РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ

П. А. Попов

ФОРМИРОВАНИЕ ИХТИОЦЕНОЗОВ И ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ

Ответственный редактор д-р геогр. наук *А.М. Малолетко*

УДК 597.5 + 591.639 + 591.5 ББК 28.693.32 + 28.685(253) П58

Попов, П. А. Формирование ихтиоценозов и экология промысловых рыб водохранилищ Сибири / П. А. Попов; отв. ред. А. М. Малолетко; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Ин-т водных и экологических проблем. — Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2010. - 216 c. — ISBN 978-5-904682-14-9.

В монографии рассматриваются вопросы формирования видового состава, условий обитания, экологии и промыслового лова рыб в крупных водохранилищах Сибири. Сделан прогноз формирования ихтиоценозов в проектируемых водохранилищах Алтайской (Катунской) и Эвенкийской (Туруханской) ГЭС. Дана характеристика ихтиофауны водохранилищ Сибири по семействам и фаунистическим комплексам. Обсуждается вопрос о влиянии на экологию рыб уровенного режима водохранилищ и сопряженных с ним факторов.

Предназначена для ихтиологов, гидробиологов, специалистов в области экологии и охраны природы, преподавателей и студентов биологических специальностей университетов.

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. *В. И. Романов*, д-р биол. наук, проф. *М. Г. Сергеев*, канд. биол. наук *А. М. Визер*

Тематический план выпуска изданий СО РАН на 2010 г., № 165

Научное издание

Петр Алексеевич Попов

ФОРМИРОВАНИЕ ИХТИОЦЕНОЗОВ И ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ

Утверждено к печати Ученым советом Института водных и экологических проблем СО РАН

Издается в авторской редакции

Корректор *В.В. Борисова* Компьютерная верстка *Н.М. Райзвих* Оформление обложки *Л.Н. Ким*

Подписано в печать 21.05.10. Формат $70 \times 100^{1}/_{16}$. Гарнитура BalticaC. Печать офсетная. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 17,7. Уч.-изд. л. 16,0. Тираж 250 экз. Заказ № 5.0567

OOO «Академическое издательство «Гео», 630055, Новосибирск, ул. Мусы Джалиля, 3/1 тел./факс: (383) 328-31-13, http://www.izdatgeo.ru
Отпечатано в ООО Компания «Талер-Пресс», 630084, Новосибирск, ул. Лазарева, 33/1 тел.: (383) 271-01-30

- © Попов П. А., 2010
- © Институт водных и экологических проблем СО РАН, 2010
- © Оформление. Академическое изд-во «Гео», 2010

ВВЕДЕНИЕ

Во второй половине XX века на территории Сибири созданы и успешно функционируют 13 крупных гидрокомплексов, в состав каждого из которых входит перегораживающая реку плотина, водохранилище и гидроэлектростанция. В бассейне Оби создано Бухтарминское, Усть-Каменогорское и Шульбинское – на р. Иртыше, Новосибирское – на р. Оби; в бассейне Енисея – Саяно-Шушенское (Саянское) и Красноярское – на р. Енисее, Иркутское, Братское и Усть-Илимское – на р. Ангаре, Курейское – на р. Курейке, Хантайское – на р. Хантайке; в бассейне Лены – Вилюйское на р. Вилюй; в бассейне Колымы – Колымское на р. Колыме. Расположение этих водохранилищ на территории Сибири указано на рис. 1. В настоящее время заканчивается сооружение четвертого гидрокомплекса на Ангаре – Богучанской ГЭС. На р. Катуни (бассейн Оби) планируется сооружение Алтайской ГЭС, на р. Ниж. Тунгуске (бассейн Енисея) – Эвенкийской ГЭС.

Основная цель создания всех перечисленных гидрокомплексов — выработка электроэнергии. Однако немаловажную роль играют водохранилища этих комплексов в качестве транспортных артерий, источников воды для питьевого и сельскохозяйственного назначения, рыбохозяйственных водоемов, зон отдыха. За десятки лет существования сибирские водохранилища стали неотъемлемой частью природных ландшафтов и играют важную роль в формировании микроклимата того или иного района. Острова и прибрежная зона водохранилищ являются местами обитания многих наземных растений и животных [Водохранилища..., 1979; Водохранилища..., 1986; Авакян, 1990, 1994; Васильев и др., 1997].

Во всех функционирующих водохранилищах Сибири, кроме Шульбинского, Саянского, Курейского и Колымского, сравнительно хорошо изучен процесс формирования видового состава ихтиофауны, размерно-возрастная структура популяций, характер питания и размножения, динамика численности промысловых видов (в основном по данным статистики лова), в некоторых водохранилищах – паразитофауна рыб. Слабо или совсем не изучены рыбы сибирских водохранилищ с позиций

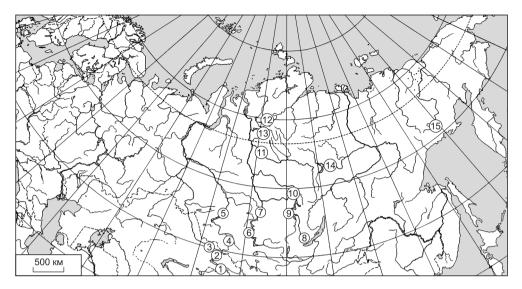


Рис. 1. Расположение крупных водохранилищ ГЭС на территории Сибири:

1 — Бухтарминское; 2 — Усть-Каменогорское; 3 — Шульбинское; 4 — Катунское (проект); 5 — Новосибирское; 6 — Саянское; 7 — Красноярское; 8 — Иркутское; 9 — Братское; 10 — Усть-Илимское; 11 — Эвенкийское (проект); 12 — Хантайское; 13 — Курейское; 14 — Вилюйское; 15 — Колымское.

