sieboldi* также имеет двух хозяев - леща и плотву. У других видов карповых в водохранилище (синца, чехонь, уклейка, жерех, голавль) гвоздичники не обнаружены.

За время существования Рыбинского водохранилища произошли существенные изменения в специфичности кариофиллид и их обилии. До начала 70-х годов *Caryophyllaeus laticeps* был обычен у леща, густеры, синца, плотвы и язя (Столяров, 1952, 1954; Бабушкин, Тихомирова, 1964), а в Волге до ее зарегулирования он встречался также у ельца и голавля (Догель, 1940, цит. по: Богданова, Никольская, 1965). *Caryophyllaeus fennica*, напротив, проявлял крайне узкую специфичность и отмечался разными авторами только у плотвы (Изюмова, 1959; Бабушкин, Тихомирова, 1964).

Численность кариофиллид связана с обилием их промежуточных хозяев - олигохет. После заполнения водохранилища резко снизились численность и биомасса тубифицид, сохранившись на исходном уровне лишь в руслах затопленных рек. Позднее они стали постепенно нарастать и достигли своей стабилизации к шестому - седьмому годам существования водохранилища (Поддубная, 1988). Вслед за этим изменялась и численность гвоздичников: сначала она резко снизилась, в дальнейшем наблюдался ее подъем, а также расширение специфичности паразитов (табл. 14.5, 14.6).

Для характеристики динамики численности кариофиллид мы использовали данные по зараженности рыб, полученные в Волжском (в районах п. Борок, п. Переборы, и б.г. Молога), Главном (район п. Брейтово) и Моложском (у д. Противье) плесах в различные периоды формирования экосистемы водохранилища. Несмотря на то, что методики сбора материала, применяемые разными исследователями, а также места и даты сбора несколько различаются, тенденция в изменении численности цестод прослеживается достаточно четко.

Численность *Caryophyllaeus laticeps* у леща достигла максимума в конце 50-х годов и с тех пор остается почти неизменной (табл. 14.5). У остальных видов рыб она также была максимальной в эти годы, но в дальнейшем произошло ее снижение. В настоящее время у синца, язя и плотвы *C. laticeps* отсутствует, а у густеры встречается очень редко. В процессе формирования структуры биологических сообществ каждый из названных видов рыб нашел свою трофическую нишу и специализировался на питании определенной группой организмов. На современном

этапе синец в водохранилище является облигатным планктофагом, а плотва представлена растительноядной и дрейссеноядной морфами. В первые годы существования водохранилища недостаток специализированных объектов питания заставлял рыб потреблять не свойственных им донных олигохет, что приводило к высокой зараженности *C. laticeps*.

Таблица 14.5

**Многолетняя динамика зараженности карповых рыб  
цестодой *C. laticeps* в Рыбинском водохранилище**

Годы	N	Возраст рыб (годы), средняя длина (мм)	E	I	Источник сведений
1	2	3	4	5	6
<b>Лещ</b>					
1940	-	-	86.6	2-58	Догель, 1940 (по: Богданова, Никольская, 1965)
1942	15	2+ - 5+	26.6	1	Столяров, 1952
1945	15	-	40	3	Столяров, 1954
1947	15	-	80	3	то же
1955-1957	17	Промысловый	76.4	1-29	Изюмова, 1959
1961	6	346	71.4	1-48	Бабушкин, Тихомирова, 1964
1979	92	-	34.7	17.4	Куперман, 1979
<b>Густера</b>					
1945	15	-	0	0	Столяров, 1954
1947	15	-	46.6	3	то же
1948	10	-	50	5	то же
1954	22	-	9	0.09	Ройтман, 1957
1956-1957	15	Промысловый	6.6	1	Изюмова, 1959
<b>Синец</b>					
1945	15	-	0	0	Столяров, 1954
1947	15	-	66.6	4	то же
1948	10	-	40	2	то же
1954	24	-	0	0	Ройтман, 1957
1956-1957	20	Промысловый	0	0	Изюмова, 1959
1961	7	24.2	28.4	1	Бабушкин, Тихомирова, 1964

1	2	3	4	5	6
Плотва					
1942	30	2+ - 7+	0.33	3	Столяров, 1952
1945	15	-	26.6	4	Столяров, 1954
1947	15	-	46.6	3	то же
1948	10	-	50	5	то же
1956-1957	20	Промысловый	10	2	Изюмова, 1959
1961	17	21.7	5.8	1	Бабушкин, Тихомирова, 1964
Язь					
1942	30	2+ - 7+	0	0	Столяров, 1952
1945	15	-	26.6	7	Столяров, 1954
1947	15	-	33.3	7	то же
1948	10	-	80	8	то же

*Примечание.* Здесь и в табл. 14.6, 14.7 : I - средняя интенсивность инвазии или ее пределы, экз. Прочерк - отсутствие данных.

Плотва, изначально представленная в водохранилище одной исходной морфой, имела низкую зараженность *Caryophyllaeides fennica* (табл. 14.6). После разделения на две экоморфы оказалось, что растительная морфа сохранила низкий уровень инвазии гвоздичником, тогда как моллюсковая утратила этого паразита (Жохов, Касьянов, 1994).

Таблица 14.6

**Многолетняя динамика зараженности плотвы цестодой *C. fennica* в Рыбинском водохранилище**

Годы	N	Возраст рыб (годы), средняя длина (мм)	E	I	Источник сведений
1942 - 1948	45	2+ - 7+	0	0	Столяров, 1952, 1954
1956 - 1957	20	Промысловый	10	2	Изюмова, 1959
1961	17	21.7	11.7	1	Бабушкин, Тихомирова, 1964

Цестода *Caryophyllaeus laticeps* очень чутко реагирует на изменение экологических условий и служит хорошим показателем загрязнения водоемов. Это свойство *C. laticeps* объясняется высокой устойчивостью к загрязнению промежуточных хозяев - олигохет, поэтому в районах, подверженных сильному антропогенному воздействию, численность как олигохет, так и кариофиллид значительно возрастает. Шекснинский плес Рыбинского водохранилища, принимающий стоки промышленного комплекса г. Череповца, прекрасно иллюстрирует данную закономерность. В таблице 14.7 показана сравнительная динамика зараженности леща *C. laticeps* в Шекснинском и Волжском плесах. Особенно красноречиво о загрязнении Шекснинского плеса свидетельствует рост интенсивности инвазии рыб.

Таблица 14.7

**Динамика зараженности леща *C. laticeps* в Шекснинском и Волжском плесах Рыбинского водохранилища**

Годы	N	Возраст рыб	E	I	M	Источник сведений
Шекснинский плес						
1948	10	-	50	1	-	Столяров, 1954
1956-1957	19	Промысловый	84.2	1-71	-	Изюмова, 1959
1988-1991	43	-	90.7	2-246	56.5	Куперман, 1992
Волжский плес						
1947	15	-	80	3	-	Столяров, 1954
1956-1957	17	Промысловый	76.4	1-29	-	Изюмова, 1959
1988-1991	42	-	78.6	1-170	32	Куперман, 1992

Таким образом, в настоящее время цестоды отряда *Caryophyllidea* в Рыбинском водохранилище представлены 3 видами, численность их популяций достигла стабильного уровня, сформировалась специфичность цестод в результате пищевой специализации рыб. Высокий уровень зараженности лещей гвоздичниками в Шекснинском плесе свидетельствует о том, что этот участок водохранилища по-прежнему остается самым загрязненным, а цестода *C. laticeps* является хорошим биологическим показателем экологического состояния водоема.

## ЭКТОПАРАЗИТЫ ЛЕЩА И ОКУНЯ РЕЧНОЙ ЧАСТИ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА<sup>1</sup>

Количественные и качественные изменения в экологическом статусе гельминтологического комплекса возникают в условиях антропогенного воздействия на экосистемы (Ромашов, 1990). При этом в отличие от эндопаразитов, к которым относятся цестоды, эктопаразиты, в том числе и моногенеи (*Monogenea*), несколько иначе реагируют на состояние внешней среды. При антропогенном эвтрофировании водоемов, как правило, происходит резкое обеднение качественного и количественного состава фауны этих организмов (Костарев, 1979; Аникиева, 1982; Богданова, 1988; Жохов, 1987; Жарикова, 1993). Паразитологические материалы достаточно точно отражают ситуацию в водоеме и могут быть использованы при оценке его состояния.

Цель настоящего исследования - используя метод паразитологической индикации, оценить экологическое состояние верхней части Горьковского водохранилища, на участках, которые испытывают загрязняющее воздействие бытовых и промышленных стоков. В июне 1993 г. было проведено паразитологическое обследование лещей (*Abramis brama* L.) и окуней (*Perca fluviatilis* L.) в зоне сброса городских очистных сооружений г. Рыбинска (русло р. Волги), а также в р. Черемухе в черте города.

В фауне эктопаразитов леща были обнаружены пять видов моногеней - *Dactylogyrus auriculatus* Nord., *D. falcatus* Wedl., *D. wunderi* Bych., *D. zandti* Bych., *Diplozoon paradoxum* Nord., а также пиявки *Caspiobdella fadejewi* Epst., копеподы *Ergasilus sieboldi* Nord., метацеркарии трематод *Rhipidocotylt companula* Duj. (их мы условно относим к эктопаразитам, так как они находятся под жаберным эпителием). На окуне обнаружены моногенеи *Ancyrocephalus percae* Erg. и метацеркарии *Vucephalus polymorhus* Baer.

Наименьшая зараженность лещей эктопаразитами, состав которых становится беднее в загрязненных водах, зарегистрирована в районе сброса городских стоков г. Рыбинска. Здесь в паразитофауне рыб были обнаружены лишь сосальщики рода *Diplozoon*, моногенеи рода *Dactylogyrus* и копеподы *E. sieboldi* полностью отсутствовали, зараженность метацеркариями трематод и пиявками снижалась (табл. 14.8). По общепринятой классификации этот район можно отнести к сильно загрязненным (полисапробным).

Состав эктопаразитов рыб р. Черемухи в районе г. Рыбинска позволяет отнести ее к водоемам средней степени загрязненности

---

<sup>1</sup> Раздел написан Т.И. Жариковой

( $\alpha$ -мезосапробным). Здесь отмечается наличие моногеней рода *Dactylogyrus*, зараженность рыб которыми ниже по сравнению с более чистыми водоемами. Уровень инвазии моногеней из рода *Diplozoon*, наоборот, выше по сравнению с менее загрязненными участками. Возрастает и зараженность рыб метацеркариями трематод по сравнению с зоной сильного загрязнения.

Таблица 14.8

Численность эктопаразитов леща на исследованных участках  
Горьковского водохранилища

Виды	Р. Черемуха		Русло Волги	
	Е	М $\pm$ m	Е	М $\pm$ m
<i>Dactylogyrus spp.</i>	76.9	7.2 $\pm$ 0.4	0	0
<i>Diplozoon paradoxum</i>	61.5	2.3 $\pm$ 0.3	54.5	1.1 $\pm$ 0.1
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	53.8	2.2 $\pm$ 0.6	45.4	2.1 $\pm$ 0.4
<i>Caspiobdella fadejewi</i>	46.2	0.9 $\pm$ 0.1	36.4	1.3 $\pm$ 0.2
<i>Ergasilus sieboldi</i>	23.1	0.6 $\pm$ 0.1	0	0

В р. Черемухе, кроме лещей, было обследовано 5 окуней. При этом только на одной рыбе найден единственный экземпляр моногеней *Ancyrocephalus percae* и две метацеркарии трематод *Viscerphalus polymorphus*. Такая низкая зараженность окуня подтверждает вывод о мезосапробном состоянии участка. Следует отметить, что степень загрязненности этого района по паразитологическим данным могла быть существенно заниженной, если учесть, что вскрытые рыбы обитали здесь не постоянно, а мигрировали из зоны с более чистой водой.

Одна из актуальнейших задач современной ихтиологии - оценка и прогнозирование состояния популяций рыб в условиях резкого нарастания антропогенного влияния на водные экосистемы (Решетников, 1980). В районах, находящихся под воздействием антропогенного пресса, происходят изменения и нарушения в физиологии рыб. Показано, что рыбы являются четкими биоиндикаторными организмами для оценки уровня загрязнения водоемов и качества водной среды. Это связано с тем, что рыбы как завершающее трофическое звено в водоеме на всех этапах онтогенеза аккумулируют в себе изменения, происходящие в среде обитания.

Для характеристики изменений в физиологическом состоянии рыб и популяций в целом, вызванных, в частности, действием внешних факторов, используют показатели стабильности развития сочленов популяции. О стабильности развития в свою очередь судят по уровню асимметрии билатеральных структур. Показано, что асимметрия билатеральных структур характерна для популяций, существующих при неоптимальных с

точки зрения стабильности развития условиях (Захаров, 1987). Для характеристики стабильности развития могут быть использованы и гельминты (Изюмов, Касьянов, 1981; Балахнин, 1987). Между симметрией рыб по зараженности моногенейми рода *Dactylogyrus* и симметрией билатеральных структур существует статистически достоверная положительная связь (Жарикова, 1992). В водоемах с различными экологическими условиями соотношение особей, асимметричных и симметричных по зараженности моногенейми, в популяциях рыб различно. В загрязненных водоемах доля асимметричных по зараженности особей возрастает. Нами предложен и успешно апробирован способ биотестирования рыбного стада и экологической ситуации в водоеме с использованием моногеней в качестве биоиндикаторов (Жарикова, 1990). В основе способа лежат описанные выше тенденции. Симметрию зараженности билатеральных органов (жабр) определяли на основании подсчета численности всех видов паразитов жабр - моногенейми рода *Dactylogyrus* у каждой особи хозяина на жабрах с левой и правой стороны. Данные, полученные при учете моногеней, обнаруженных на рыбах из р. Черемухи, представлены в таблице 14.9.

Таблица 14.9

**Асимметрия леща по зараженности дактилогиридами**

Номер рыбы	Численность паразитов	
	слева	справа
1	7	3
2	8	1
3	4	2
4	9	2
5	1	9
6	7	1
7	3	5

Для четырех из семи обследованных лещей отмечены 4-х- и более кратные различия в количестве моногеней на жабрах с правой и левой стороны. Этих рыб можно считать асимметричными по зараженности моногенейми. В норме число особей с асимметрией билатеральных структур в популяции не должно превышать одной трети (Захаров, 1987). С учетом этого можно сказать, что р. Черемуха в значительной мере подвержена антропогенному загрязнению и относится к водоемам с нарушенным экологическим равновесием.