цитогенетики, биохимии (включая характер накопления и поведения в организме рыб тяжелых металлов и токсических соединений органической природы), иммунологии, физиологии питания и размножения, экологической топографии, характера влияния на экологию и численность рыб уровенного режима и температуры воды и др. Многолетний и плодотворный опыт изучения биологии рыб в водохранилищах европейской части России свидетельствует, что в методическом отношении расширение спектра исследований рыб в водохранилищах Сибири вполне реально. Дело остается за «малым» – организацией таких исследований. Актуальность их проведения связана не только с интересами теории – выявлением закономерностей организации и функционирования ихтиоценозов сибирских водохранилищ, но и с необходимостью рационального использования и охраны рыбных запасов в этих водоемах. Прямую зависимость оптимизации рыбного хозяйства от соблюдения теории эксплуатации стад промысловых рыб можно продемонстрировать на примере Новосибирского водохранилища: несмотря на то что уровень развития кормовой базы рыб в нем изменился за последние 10 лет мало, вылов рыб в эти годы снизился почти в два раза. Аналогичная ситуация складывается и в некоторых водохранилищах европейской части России. Например, в Камском и Воткинском водохранилищах промысловая рыбопродуктивность уменьшилась (по данным за 1999 — 2000 гг.) до 1 кг/га. В наиболее рыбопродуктивном из волжских водохранилищ - Цимлянском - промысловые уловы рыб снизились со 159 тыс. ц в 1989 г. до 61 тыс. ц в 1996 г.; в 2002 г. было добыто 66 тыс. ц [Мамонтов и др., 2003].

Поскольку сведения о рыбах и условиях их обитания в Колымском водохранилище в научных публикациях практически полностью отсутствуют, в настоящей работе ограничимся данными, приведенными в табл. 1 и приложении. В качестве «компенсации» в ряде случаев в книге использована информация о рыбах и условиях их обитания в водохранилищах европейской части России, в основном волжских, что, на взгляд автора, целесообразно в сравнительном плане.

Система и латинские названия рыб приводятся в соответствии с «Атласом пресноводных рыб России» [2003а, б], с учетом информации из работ других авторов [Васильева, 1999, 2004; Богуцкая, Насека, 2004; Голубцов, Малков, 2007; Попов, 2007, 2008]. В тексте глав, как правило, даны латинские названия только тех видов рыб, которые отсутствуют в таблице приложения. Длина тела карповых рыб в тексте и таблицах промысловая (l), сиговых и лососевых – по Смитту (Sm), масса тела рыб всех видов – с внутренностями (Q). Возраст рыб в большинстве случаев указан цифрами 1+, 2+, 3+ и т. д. [Правдин, 1966]. Как синонимы используются в работе термины «акклиматизант» и «вселенец».

Глава 1

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РЫБ

Рыбы, как и другие растения и животные, существуют в тех или иных условиях среды и не мыслятся как живые организмы вне этих условий. Отсюда и вытекает то первостепенное значение, которое уделяется изучению таких факторов жизни рыб, как гидрологические, гидрохимические и гидробиологические, которые в водохранилищах, особенно крупных, имеют, в отличие от естественных водоемов, свою специфику. Для сибирских водохранилищ характеристика этих факторов в кратком изложении такова.

1.1. Гидролого-гидрофизическая характеристика водохранилищ

1.1.1. География и топография

Принципиальная схема водохранилища, созданного на реке с целью снабжения водой ГЭС, приведена на рис. 2. Все указанные на схеме параметры, кроме характеристик реки, определяются проектом того или иного гидрокомплекса. Верхний бьеф - собственно водохранилище. Нижний бьеф - участок реки ниже плотины ГЭС. Нормальный подпорный уровень (НПУ) – наивысшая отметка водной поверхности водохранилища, которая может длительно поддерживаться водоподпорным сооружением. Форсированный подпорный уровень (ФПУ) – уровень водохранилища выше нормального, временно допускаемый в чрезвычайных ситуациях и чреватый дополнительным размывом берегов. Уровень мертвого объема (УМО) уровень, ниже которого расположен мертвый объем водохранилища, сработка которого или технически невозможна или допускается частично как вынужденная мера для увеличения попуска воды из водохранилища. Полезный объем водохранилища – полезная рабочая емкость, заключенная между НПУ и УМО [Чеботарев, 1970; Авакян, Шарапов, 1977; Водохранилища..., 1986; Эдельштейн, 1998]. Основные показатели морфометрии и гидрологии водохранилищ Сибири приведены в табл. 1. Схемы водохранилищ (кроме иртышских) отображены на рис. 3.