Таким образом, данные по составу эктопаразитов рыб свидетельствуют о высокой степени антропогенного воздействия на верхний участок Горьковского водохранилища. Район сброса городских стоков г. Рыбинска относится к сильно загрязненным (полисапробным), р. Черемухи в черте г. Рыбинска характеризуется средней степенью загрязненности ( $\alpha$ -мезосапробный). Наличие асимметричных по зараженности моногенейми рыб (более половины обследованных особей леща) подтверждают эту оценку.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Водохранилища выделяют в отдельную группу водных объектов, отличительными чертами которой являются замедленный водообмен, повышенная мутность воды и значительные сезонные колебания уровня. Все это в полной мере относится к крупным искусственным водоемам - Рыбинскому и Горьковскому водохранилищам, основными типами использования которых являются энергетика, судоходство, водоснабжение, рыбное хозяйство и рекреация.

В условиях антропогенного воздействия, которое испытывают Волжский и Шекснинский плесы Рыбинского водохранилища, а также речной участок Горьковского, распространение загрязняющих веществ по акватории в значительной мере определяется условиями водности и особенностями внутригодового распределения речного стока. Важным фактором формирования качества воды является разбавление бытовых и промышленных сточных вод, за счет чего основная водная масса Рыбинского водохранилища - Главный плес относится к категории практически чистых или слабозагрязненных. В водном питании Горьковского водохранилища преобладают воды, поступающие из Главного плеса Рыбинского, что обеспечивает высокую степень разбавления промышленных и бытовых стоков и сохранение удовлетворительного состояния этого водоема.

Сложившейся в водоеме гидрохимической ситуации в полной мере соответствует состояние биоты, большинство представителей которой весьма чутко реагирует на негативные изменения водной среды. За период существования водохранилищ в них завершилось формирование биологических сообществ. В настоящее время достаточно стабильное развитие отмечается для фитопланктона, зоопланктона и простейших, зооперифитона, зообентоса, ихтиоценозов. Изменения, происходящие в составе планктонных и бентосных сообществ, связаны главным образом с распространением представителей каспийской и белозерской флоры и фауны, что в свою очередь свидетельствует о продолжающихся сукцессионных перестройках. По уровню первичной продукции водохранилища характеризуются как слабо эвтрофные - эвтрофные. В составе фитопланктона преобладают виды  $\beta$ -мезосапробы, указывающие на умеренное загрязнение воды органическим веществом, которое может иметь как аллохтонное (в том числе и антропогенное), так и автохтонное происхождение. Для зоопланктона также типичны обитатели относительно чистых и слабо загрязненных вод -  $\alpha$ - $\beta$ - и  $\beta$ -мезосапробы.

Вместе с тем следует констатировать, что по ряду гидрохимических, микробиологических и гидробиологических показателей в водохра-



нилищах достаточно четко выделяются участки, где отмечается заметное ухудшение качества воды и донных отложений, аккумулирующих загрязняющие вещества. Эти участки, как правило, расположены вблизи промышленных центров - в зонах, испытывающих антропогенное воздействие.

Состояние природной среды определяет качество рыбной продукции. Высокое обилие кормовых организмов зоопланктона и зообентоса в настоящее время создает благоприятные трофические условия для развития рыбы в Рыбинском водохранилище. Состояние рыбного сообщества этого водоема можно считать достаточно стабильным. Межгодовые изменения параметров структуры ихтиоценозов в основном определяются сочетанием действия абиотических факторов и естественным чередованием урожайных и неурожайных поколений рыб.

Однако такие факторы, как загрязнение водной среды, а также снижение контроля за промысловым рыболовством, возрастающий масштаб «дикого» промысла, экономическая и правовая неопределенность могут привести к истощению запасов рыбы и деградации рыбной промышленности. Еще одна проблема связана с большим количеством водопользователей, требования которых к режиму эксплуатации водохранилища часто не совпадают, а иногда диаметрально противоположны. Все это затрудняет рациональное использование рыбных запасов и вряд ли может способствовать притоку инвестиций, без которых невозможно решать задачи интенсификации и рационализации рыбного промысла.

Будущее рыбного хозяйства на Рыбинском водохранилище должно быть связано с искусственным получением экологически чистой продукции при использовании водных ресурсов водоема, что должно резко сократить себестоимость последних. Наиболее перспективными представляются садковые хозяйства, размещенные на заранее выбранной «чистой» акватории. Все сказанное выше в значительной мере можно рассматривать как принципиальную схему сохранения и воспроизводства рыбных запасов и для Горьковского водохранилища.

## ЛИТЕРАТУРА

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 269 с.
- Алекперов И. Х. Свободноживущие инфузории Хачингайского водохранилища // Гидробиол. журн. 1984. Т. 20. № 2. С. 17-22.
- Аникиева Л.В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. С. 72-83.
- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 2. Гидробиология и донные отложения озера Белого. /Ред. Д.Н. Александрова. Л., 1981. 254 с.
- Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А., Терлецкая О.В. Особенности развития фитопланктона Каспийского моря // 10-ая Межд. конф. по промышленной океанологии. СПб., 20-23 мая 1997: Тез. докл. М., 1997. С.120 -121.
- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1961. 492 с.
- Аршаница М.Н., Баканов А.И., Васильев А.С., Жохов А.Е., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Лукьяненко В.И., Ляшенко О.А., Сметанин М.М. Комплексная гидробиологическая и ихтиологическая оценка экологического состояния Ярославской Волги и ее водохранилищ - основных источников питьевого водоснабжения населения области // Питьевая вода Ярославской области: экология, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Материалы научн.-техн. конф. Ярославль, 1996. С. 29-44.
- Бабушкин Г.М., Тихомирова В.А. О паразитофауне рыб Рыбинского водохранилища // Ученые записки Калининского пед. ин-та (Кафедра зоологии). 1964. Т. 31. С. 322-337.
- Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941-1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 211-228.
- Баканов А.И. О бентосе Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1984. № 63. С.57-61.
- Бакастов С.С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 13-22.
- Балахнин И.А., Асимметрия рыб по зараженности гельминтами и способ ее идентификации // Матер. научн. конф. ВОГ. 1987. Вып. 37. С. 17-23.
- Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micruronus possolski* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. М.-Л., 1962. С. 141-155.
- Бикбулатов Э.С. Персульфатный метод определения общего фосфора // Гидрохимические материалы. 1974. Т. 60. С. 167-173.

- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Кинетические закономерности разложения органического вещества в притоках Рыбинского водохранилища // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах. СПб., 1993. С. 111-149.
- Бикбулатов Э.С., Верещагин В.М. Реактив для определения нитритов в природных водах // Океанология. 1979. № 2. С. 341-343.
- Бисеров В.И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 74. С. 23-26.
- Бисеров В.И. Зообентос Горьковского водохранилища в первой половине 80-х гг. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1988. № 77. С. 25-27.
- Бисеров В.И. Митропольский В.И. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1982 гг. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1985. № 67. С. 14-19.
- Богданова Е.А. Экологическая характеристика паразитофауны рыб в различных районах Ладожского озера в условиях реконструкции его гидробиоценозов // Труды ГосНИОРХ. 1988. Вып. 285. С. 33-44.
- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Известия ГОСНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5-110.
- Болдина И.К. Питание густеры Волжских водохранилищ // Труды ИБВВ АН СССР. 1960. Т. 3 (6). С. 158-170.
- Бокова И.К. Пигментные характеристики водоемов бассейна оз. Байкал. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Иркутск, 1988. 24 с.
- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М. 1986. 422 с.
- Бугаева Е.Б., Синянская Н.А. Особенности биологических обрастаний Горьковского водохранилища у Костромской ГРЭС // Тр. Ин-та «Теплоэлектро-проект». 1968. № 4. С. 85-89.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1950 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л., 1969. 320 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982а. 223 с.
- Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982б. С. 150-167.
- Буторин Н.В., Зимина Н.А., Законнов В.В. Формирование грунтового комплекса волжских водохранилищ и его изменения // V съезд Всесоюзного Гидробиологического общества: Тез. докл. Ч. 2. Куйбышев. 1986. С. 23-24.
- Былинкина А.А. Особенности круговорота фосфора в водохранилищах Волги и проблема евтрофирования // Водные ресурсы. 1989. № 6. С. 62-69.

- Былинкина А.А. Содержание азота и фосфора в воде Рыбинского водохранилища в период автотрофной стадии его функционирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 28-41.
- Былинкина А.А., Калинина Л.А., Генкал Л.Ф., Петухова Л.А. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища в 1984-1985 гг. // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб., 1993. С. 183-204.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
- Вишнякова И.В. Определение численности бактерий на мацерированных вегетативных органах высших водных растений // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. 1988. № 79. С. 20-21.
- Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев, 1989. 608 с.
- Водохранилища и их воздействие на окружающую среду / Авакян А.Б., Матарзин Ю.М., Салтанкин В.П. и др. М., 1986. 367 с.
- Волга и ее жизнь / Ред. Буторин Н.В., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Л., 1978. 348 с.
- Волков В.В. Зообентоценозы Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 135. С.121-141.
- Волков А.Ф., Латыш Л.В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь-июль) 1981г. // Деп. в ВИНТИ 24.08.82, № 4665-82. 1982. 28 с.
- Волков В.В., Потина И.И. Распространение, размеры и плодовитость *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), акклиматизированного в Горьковском водохранилище // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977. С. 18-21.
- Волков И.И., Жабина Н.Н. Методы определения различных соединений серы в морских осадках // Химический анализ морских осадков. М., 1980. С. 5-27.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975. 240 с.
- Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. - новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1996. № 1. С.92-93.
- Генкал С. И., Королева Н. Л., Попченко И. И., Буркова Т. Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 94. С.14-17.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Новые данные о *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // Альгология. 1999. Т. 9. № 4. С. 58-69.
- Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль, 1999. 172 с.

- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л. 1975. 292 с.
- Гуренович Т.Г. Роль размерной структуры бактериопланктона при определении его времени генерации // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Вильнюс, 1987. С. 44.
- Давыдова Н.Н., Трифонова И.С. Диатомеи планктона и донных отложений и содержание хлорофилла в осадках двух разнотипных озер Карельского перешейка как показатели процесса эвтрофирования // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1174-1183.
- Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 416 с.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979. С. 142-150.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов // Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1983. 24 с.
- Дзюбан А.Н. Влияние реки Трубеж на микробиологические процессы в озере Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, 1992. С. 144-161.
- Дзюбан А.Н. Темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  и деструкция органического вещества в грунтах водохранилищ Волго-Камского каскада и некоторых озер // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб., 1993. С. 24-35.
- Дзюбан А.Н. Численность бактерий и процессы превращения метана в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы // Микробиология. 1998. Т. 67. Вып. 4. С. 473-475.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А.. Метан и процессы его микробиального окисления в воде верхневолжских водоемов // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 2. Тез. докл. Тольятти, 1998. С. 189-190.
- Единые критерии качества вод, принятые странами СЭВ. М. 1982. 10 с.
- Елагина Т.С. Зоопланктон Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975. С. 244-258.
- Елагина Т.С., Зяблова Т.Г., Шубина Е.М. Распространение и развитие *Dreissena polymorpha* Pallas в заливе р. Шачи - зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1978. С. 141-145.
- Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 2. С. 23-33.
- Елизарова В.А. Сезонная динамика и распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биология и систематика низших организмов. Л., 1978. С. 103-121.

- Елизарова В.А. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб., 1993. С. 126-131.
- Елизарова В.А. О содержании растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1996. № 100. С. 7-14.
- Ершов Ю.В. Оценка загрязненности воды и грунтов Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища битумоидами и нефтепродуктами // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 12-19.
- Есырева В.И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького // Тр. Бот. сада АН СССР. 1945. Вып. 82, кн. 5. С. 10-90.
- Жариков В.В. Свободноживущие инфузории Волги: состав, динамика и пространственно-временное распределение в условиях полного гидротехнического зарегулирования реки // Автореф. дисс... докт. биол. наук. СПб., 1999. 45 с.
- Жарикова Т.И. Способ биотестирования рыбного стада // Авторское свидетельство N 1745165. 1990.
- Жарикова Т.И. Использование моногеней рода *Dactylogyrus* для изучения состояния популяций рыб методом паразитологической индикации // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 93. С. 77-81.
- Жохов А.Е. Влияние химического загрязнения воды на гельминтологическую ситуацию в водоемах // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1988. 20 с.
- Жохов А.Е., Касьянов А.Н. О возможности использования паразитов как биологических меток для распознавания экологических морф плотвы *Rutilus rutilus* в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 657-661.
- Жуков Б.Ф., Жгарев Н.А., Мыльникова З.М. Кадастр свободноживущих простейших Волжского бассейна. Ярославль, 1998. 45 с.
- Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. СПб., 1993. С. 3-16.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М., 1987. 216 с.
- Зеленевская Н.А. Мониторинг фитопланктона и оценка экологического состояния Саратовского водохранилища: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Зиминова Н.А. О влиянии гидрометеорологических условий на процесс взмучивания в Рыбинском водохранилище // Гидрометеорологический режим верхневолжских водохранилищ. Л., 1966. С. 160-166.
- Зиминова Н.А., Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Верхней Волги // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 62-68.