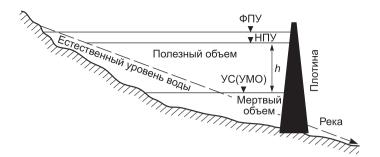
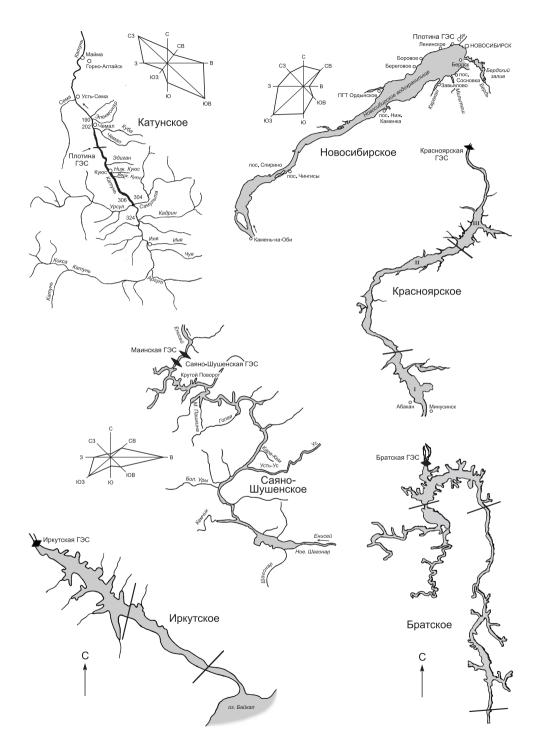


Рис. 2. Принципиальная схема водохранилища. Уровни и водные объемы: ФПУ – форсированный подпорный уровень, НПУ – нормальный подпорный уровень, УС (УМО) – уровень сработки, или уровень мертвого объема.

Водохранилища расположены на территории Сибири в разных ландшафтно-географических зонах, с присущим для этих зон климатом и характером рельефа местности. Бухтарминское водохранилище пересекает горно-лесную, горно-степную и, частично, пустынно-степную зоны; Усть-Каменогорское расположено в пределах горно-лесной зоны; Шульбинское – предгорной лесной; Новосибирское - в лесостепной зоне; Саяно-Шушенское – в горно-таежной; Красноярское – южной лесостепной и северной горно-таежной; ангарские водохранилища – преимущественно в таежно-лесной (но Братское частично в степной и лесостепной); Курейское, Хантайское и Колымское – лесотундровой; Вилюйское – северной таежной. Курейское, Хантайское, Вилюйское и Колымское водохранилища находятся в зоне многолетнемерзлых грунтов [Грезе, 1961; Биология..., 1964; Коржуев, 1965а, б; Бейром и др., 1973; Бояркин, 1973; Орлова, Широков, 1976; Биология..., 1979; Козляткин, Мещерякова, 1980; Малиновская, Тэн, 1983; Михайлов, Скопец, 1983; Скопец, 1985; Природа..., 1988; Васильев и др., 2000; Баженова, 2005; Вышегородцев и др., 2005; Глотов, Глотова, 2005].

Водохранилища Сибири занимают долины подпруженных плотинами рек и по этому признаку относятся к водохранилищам долинного, или руслового, типа [Малик, 1990]. Длина водохранилищ этого типа значительно превышает ширину поймы во время разливов реки. В верхней части долинного водохранилища затопление местности ограничивается поймой реки, а в нижней части водой покрываются и надпойменные террасы. При этом в тех местах, где затапливаются низменности и впадины, нередко образуются озеровидные расширения. Морфология водохранилищ усложняется в случае формирования на их акватории островов, намытых привнесенным рекой материалом или образовавшихся на участках местности, расположенных выше НПУ [Широков, 1974а].

При образовании сибирских водохранилищ их водами были затоплены как природные, так и антропогенные ландшафты. В состав верхней части Бухтарминского водохранилища вошло крупное по площади (180 тыс. га), сравнительно неглубокое мезотрофное оз. Зайсан [Козляткин, Мещерякова,



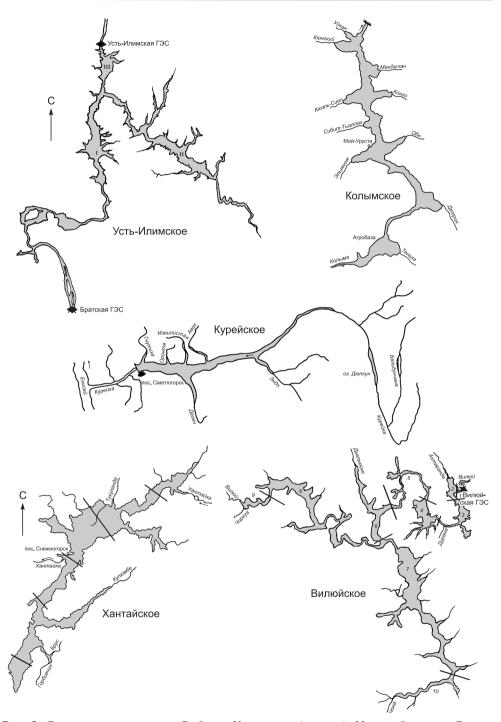


Рис. 3. Схемы водохранилищ Сибири: Катунское (проект), Новосибирское, Саяно-Шушенское, Красноярское, Иркутское, Братское, Усть-Илимское, Курейское, Хантайское, Вилюйское, Колымское.