- Иванов М.В. Применение изотопов для изучения процесса редукции сульфатов в оз. Беловодь // Микробиология. 1956. Т. 25. Вып 2. С. 305-309.
- Ивлев В.С. Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов. Тр. Всесоюзн. Гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 79-102.
- Исюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Стабильность морфогенеза и устойчивость леща к лигулидозам // Паразитология. 1992. Т. 15. Вып. 2. С. 174-177.
- Исюмова Н.А. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ АН СССР. 1959. Т. 2 (5). С. 174-190.
- Ильина Л.К. Местные перемещения и структура стай молоди рыб в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968. С. 182-201.
- 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. Рыбинск, 1978. С. 124 - 135.
- Инкина Г.А. Бактериопланктон как звено пищевой цепи в озерах Нарочанской группы // Трофические связи и продуктивность водных сообществ. Оперативн. инф. матер. к 3-му симп. Чита, 25-28 сент. 1989б. Чита, 1989а. С. 50-51.
- Инкина Г.А. Микрофлора в обрастаниях высших водных растений. Гидробиол. журн. 1989б. Т. 25, № 4. С. 54-57.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т.67. С. 7-29.
- Казаровец Н.М. Санитарно-бактериологическая характеристика вод Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1963. Вып. 6(9). С. 1-9.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Изменение трофической структуры макрозообентоса эвтрофного озера после вселения в него дрейссены // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 93. С.67-71.
- Козицкая В.Н. Влияние температурного фактора на рост и размножение водорослей с различными типами пигментных систем // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 5. С.62-70.
- Козловская В.И., Павлов Д.Ф, Чуйко Г.М., Халько В.В., Винников Ю.Я., Анохин С.В. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 123-143.
- Козловская В.И., Баканов А.И., Дзюбан А.Н., Литвинов А.С., Онищенко Э.Л. Экологические проблемы и пути их решения в водоемах и реках

- Вологодской области // Современное экологическое состояние Верхней Волги. Ярославль. 1994. С. 16-18.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб. 1993. С. 141-174.
- Копылов А.И., Лукьяненко В.И., Литвинов А.С., Ривьер И.К., Флеров Б.А. Современное экологическое состояние Верхней Волги // Современное экологическое состояние Верхней Волги. Тез. докл. Ярославль, 1994. С. 3-6.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50-112.
- Корнева Л.Г. Расселение *Actinocyclus (Bacillariophyta)* в бассейне Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек -2. Тольятти, 1998. С. 210-211.
- Корнева Л.Г. Современное состояние фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль, 1999. С. 81-90.
- Корнева Л.Г. О распространении *Actinocyclus normanii (Greg.) Hust. emend. Genkal et Korneva (Bacillariophyta)* в водохранилищах бассейна Волги // Альгология (в печати).
- Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Фитопланктон Горьковского водохранилища // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям. Тез. докл. Борок, 1995. С. 97-99.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 50-53.
- Костарев Г.Ф. Динамика ихтиопаразитофауны Камских водохранилищ - показатель воздействия промышленных и бытовых стоков // Матер. 7 Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л., 1979. С. 57-58.
- Крашенинникова С.А. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища. Бюл. Инст. Биол. водохр. 1958. № 2. С. 3-6.
- Крылов А.В. Экология малых рек Ярославского Поволжья. Ярославль, 1996. 26 с.
- Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952. 300 с.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М., 1989. 286 с.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. // Микро-



- биологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979. С. 5-20.
- Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. Борок, 1974. С. 85-90.
- Кузьмин Г.В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Горьковского водохранилища // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980. С.68 -75.
- Куперман Б.И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы (Рыбинское, Шекснинское водохранилища, Белое, Онежское, Ладожское озера) // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979. С. 133-159.
- Куперман Б.И. Паразиты рыб как биоиндикаторы загрязнения водоемов // Паразитология. 1992. Т. 26. Вып. 6. С. 479-482.
- Курдин В.П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С.23-41.
- Лаврентьева Г. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища (по материалам июля 1968 г.) // Изв. ГосНИОРХ, 1972. Т.77. С. 137-145.
- Лаврентьева Г.М. Фитопланктон мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ, 1974. Т. 89. С. 37-40.
- Лаврентьева Г. М. Трофическая оценка фитопланктона Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ, 1976. Т.110. С.115-123.
- Лаврентьева Г.М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ, 1977. Т. 114. 168 с.
- Лазарева В.И. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. Т. 24. № 1. С. 90-97.
- Ларионов Ю.В., Скопинцев Б.А. Органическое вещество и взвесь в водохранилищах Верхней Волги // Водные ресурсы. 1980. № 1. С. 67-73.
- Ласточкин Д.А. Рыбинское водохранилище // Природа. 1947. № 5. С.40-44.
- Литвинов А.С. Структура течений в верхневолжских водохранилищах // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977. С. 18-30.
- Литвинов А.С. Временная и пространственная изменчивость поля температуры в водохранилищах // Гидрофизические процессы в реках и водохранилищах. М., 1985. С. 279-283.
- Литвинов А.С. Энерго- и массообмен водохранилищ Волжского каскада. Дисс. ... ученой степени докт. геогр. н. в форме научного доклада. Борок. 1999. 63 с.
- Литвинов А.С., Ривьер И.К. Влияние гидрологических процессов на распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1991. Т. 18. № 6. С. 73-81.
- Литвинов А.С. Рошупко В.Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 3-19.

- Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 284 с.
- Лукина Е.В. Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища // Волга - 1: Тез. докл. Тольятти, 1968. С. 97-99.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г. Растительность мелководий Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьков. ун-та. Сер. биол. Горький, 1968. Вып. 84. С. 279-283.
- Лукина Е.В., Никитина И.Г., Цивина О.И. К вопросу формирования растительности на побережье Горьковского водохранилища // Уч. зап. Горьков. ун-та. Сер. биол. Горький, 1963. Вып. 63. С. 98-100.
- Лукьяненко В.И., Меркулова Л.К., Бехтер А.К., Кузьмина Г.В., Иванова Л.А. и др. Санитарно-гигиеническая оценка качества воды основных источников питьевого водоснабжения городского и сельского населения Ярославской области по данным экспедиционного обследования в 1997 году // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль, 1998. С. 101-112.
- Лукьяненко В.И., Ривьер И.К., Литвинов А.С., Копылов А.И. Экология Верхней Волги: современное состояние, проблемы и пути их решения. Ярославль, 1994. 45 с.
- Лунд Д.В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* (Algae) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 2. С. 176-187.
- Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л., 1963. С. 123-129.
- Луферов В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.- Л., 1966. С. 16-20.
- Луферова Л.А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища: Автореф. дис. канд. биол. н. М., 1964. 20 с.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1983. № 60. С. 25-28.
- Ляшенко Г.Ф., Довбня И.В. Продукция высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 56-57.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 60 с.
- Малинин Л.К., Литвинов А.С. О вертикальном распределении рыб в глубоководных плесах озер и водохранилищ // Тр. Всесоюз. совещ. по вопросам поведения рыб. М., 1991. С. 61-74.
- Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.
- Марголина Г.А. Исследования процессов разрушения нефтяных остатков в водохранилищах // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Л., 1974. С. 28 - 34.
- Марголина Г.А. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М., 1989. 120 с.

- Марголина Г.А., Куклин В.В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 74-83.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М., 1975. 239 с.
- Микрякова Т.Ф. Некоторые данные по содержанию биогенов в прибрежных водах Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 57-64.
- Минеева Н.М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа / Дисс. канд. биол. наук. 03.00.18 - Гидробиология. Борок, 1986. 199 с.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993а. С. 114-140.
- Минеева Н.М. Пигментные характеристики фитопланктона как показатель кислотных условий (малые лесные озера) // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск, 1993б. С. 124-129.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Водные ресурсы. 1995. Т.22. № 6. С. 746-656.
- Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и экология водных организмов. Л., 1986. С. 91-105.
- Минеева Н.М., Разгулин С.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 6. С. 218-223.
- Митропольская И.В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 1982 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1987. № 74. С.16-19.
- Митропольская И.В. Фитопланктон открытой части Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 93. С. 20-25.
- Митропольская И.В. Фитопланктон Рыбинского водохранилища в 80-е годы // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 69-71.
- Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculum lacustre* (Muller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.-Л., 1965. С.118-124.
- 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. 1978. С. 46-58.

- Митропольский В.И., Бисеров В.И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. С. 145-153.
- Михайленко Л.Е., Головки Т.В., Духовная Э.И. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19. № 2. С. 29-40.
- Михеев В.П. О распределении *Dreissena polymorpha* на конструкциях Волжской ГЭС // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. 1962. № 12. С. 32-33.
- Михеева Т.М. Методы количественного учета нанофитопланктона (Обзор) // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 4. С. 3-21.
- Михеева Т.М. Видовой состав пико- и нанофитопланктона в пресноводных и морских экосистемах (Обзор) // Гидробиол. журн. 1996. Т. 32. № 3. С. 3-15.
- Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Автотрофный пикопланктон в структуре фитопланктонного сообщества водоемов и водотоков Беларуси // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 71-73.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. Л., 1965. С. 3-11.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. Вып. 2. С. 32-88.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Инст. биол. водохранилищ. 1961. Вып. 4(7). С. 49-177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974. С. 158-195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 3-12.
- Мыльникова З.М. Качественный состав и распределение планктонных инфузорий // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 191-203.
- Николаев И.И., Ривьер И.К. Вспышки численности *Conochilus hippocrepis* (Rotatoria) в планктоне Белого озера // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. 1979. № 43. С. 15-17.
- Новожилова М.И. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». 1958. Вып. 3. С. 52-65.
- Овчинников И.Ф. Краткий очерк Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1950. Вып. 1. С. 105-138.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

- Олейник Г.Н., Якушин В.М. Численность бактерий кишечной группы на высших водных растениях каналов УССР. // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 1. С. 60-63.
- Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 3. Паразитические многоклеточные Ч.2. / Ред. О. Н. Бауер. Л., 1987. 583 с.
- Охапкин А. Г., Субботина Е. В. Современное состояние фитопланктона Горьковского водохранилища // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона. Горький, 1987. С. 68-76.
- Охапкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти, 1997. 224 с.
- Папченков В.Г. Водная растительность Горьковского водохранилища в зоне влияния Костромской ГРЭС // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1996. № 100. С. 15-18.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И., Довбня И.В., Артеменко В.И. Водная растительность Костромского расширения Горьковского водохранилища // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 35-45.
- Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1992. № 94. С. 34-40.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205-228.
- Пихтова Т.С. Значение зоопланктона в питании рыб-планктофагов // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч 2. Гидробиология и донные отложения Белого озера. Л., 1981. С. 100-108.
- Поддубная Л.Г., Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Морфофункциональное изучение *Archigetes sieboldi* Leukart (1878) (Cestoda: Caryophyllidea) в связи с особенностями его жизненного цикла // Доклады АН СССР. 1984. Т. 276. № 4. С. 1010-1013.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988. С. 112-141.
- Поддубный А.Г., Володин В.М., Конобеева В.К., Лапицкий И.И. Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 204-227.
- Поповская Г.И. Фито- и пикофитопланктон (ультрананнопланктон) оз. Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Иркутск. 1988. С. 122.
- Приймаченко А. Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956-1957) // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1961. Вып. 4(7). С. 3-19.
- Протасова Е.Н., Куперман Б.И., Ройтман В.А., Поддубная Л.Г. Кариофиллиды фауны СССР. М., 1990. 237 с.
- Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от неко-

- торых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966. С. 249-270.
- Пырина И.Л. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль, 1991. С. 253-259.
- Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах. Дис. ... докт. биол. н. в форме научного доклада. СПб.: Ин-т Озероведения РАН. 1995. 46 с.
- Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Сигарева Л.Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971-1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль. 1976. С. 106-132.
- Пырина И.Л., Минеева Н.М. Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 176-188.
- Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы // Биология и экология водных организмов. Л., 1986. С. 66-90.
- Пырина И.Л., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Апонасенко А.Д., Филимонов В.С., Митропольская И.В. Пространственное распределение фитопланктона // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб., 1993. С. 55-81.
- Разгулин С.М. Баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище и прогноз их концентрации при территориальном перераспределении стока северных рек. Дис....канд. хим. наук. Ростов-на-Дону, 1985. 168 с.
- Раскатов В.М., Филиппов Е.К. Обеспечение города Ярославля питьевой водой. Современное состояние, проблемы и перспективы // Питьевая вода Ярославской области: экологические, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Ярославль, 1996. С. 15-21.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 300 с.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем Л., 1982. С. 90-103.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1991. С. 42-59.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 205-233.

- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. С. 69-88.
- Ривьер И.К., Литвинов А.С. Экологический подход к районированию водохранилищ Верхней волги в зонах поступления сточных вод // Водные ресурсы. 1996. Т. 23. № 1. С. 91-106.
- Родина А.Г. О формах существования бактерий в водной толще водоемов // Проблемы микробиологии внутренних вод. М., 1971. С. 28-34.
- Ройтман В. А. Сравнение паразитофауны синца (*Abramis ballerus* L.) и густеры (*Blicca bjoerkna* L.) Рыбинского водохранилища в зависимости от их образа жизни и характера питания // Труды Моск. техн. ин-та рыбной пром. и хозяйства. 1957. Вып. 8. С. 265-270.
- Романенко В.И. Микробиологические показатели качества воды и методы их определения // Водные ресурсы. 1979. № 6. С. 139-153.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985. 295 с.
- Романенко В.И., Захарова Л.И., Романенко В.А., Гаврилова В.В., Соколова Е.А.. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 24-41.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974. 194 с.
- Ромашов Б.В. Особенности экологии гельминтов в условиях антропопрессии // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. М., 1990. С. 112-114.
- Рохмистров В.Л. Некоторые морфометрические характеристики рек Ярославского Поволжья // Ученые записки Ярославского государственного педагогического института. 1969. Вып. 25. С. 78-93.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л., 1972. 364 с.
- Савина В.Д. Водный баланс Рыбинского водохранилища // Сборник работ Горьковской, Волжской и Рыбинской ГМО. 1973. Вып. 10. С.154-173.
- Садчиков А. П. Продуцирование и трансформация органического вещества размерными группами фито- и бактериопланктона (на примере водоемов Подмосковья): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 53 с.
- Садчиков А.П., Куликов А.С., Максимов В.Н. Структура бактериопланктона в двух разных по трофности водоемов // Биол. н. 1990. № 3. С. 79-85.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М., 1990. 597 с.
- Семерной В.П. Зимовка водных олигохет в промерзающем грунте // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1971. № 9. С. 29-32.
- Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1974. № 21. С. 36-40.





Section 1. The purpose of this act is to provide for the better administration of the public lands of the United States.