Ταбλυμα 1

Некоторые гидродогические характеристики крупных водохранидиш Сибири

	IICNOI	HENOLOPBIC INAPONOLITICANO ABPARTEPRICIANI APYLINDIA BOAOAPARINAMI, CHOMPR	OF 11 10.	runc anbaur	premiu	мруши	Hon vi	o pari	mann Cuon	Ьш		
Водохранилище	Река	Годы наполнения	L, KM	<i>Sch</i> , км макс./ср.	Н, м		НПУ, УМО,	Cy,	S, тыс. га при НПУ/УМО	V, км³ при НПУ/УМО	A/S >	КВО, разы
Бухтарминское	Иртыш	1960–1967	510	lim 1,5–35	80/40	402	395	0,7	549/314	49,7/31	43/38	0,35
Усть-Каменогорское	Иртыш	1952–1954	44	lim 0,2–1,2	46/17	335	330	5,0	3,7/1,5	0,65/0,48	60/26	21
Шульбинское	Иртыш	1984–1996	100	I	30/9	240	235	5,0	25,5/-	2,4/0,9	-/63	12,4
Новосибирское	Обь	1957–1959	200	17/13	28/8,2	113,5	108,5	5,0	107/70	8,8/4,4	35/50	9'9
Саяно-Шушенское	Енисей	1978–1990	320	9/1,0	222/100	540	200	40,0	62/25	31/15	61/52	1,5
Красноярское	Енисей	1967–1970	388	15/6,5	105/37	243	225	18,0	210/123	73,3/43	41/41	1,2
Иркутское	Ангара	1956–1959	65	3,5/2,8	35/10	457	453	4,0	17/13	2,1/1,6	23,5/24	24
Братское	Ангара	1961–1967	1210	20/5	155/33	402	399,5	2,5	547/520	169/121	5/28	0,5
Усть-Илимское	Ангара	1974–1977	009	12/3	94/31	296	294	2,0	189/181	59/32	4/46	1,5–2,0
Курейское	Курейка	1986–1990	170	lim 0,6–10	72/11	92	75	20,0	56/21	10/2,6	62/74	1,9
Хантайское	Хантайка	1970–1977	171	27/10	60/12	09	52	8,0	212/113	23,5/8	47/66	1,0
Вилюйское	Вилюй	1966–1973	741	20/4,6	-/08	244	236	8,0	217/163	36/21	25/42	0,56
Колымское	Колыма	1984–1990	148	6/3	120/33	450	438	12,0	44/-	14,6/8,0	-/45	6'0
элымское	Колыма	1984–1990	148		6/3		120/33	120/33 450	120/33 450 438	120/33 450 438 12,0	120/33 450 438 12,0 44/-	120/33 450 438 12,0 44/- 14,6/8,0

*Примечание. L – д*лина; *Sch –* ширина; *H –* глубина; НПУ – нормальный подпорный уровень в балтийской системе высот (БСВ); УМО – уровень мертвого объема в БСВ; СУ – амплитуда колебаний уровня при сработке от НПУ до УМО; S – площадь водного зеркала; V – объем; %<S/V – процент уменьшения площади и объема при сработке уровня до УМО; КВО – среднемноголетний коэффициент водообмена в течение года. Средняя ширина Саянского водохранилища в его озерной части составляет 7 км, средняя глубина — 7,5 м.

Составлена по данным А.И. Исаева и Е.И. Карповой [1989], Л.К. Малик [1990], В.М. Савкина [2000а, б].

1980]. При создании Новосибирского водохранилища общая площадь затопленной суши составила 95 тыс. га, из которых на долю кустарниковой и древесной растительности пришлось 30 %, лугов и пастбищ – около 28, болот – 12,6, водоемов и других угодий – 20 %. Заторфованность ложа водохранилища составила 13 % его площади [Петкевич, 1961а]. В состав ложа Красноярского водохранилища вошло 39,7 тыс. га (23,4 % от всей затопленной площади) пашни, 73,35 тыс. га (43,2%) сенокосов и пастбищ, 36,6 тыс. га (21,5%) лесов, 3,12 тыс. га (1,4 %) приусадебных земель и садов, 17,8 тыс. га (10,5 %) прочих земель [Вышегородцев и др., 2005]; площадь затопленного русла Енисея составила 40 тыс. га [Грезе, 1961]. В Иркутском водохранилище 28 % его площади занимает площадь Ангары, 8 % – площадь островов реки, 64 % – болота, луга, кустарники, вырубки, смешанный и хвойный лес, затопленные пашни, огороды, железная дорога и населенные пункты [Голышкина, 1963]. В Усть-Илимском водохранилище 69 % (127,8 тыс. га) его ложа занимают леса и кустарники. Сплошная лесоочистка была произведена только на 6 % площади водоема, что существенно затруднило в дальнейшем ведение в нем рыбного промысла [Понкратов, 1986].

В зону затопления Хантайского водохранилища попали лесные угодья, торфяники, а также территория тундры, болот, многочисленные озера и реки. Оттаивание вечномерзлого грунта, который занимал 50 % всей площади этого водохранилища, привело к появлению на поверхности водоема многочисленных плавучих островов-торфяников (общей площадью около 35 тыс. га), покрытых кустарниковой и древесной растительностью. Многие из этих островов встречались на поверхности водоема в течение 10 и более лет со времени его образования. Подъему в толщу воды торфа способствовало накопление в нем газов, в основном метана [Природа..., 1988]. В Вилюйском водохранилище, на территории ложа которого древесная растительность не вырубалась, было затоплено 1,4 тыс. га сенокосов, 1,3 тыс. га пастбищ, 181 тыс. га древесной и кустарниковой растительности, из которых лесной массив составлял 78,4 % площади. Из затопленной и разлагавшейся в течение многих лет древесины в водохранилище попало, по примерным подсчетам, 120 736 т смол, 82 000 т таннидов и 72 765 т уроновой кислоты [Биология..., 1979].