Section 2. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 3. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 4. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 5. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 6. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 7. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 8. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 9. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 10. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 11. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 12. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 13. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 14. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 15. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

Section 16. The Secretary of the Interior is authorized to make such regulations as may be necessary to carry out the purposes of this act.

- Трифорова И. С. Определение содержания дериватов хлорофилла в донных отложениях как метод изучения эвтрофирования озер // История озер в СССР: Тез. докл. I всесоюзн. совещ. Т. 1. Таллин, 1983. С. 179-180.
- Трифорова И.С. Оценка трофического статуса водоемов по содержанию хлорофилла «а» в планктоне // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб., 1993. С. 158-166.
- Трифорова Н.А. О скорости фосфатазного гидролиза органических соединений фосфора в Горьковском водохранилище // Водные ресурсы. 1990. № 3. С. 96-103.
- Фенюк В.Ф. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Научно-методические записки Главного управления по делам заповедников. 1949. Вып XIII.
- Фомичев И.Ф., Литвинов А.С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водобмен и уровень // Водные ресурсы. 1980. N 4. С. 108-119.
- Фортунов М.А. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Вып. 2(5). С. 246-357.
- Храмов В.А., Грачева Р.П., Бессережнова И.К. Фенольный метод определения нитритов в природных водах // Гигиена и санитария. 1991. № 12. С. 79-83.
- Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968. 251 с.
- Чуйко Г.М., Копылов А.И., Литвинов А.С., Флеров Б.А., Минеева Н.М., Степанова И.К., Скальская И.А. и др. Оценка загрязнения коммунально-промышленными сточными водами р. Волги на территории г. Рыбинска // Современное экологическое состояние Верхней Волги. Тезисы докладов. Ярославль, 1994. С.13-16.
- Шахматова Р.А., Тухсанова Н. Г., Тарасова Т. Н., Охалкин А. Г., Кравченко А.А., Халтурина Г. В. Гидробиологическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Сб. работ. Горьк., Волжск. и Рыбинск. Гидрометеорол. обсерваторий. Вопросы ихтиологии. Л., 1975. Вып. 12. С.44-51.
- Шилова А.И., Куражсковская Т.Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980. С. 269-278.
- Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л., 1969. 244 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993. С. 108-144.

- Щербина Г.Х. Многолетние изменения структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Матер. VII съезда ГБО РАН. Казань, 1996. Т.1. С. 224-226.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос. Тольятти, 1996. С. 108-114.
- Эдвардс Д., Уокер Д. Фотосинтез С-3 и С-4 растений: механизмы и регуляция. М. 1986. 590 с.
- Эдельштейн К.К. Водные массы озерной части Горьковского водохранилища // Динамика водных масс водохранилищ. М.-Л., 1965. С. 29-38.
- Экзерцев В.А. Растительность литорали Горьковского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1962. № 12. С. 7-10.
- Экзерцев В.А. Заращение литорали волжских водохранилищ // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л., 1963. С.15-29.
- Экзерцев В.А. Заращение мелководий Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1972. № 14. С. 28-32.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П., Кутова Т.Н. Некоторые данные о растительности волжских водохранилищ // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев, 1971. С.116-120.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Продукция растительности Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1974. № 24. С. 15-19.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Продукция прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.-Л., 1966. С. 190-197.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. / Ред. А.Г. Поддубный. СПб. 1993. 336 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. В.Н. Паутова, Г.С. Розенбург. Тольятти, 2000. 264 с.
- Adams M. S., Prentki R. T. Sedimentary pigments, as an index of the trophic status of Lake Mead // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 143. P. 71-77.
- Bakken L.R., Olsen R.A. Buoyant densities and dry-matter contents of microorganisms conversion of a measured biovolume into biomass // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 45, ' 4. P. 1188-1195.
- Blomquist P., Pettersson A., Hyenstrand P. Ammonium-nitrogen: A key regulation factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems // *Archiv Hydrobiol.* 1994. Vol.132, № 2. P.141-164.
- Boon P.I., Sorrel B.K. Biogeochemistry of billabong sediments. 1. The effect of macrophytes // *Freshwater Biol.* 1991. Vol. 26, № 2. P. 209-226.
- Boraas M.E., Bolgrien D.W., Holen D.A. Determination of eubacterial and cyanobacterial size and number in lake Baikal using epifluorescence // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, ' 4. P. 537-544.
- Brock T.D. Microbial growth rates in nature // *Bacterial Rev.* 1971. Vol. 35. P. 39-58.

- Cairns J. J. The effects of increased temperature upon aquatic organisms // *Industrial Waters*. 1956. Vol. 1(4). 150 p.
- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 46, ' 2. P. 491-498.
- Carrick H.J., Fahnenstiel G.L. Growth and production of planktonic protozoa in Lake Michigan: In situ versus in vitro comparisons and importance to food web dynamics // *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37, ' 6. P. 1221-1235.
- Dutton R.Y., Bitton G., Koopman B. Application of a direct microscopic method of the determination of active bacteria in lakes. // *Water Research*. 1986. Vol. 20. № 11. P. 1461-1464.
- Fahnenstiel G.L., Rodgers C., Sicko-Goad L. Red-fluorescing phototrophic picoplankton in the Laurentian Great Lakes. What are they and what are they doing? // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, ' 4. D. 603-616.
- Fahnenstiel G.L., Sicko-Goad L., Scavia D., Stoermer E.F. Importance of picoplankton in Lake Superior // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43, ' 1. D. 235-240.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982. Ser. 8. P. 225-231.
- Foy R.H. A comparison of chlorophyll-a and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // *Freshwater Biol.* 1987. Vol. 17. P. 237-250.
- Guilizzoni P., Bonomi G., Galanti G., Ruggiu D. Relationship between sedimentary pigments and primary production; evidence from core analyses of twelve Italian lakes // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 103. № 1. P. 103-106.
- Hadson R.E., Maccubin A.E., Pomeroy L.P. Adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacteria // *Mar. Biol.* 1981. Vol. 64. P. 43-51.
- Hirvenoja M. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae) // *Ann. Zool. Fennici*. 1973. Vol. 10. ' 1. S. 363.
- Hobbie J.E., Daley R.T., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescens microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. Vol. 33. ' 5. P. 1225-1228.
- 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. Ad 167. P. 191-194.
- Kahl A. Urtiere oder Protozoa. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // *Die Tierwelt Deutschlands*. Jena. 1930-1935. 886 S.
- Kennedy C.R. The life-history of *Archigetes limnodrili* (Yamaguti) (Cestoda: Caryophylaeida) and its development in the vertebrate host // *Parasitology*. 1965. Vol. 65. P. 427-437.
- Landry M.R., Hassett R.P. Estimating the grazing of marine zooplankton // *Mar. Biol.* 1982. ' 67. P. 283-288.
- Likens G.E. Primary production of inland aquatic ecosystems / H. Leith and R.H. Whittaker (eds.), *Primary Production of Biosphere*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1975. P. 185-202.

- Litvinov A.S., Mineeva N.M. Characteristics of the summer hydrological regimen and chlorophyll distribution in the Volga River reservoirs // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1994. Vol. 79. № 2. P. 229-234.
- Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // *Limnol. Oceanogr.* 1967. Vol. 12. № 2. P. 343-346.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton, Florida, Ann Arbor, London, Tokyo. 1993. P. 187-197.
- Malinsky-Rushansky N., Berman T. Picocyanobacteria and bacteria in Lake Kinneret // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, ' 4. P. 555-564.
- Meynell G.G., E. Meynell. *Theory and practice in experimental bacteriology*. Cambridge. 1965. 300 p.
- Mineeva N.M. Variation of phytoplankton pigments in large multipurpose reservoirs in response to the trophic state changes// *Proceeding of the 2nd Internat. IAWQ specialized Conf. and Symposia on Diffuse Pollution*. Brno - Prague, Czech Republic. 1995. Pt 1. P. 219-224.
- Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variations in chlorophyll content in the Rybinsk Reservoir (Russia) in relation to its hydrological regimen / D.G. George et al. (eds). *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht, Boston, London. 1998. P. 159-183.
- 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.
- Nagata T. The microflagellate picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa // *Limnol. Oceanogr.* 1988. Vol. 33, ' 2. P. 504-517.
- Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // *J. Mar. Res.* 1963. Vol. 21. P. 155-168.
- Paul T. The Loch Eil Project: planktonic pigments in sediments from Loch Eil and the Firth of Lorne // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1982. Vol. 56. № 1. P. 101-114.
- Pick F.R., Agbeti M. The seasonal dynamics and composition of photosynthetic picoplankton communities in temperate lakes in Ontario Canada // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, ' 4. P. 565-580.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 24, ' 5. P. 943-948.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennett S.J., DeBiase A.E. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community // *Limnol. Oceanogr.* 1989. Vol. 34, ' 4. P. 673-687.
- SCOR-UNESCO Working group ' 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Paris. 1966. P. 9-18.
- Shannon C.E., Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Urbana. 1963. 117 p.

- Sherr B.F., Sherr E.B. Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems // *Current perspectives in microbial ecology*. N. Y. 1984. P. 412-423
- Sieburth J.M., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fraction // *Limnol. Oceanogr.* 1978. Vol. 23, № 6. P. 1256-1263.
- Simon M. Specific uptake rates of aminoacids by attached and free-living bacteria in mesotrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1985. Vol. 49, № 5. P. 1254-1359.
- Skalskaya I.A. Structural and taxonomic types of zooperiphyton as criteria of freshwater field testing // *Freshwater field testing for Hazard Assessment of chemicals*. Lewis Pull. 1993. P. 95-102.
- Sondergaard M. Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, № 4. P. 505-522.
- Stockner J.G., Shortreed K.S. Autotrophic picoplankton: community composition, abundance and distribution across a gradient of oligotrophic British Columbia and Yukon Territory lakes // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, № 4. P. 581-601.
- Swain E.B. Measurement and interpretation of sedimentary pigments // *Freshwater Biology*. 1985. Vol. 15, № 1. P. 53-75.
- Sun Ming-Yi, Lee Cindy, Aller R.C. Anoxic and oxic degradation of C14-labeled chloropigments and a C14-labeled diatom in Long Island Sound sediments // *Limnol. Oceanogr.* 1993. Vol. 38, ' 7. P. 1438-1451.
- Velju M.I., Albright L.J. Microscopic enumeration of attached bacteria of sea water, marine sediment, fecal matter and kept samples following pyrophosphate and ultrasound treatment // *Can. Journ. Microb.* 1986. Vol. 32, № 2. P. 121-126.
- Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance // *J. Plankton Res.* 1988. Vol. 10, ' 6. P. 1179-1188.
- Weisse T., Kenter U. Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1991. Vol. 76, ' 4. P. 493-504.
- Züllig H. Carotenoids from plankton and photosynthetic bacteria in sediments as indicators of trophic changes in Lake Lobsigen during the last 14000 years // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 143. P. 315-319.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
Глава 1. Гидрологическая характеристика водохранилищ .....	5
Глава 2. Гидрохимический режим.....	26
Глава 3. Фитопланктон.....	41
Глава 4. Растительные пигменты.....	66
Пигменты планктона .....	66
Пигменты донных отложений .....	83
Глава 5. Растительный покров речной части Горьковского водохранилища .....	101
Глава 6. Микробиологическая характеристика речной части Горьковского водохранилища .....	111
Глава 7. Микробиальные сообщества и микробиологические процессы в прибрежных водах Рыбинского водохранилища.....	133
Скорость размножения и продукция одиночных и агрегированных микроорганизмов планктона .....	145
Автотрофный пикопланктон .....	151
Гетеротрофные флагелляты.....	155
Микрофлора обрастаний высших водных растений .....	157
Глава 8. Микробиологическая характеристика водохранилищ в зонах антропогенного воздействия.....	161
Рыбинское водохранилище в зоне влияния г. Череповца .....	161
Устьевые участки малых рек .....	168
Глава 9. Зоопланктон .....	175
Глава 10. Планктонные инфузории Рыбинского водохранилища .....	195
Глава 11. Зооперифитон .....	202
Глава 12. Макрозообентос .....	216
Глава 13. Состояние ихтиоценозов и перспективы рыбозаведения в Рыбинском водохранилище.....	232
Глава 14. Паразиты рыб.....	249
Цестоды отряда Caryophyllidea у рыб Рыбинского водохранилища.....	249
Эктопаразиты леща и окуня речной части Горьковского водохранилища.....	257
Заключение .....	260
Литература.....	262

## Коллективная монография

Алла Александровна Былинкина, Марина Ивановна Васильева,  
Юрий Викторович Герасимов, Александр Юрьевич Горбенко,  
Андрей Николаевич Дзюбан, Татьяна Ивановна Жарикова,  
Александр Евгеньевич Жохов, Александр Иванович Копылов,  
Людмила Генриховна Корнева, Дмитрий Борисович Косолапов,  
Ирина Николаевна Крылова, Александр Сергеевич Литвинов,  
Татьяна Сергеевна Масленникова, Наталья Михайловна Минеева,  
Зоя Михайловна Мыльникова, Саламат Нурага-оглы Надиров,  
Дмитрий Александрович Новиков, Владимир Гаврилович Папченков,  
Мария Николаевна Пугачева, Любовь Евгеньевна Сигарева,  
Ираида Александровна Скальская, Вера Васильевна Соловьева,  
Наталья Александровна Тимофеева, Ирина Константиновна Ривьер,  
Анна Витальевна Романенко, Ирина Владимировна Рыбакова,  
Григорий Харлампиевич Щербина

## **СОВРЕМЕННАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В РЫБИНСКОМ И ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ: СОСТОЯНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ И ПЕРСПЕКТИВЫ РЫБОРАЗВЕДЕНИЯ**

Редактирование и компьютерная верстка  
М.А. Канакотиной, Л.С. Кокиной

Изд. лиц. ЛР N 020311 от 15.12.96. Подписано в печать 19.10.2000.  
Формат 60x84 1/16. Бумага белая. Гарнитура Таймс. Печать Ризограф.  
Усл. печ. л. 16,41. Уч.-изд. л. 16,21. Тираж 250. Заказ 3125.

Ярославский государственный технический университет  
150023, Ярославль, Московский пр., 88

Типография Ярославского государственного технического университета  
150028, Ярославль, ул. Советская, 14а