На некоторых сибирских водохранилищах в процессе подготовки ложа к затоплению были проведены работы по вырубке древесной и, частично, кустарниковой растительности. Однако и в этих водохранилищах значительный объем древостоя оказался под водой, например, в Новосибирском – около 1 млн м³ [Петкевич, 1961а]. В Саяно-Шушенском водохранилище было затоплено 54,6 тыс. га леса, или 2,5 млн м³ древесины, большая часть которой до настоящего времени находится на плаву и сосредоточена в четырех заливах, занимая в них 10–11 км² площади водного зеркала. В Иркутском водохранилище вырубленная растительность успела частично восстановиться до затопления ложа и оказалась в воде [Биология..., 1964]. Известно, что влияние затопленных почв и растительности на гидрохимический и гидробиологический режимы водохранилищ может иметь как положительные последствия – высвобождение химических элементов-биогенов и рост численности и биомас-

сы водорослей и беспозвоночных животных (кормовой базы рыб), увеличение нерестовых площадей рыб-фитофилов, так и отрицательные – снижение в воде концентрации кислорода, расходуемого на окисление органики, возникновение заморных зон с повышенным содержанием метана и сероводорода [Алмазов и др., 1961; Поддубный, 1963; Бочков, Качурин, 1973; Буторин, 1984; Буторин, Успенский, 1984].

Береговая линия всех сибирских водохранилищ в той или иной степени изрезана в результате образования заливов и бухт, многие из которых имеют крупные размеры. Например, в Красноярском водохранилище, изрезанность береговой линии которого умеренная (коэффициент изрезанности около 4), имеется свыше 40 заливов и бухт длиной от 5 до 36 км. При этом ширина заливов в 3–7 раз меньше длины. Общая площадь заливов достигает при НПУ 396 км² [Кусковский и др., 1974; Космаков, 2001]. Даже в сравнительно небольшом по площади Иркутском водохранилище, длина береговой линии которого составляет около 250 км, сформировалось около 40 заливов и бухт; из них 12 заливов более 2–3 км, а Курминский – около 10 км в длину. Особенно сложную конфигурацию имеет Братское водохранилище, в которое впадает более 30 крупных рек длиной от 50 до 632 км и множество мелких притоков [Формирование..., 1988].

1.1.2. Гидрология

По преобладающим глубинам большинство водохранилищ Сибири являются глубоководными. К сравнительно мелководным следует отнести верхнюю часть Бухтарминского водохранилища (глубина 3-4 м при площади 440 тыс. га), Новосибирское и Иркутское водохранилища. В Новосибирском водохранилище распределение площадей акватории водоема по глубинам при НПУ таково: 0-2 м -15 тыс. га (14 % общей площади), 2-5 м -21 тыс. га (19,6 %), 10-10 м выше 10-10 м 10-1

Но и в глубоких водохранилищах заметные по удельному весу площади акватории представлены мелководьями. В Бухтарминском водохранилище на его нижнем горном участке площадь акватории с глубинами до 4 м составляет около 14 % всей площади участка, от 4 до 10 м - 13,5 %, на среднем горно-долинном участке - с глубинами до 10 м - 31 % общей площади участка [Козляткин, Мещерякова, 1980; Баженова, 2005]. В Красноярском водохранилище «речная» зона с глубинами до 3 м занимает 6 % всей площади водоема, участки средней и нижней зон с глубинами от 3 до 10 м - 11 %; глубины от 10 до 30 м составляют 28 % всей площади водоема, от 30 до 40 м - 12 %, более 40 м - 44 % [Широков, 19746; Космаков и др., 1988]. В Братском водохранилище площадь акватории с глубинами до 1 м составляет 12 тыс. га (2,2 %), от 1 до 2 м - 15 тыс. га (2,7 %), до 10 м - 26,6 %, с глубинами более 20 м - 55,2 %

[Подлесный, 1961; Булатов, 1965; Бояркин, 1973; Россинский, 1975]. В Усть-Илимском водохранилище участки с глубинами от 0 до 10 м занимают 41,5 тыс. га, или 22 % общей площади водоема, с глубинами от 10 до 20 м – 14 % [Биология..., 1987]. В Вилюйском водохранилище 25 % площади приходится на глубины до 6 м [Биология..., 1979].

Следует отметить, что мелководья характерны для большинства крупных водохранилищ и европейской части России. Так, в Иваньковском водохранилище площадь водного зеркала с глубинами до 2 м (при НПУ) составляет 48 % от общей площади этого водоема, в Угличском — 36, в Горьковском — 25, в Рыбинском и Камском — 21, в Саратовском и Волгоградском — 18, в водохранилищах Волжского каскада в целом — 19 % [Буторин, Успенский, 1984].

Роль мелководий в формировании и функционировании биоценозов, включая ихтиоценозы, во всех водохранилищах весьма велика [Герасимов, Поддубный, 1998, 1999]. В частности, на мелководных участках с развитой водной растительностью происходит нерест фитофильных рыб, здесь нагуливается молодь и значительная часть взрослых особей большинства видов рыб водохранилища. Отрицательное влияние на структуру биоценозов и биологическую продуктивность мелководий оказывают колебания уровенного режима, вдольбереговые течения, сгонно-нагонные явления ветрового происхождения, обсыхание и промерзание грунтов, загрязнение токсичными для гидробионтов соединениями, поступающими с водами притоков и рассредоточенными стоками. Наиболее продуктивными в водохранилищах являются защищенные от ветроволновой деятельности мелководья, в донных отложениях которых происходит накопление аллохтонной и автохтонной органики и биогенов, создаются благоприятные условиях для увеличения разнообразия и биомассы кормовых организмов рыб. На открытых для ветроволнового воздействия мелководьях, обычно лишенных растительности, более активно протекает процесс эрозии донного субстрата и, в связи с этим, вынос из его толщи органики, биогенов и организмов инфауны, здесь выше мутность воды, что снижает интенсивность фотосинтеза водорослей и ухудшает условия питания зоопланктона; в целом бентосные фито- и зооценозы на таких мелководьях развиты слабее, чем на мелководьях первого типа. Тем не менее, поскольку открытые мелководья занимают значительную часть площади в большинстве крупных водохранилищ, их роль в формировании кормовой базы рыб существенна [Герасимов, Поддубный, 1999]. Подробный анализ роли мелководий в биологической продуктивности водохранилищ и экологии рыб дан в работах [Ильина, Гордеев, 1972, 1980; Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971; Буторин, 1984; Буторин, Успенский, 1984; Романенко, 1984; Герасимов, Поддубный, 1999; Алексевнина, Истомина, 2007].

Важной гидрологической характеристикой водохранилищ, в том числе с позиций гидробиологии, является коэффициент водообмена, по которому можно судить о степени проточности водоемов этого типа [Чеботарев, 1970; Авакян, Шарапов, 1977; Водохранилища..., 1986; Эдельштейн, 1998]. Из сибирских водохранилищ самым проточным является Усть-Каменогорское, что служит одной из главных причин его холодноводности [Вакулко, 1969; Мали-

новская, Тэн, 1983]. Затем по этому параметру следует Иркутское водохранилище, что связано с существенным влиянием на эту и многие другие его характеристики озера Байкал [Кожова, 1964]. В Новосибирском водохранилище весь объем водной массы сменяется в течение года в среднем 6,6 раза, в том числе в весенне-летний период около 4 раз. По сравнению с Обью на участке ее зарегулирования, водообмен в этом водохранилище уменьшился в целом в 9 раз, а на озеровидном участке еще в большей степени: в августе-октябре – в 10–14 раз, в феврале-марте – в 4–5 раз. Скорость движения воды в Новосибирском водохранилище снизилась, по сравнению с таковой в реке, в несколько раз и составляет в период весеннего паводка: в нижней зоне -0,33 м/с, в средней -0,55, в верхней -1,2-1,4 м/с. В период летней и зимней межени скорость движения воды в водохранилище еще меньше. Для остальных сибирских водохранилищ характерен низкий коэффициент водообмена (см. табл. 1) и, как следствие этого, наличие застойных зон, ухудшение условий дыхания и других сторон жизнедеятельности гидробионтов [Козляткин, Мещерякова, 1980; Кляшторин, 1982].

Одним из основных абиотических факторов, влияющих на гидробионтов в водохранилищах как непосредственно, так и опосредованно, в том числе на условия размножения, нагула и зимовки рыб, на рыбопродуктивность водохранилищ в целом, является уровенный режим [Тюрин, 1961, 1963, 1967; Шаронов, 19636; Ильина, Гордеев, 1972, 1980; Махоткин, 1977; Буторин, 1984; Архипов и др., 1986; Купчинская и др., 1994; Герасимов, Поддубный, 1999; Авакян, Ривьер, 2000; Савкин и др., 2000; Селезнева и др., 2004; Евграфов, 2005; Селезнева, Трифонова, 2005].

Из сибирских водохранилищ особенно велика амплитуда колебаний уровня в течение года в Саяно-Шушенском, Красноярском и Курейском водохранилищах (см. табл. 1).

В качестве примера рассмотрим годовой ход уровня воды в Новосибирском и Красноярском водохранилищах. Весеннее наполнение этих водоемов связано с началом половодья на Оби и Енисее и их основных притоках. В Новосибирском водохранилище подъем уровня воды начинается, в среднем по многолетним данным, 17 апреля, длится 58 суток и завершается (достигая отметки НПУ) к 13 июня. Интенсивность подъема уровня воды составляет 10,3 см/сут. Летне-осеннее стояние уровня на отметке НПУ длится 105 суток, осенне-зимняя сработка уровня — 190 суток. За период существования этого водоема с 1959 по 2008 г., в течение 32 лет в нем происходила сработка уровня воды ниже УМО, с соответствующим увеличением площади осущаемых к концу зимы мелководий. В первые годы сработка уровня ниже УМО составляла от 2—5 до 15 см и отмечалась не ежегодно. В маловодье 1981—1982 гг. ежегодная сработка составила 1,9 м. С 1990 г. сработка уровня ниже УМО наблюдалась практически ежегодно. Так, в 1998 г. ее величина составила 1,53 м, в 1999 г. — 0,65 м [Савкин, 2000а, б, 2006].

В Красноярском водохранилище продолжительность фазы весеннего наполнения колеблется в разные годы от 74 до 153 суток, при максимальной интенсивности притока 90 см/сут и средней многолетней – 17 см/сут. Летнеосеннее стояние на отметке НПУ длится 80–90 суток, осенне-зимняя сработ-

ка — 206, с колебаниями по годам от 178 до 295 суток. Интенсивность сработки колеблется от 8 до 23 см/сут. Наименьший уровень воды в водохранилище наблюдался в 1982 г. и составил 222,5 м (здесь и далее в балтийской системе высот — БСВ), что ниже УМО на 2,5 м, максимальный — 243,6 м, зафиксирован в 1972 г. В многолетнем разрезе амплитуда колебания уровня воды в этом водоеме составляет около 21 м [Космаков и др., 1980, 1988; Вышегородцев и др., 2005].

В Братском водохранилище многолетнее снижение уровня воды наблюдалось в период с 1974 по 1982 г., в результате чего к весне 1982 г. сработка достигла около 10 м, площадь водохранилища сократилась на 1257 км 2 , или на 23 % [Архипов и др., 1986].

Следует отметить, что ход уровенного режима в водохранилищах существенно отличается в годы с малым и большим притоком речных вод. Так, в Новосибирском водохранилище длительность стояния уровня на отметке НПУ в многоводном 1961 г. составила 251 сутки (этот уровень продержался до 5 января 1962 г.), а в маловодном 1998 г. – лишь 38 суток. За период эксплуатации Новосибирского водохранилища, с 1959 по 2004 г. включительно, маловодный период повторялся 21 раз, многоводный — 13, средневодный — 12 раз [Савкин, 2006].

В течение многих лет после образования существенно колебался уровень воды в Бухтарминском водохранилище. К октябрю 1961 г. он достиг отметки 395 м БСВ. С июля 1962 до апреля 1966 г. происходило снижение достигнутого уровня, в результате чего площадь водохранилища сократилась на 97 тыс. га, а его объем - на 7.7 км 3 . В 1966 г. уровень воды резко повысился и достиг отметки 400,1 м БСВ, однако в маловодные 1967–1968 гг. он вновь понизился. К 1971 г. уровень достиг 401,3 м БСВ, объем водохранилища – 46,05 км³, но затем последовало многолетнее снижение уровня: к апрелю 1977 г. он понизился более чем на 6 м, в результате чего площадь водохранилища сократилась до 289 тыс. га, объем (к 1978 г.) — до 22,5 км 3 (к 1982 г. до 16 км³). При понижении уровня в период 1973–1977 гг. ежегодно из общей площади водохранилища выпадало от 47 до 104 тыс. га кормовых угодий и до 70 % нерестовых для рыб площадей [Тютеньков, Козляткин, 1974; Козляткин, Мещерякова, 1983]. Только к 2001 г. водохранилище было заполнено до отметки НПУ, что привело к затоплению большой площади земель, использовавшихся прежде для выпаса скота и других хозяйственных целей. В результате этого в водохранилище вновь поступило значительное количество минеральных и органических веществ, что существенно ускорило процесс эвтрофикации водоема [Баженова, 2004а-г, 2005].

В Усть-Каменогорском водохранилище уровенный режим существенно зависит от характера сброса воды из Бухтарминского водохранилища, поскольку в гидрологическом отношении Усть-Каменогорское водохранилище играет роль контррегулятора уровня Бухтарминского [Савкин, 2006]. До создания Бухтарминского водохранилища уровень воды в Усть-Каменогорском водохранилище характеризовался небольшими колебаниями в течение года: сработка уровня начиналась только в марте, максимальный сброс воды – во второй половине апреля (на 5,8 м), в мае уровень повышался до проектной

отметки НПУ и до следующей весны почти не изменялся. С 1960 г. (начало наполнения Бухтарминского водохранилища) уровень воды в Усть-Каменогорском водохранилище во второй декаде апреля снижался на 4 м. В мае 1962 г. уровень снизился на 1,8 м, в августе—сентябре — на 1,7—2,2 м. Понижение уровня приводило к осушению мелководных участков водохранилища и угнетению развития макрофитов и населяющих эти биотопы беспозвоночных животных [Киселева, 1965а]. Значительные колебания уровня воды в течение года наблюдаются в этом водоеме и до настоящего времени.

Помимо изменения уровня воды в результате наполнения и сработки, в водохранилищах отмечаются сгонно-нагонные колебания уровня, вызванные ветровыми явлениями, особенно заметные в конце лета и осенью, во время штормов [Буторин, 1984]. Так, в Новосибирском водохранилище ветровые волнения с разной степенью интенсивности наблюдаются в течение 45 % всего безледоставного периода. Из этого времени около 6 % приходится на волнения с высотой волн выше 1 м. На верхнем участке водоема наибольшая высота волн достигает 1,2 м, на среднем -2, на нижнем -3,2 м [Подлипский, 1968]. В Красноярском водохранилище 55 % всех штормов отмечается в октябре-ноябре [Космаков и др., 1980, 1988; Вышегородцев и др., 2005]. На мелководных участках водохранилищ, включая участки выклинивания подпора притоков, ветровое перемешивание охватывает всю толщу воды. В Красноярском водохранилище в летне-осенний период ветровое течение захватывает слой воды до 30 м и более, а скорость движения воды в поверхностном слое составляет 4-7% скорости ветра; на глубине 10-20 м скорость течения достигает 0,4 м/с [Космаков и др., 1980, 1988]. В Братском водохранилище отмечено ветровое перемешивание до глубины 25 м. На плесовых расширениях под воздействием ветра часто отмечаются течения, противоположные по направлению стоковому течению, так называемые компенсационные. Они, как правило, наблюдаются в толще воды, и их скорость может достигать 0,5 м/с [Бояркин, 1973; Мамонтов, 1977].

Для сравнения: в Рыбинском водохранилище при средних скоростях ветра и НПУ интенсивность эрозии дна мелководной зоны минимальна в речной зоне водоема и максимальна в его главном плесе. Усиление скорости ветра или снижение уровня приводят к резкому возрастанию интенсивности эрозии. При уровне ниже НПУ на 1 м и при средних скоростях ветра, от 40 до 60 % площади мелководий подвержено эрозионным процессам. При штормовых ветрах при НПУ эрозия дна отмечается во всех плесах этого водоема на общей площади не менее 40 % [Герасимов, Поддубный, 1999].

Следствием ветровой эрозии дна в водохранилищах является взмучивание верхнего слоя донного субстрата и нарушение структуры и функционирования планктонных и бентосных фито- и зооценозов. На открытых песчаных мелководьях длительные штормы приводят к уничтожению почти всего животного населения в толще воды; быстрее всего гибнут рачки-фильтраторы – кладоцеры [Дзюбан, Мордухай-Болтовской, 1965]. В Куйбышевском водохранилище отмечена гибель большого числа личинок леща и плотвы во время штормов силой 7–9 баллов; отрицательное влияние распространялось до 6-метровой изобаты [Махоткин, 1977].

Движение воды в водохранилищах происходит не только под влиянием ветров, но и в виде так называемых стоковых течений, которые формируются под воздействием притока воды и проявляются в пределах водохранилища, прежде всего, по руслам затопленных рек [Вендров и др., 1976; Матарзин и др., 1977]. Скорости стоковых течений воды в водохранилищах по сравнению с реками, на которых они образовались, существенно меньше, особенно на нижних участках и в прибрежной зоне. Например, если в р. Оби на участке будущего водохранилища скорость течения колебалась в течение года от 0,4 до 2,1 м/с, то в водохранилище даже в период половодья она составляет: в нижней зоне – 0,33 м/с, в средней зоне – 0,55, в верхней зоне – 1,2–1,4 м/с [Подлипский, 1981; Савкин, 2006].

В Красноярском водохранилище скорость стоковых течений воды под ледяным покровом колеблется от 0,02 до 0,08 м/с. У дна скорость течения часто выше, чем в поверхностных слоях. По мере продвижения водных масс от зоны выклинивания к плотине скорость стоковых течений уменьшается более чем в 10 раз. В середине июня, после исчезновения термического бара, на протяжении 2-3 недель в средней и нижней частях Красноярского водохранилища наблюдаются значительные скорости течения воды на поверхности, величина которых достигает 0,4 м/с. Эти течения вызваны разностью плотностей зимних и весенних вод и связаны с термическим режимом. По сравнению с речными условиями скорость стоковых течений в Красноярском водохранилище уменьшилась примерно в 10 раз и равняется в верхней части 0.14-0.20 м/с (зона переменного подпора), в средней -0.06 и в нижней – 0,1 м/с. Таким образом, по характеру движения воды (скоростному режиму течений) и это водохранилище близко к водоемам озерного типа [Подлипский, 1974]. В Иркутском водохранилище стоковые течения прослеживаются по транзиту всего водоема: в истоке скорость течения при НПУ равна 0,1 м/с, в приплотинной зоне – 0,02 м/с [Космаков и др., 1980, 1988]. В Братском водохранилище сравнительно сильное течение наблюдается на рекообразных участках. В зонах расширений однонаправленный сток всего столба воды практически не обнаруживается. В зимний период происходит расслоение движущейся водной массы на верхнюю, сравнительно быстротекущую и холодную, и нижнюю, относительно застойную и теплую зону. Это способствует образованию зимнего температурного скачка. Глубина его связана с удельным расходом и притоком холодной воды в водохранилище. Чем ближе к плотине и шире участки водохранилища, тем ближе к поверхности поднимается слой температурного скачка. Скольжение разноплотностных слоев воды относительно друг друга приводит к нарушению горизонтальной стратификации температур. В расширяющихся частях водохранилища нижние холодные слои тяжелой воды в стоковом течении вообще не участвуют [Бояркин, 1973; Мамонтов, 1977].

Существенное и разностороннее влияние гидродинамических процессов, имеющих место в водохранилищах, на гидробионтов, включая рыб, показано в работах [Поддубный, 1971; Буторин, 1984; Поддубный, Малинин, 1988, 1993; Поддубный и др., 1990; Линник, Герасимов, 1993; Герасимов, Поддубный, 1999].

Колебания уровня воды в водохранилищах тесно связаны с изменением площади водного зеркала и объема водной массы этих водоемов. Соответствующие данные по Бухтарминскому водохранилищу приведены выше. Площадь водного зеркала Новосибирского водохранилища при сработке уровня от НПУ до УМО сокращается на 29.8 тыс. га, или на 27.8 %, объем — на 50 % [Савкин, 2006]. К концу зимнего периода осущается вся прибрежная зона с глубинами до 5 м [Орлова, Широков, 1976; Оберемко, Подлипский, 1980]. При этом на многих участках под слоем льда происходит промерзание донного субстрата и гибель значительной части зимующих на поверхности и в толще донных отложений гидробионтов. Как следствие этого, весной и в начале лета происходит замедленное восстановление прибрежных донных и придонных биоценозов с соответствующим замедлением темпа развития кормовой базы рыб [Благовидова, 1976]. Практически ежегодно часть рыб, особенно молоди, в конце зимней сработки уровня воды гибнет, не имея возможности выйти из приглубых участков, отшнуровавшихся от основной массы воды и характеризующихся неблагоприятным газовым режимом. Значительная по численности гибель рыб по этой причине наблюдалась в верхней зоне Новосибирского водохранилища в марте 2003 г. Как часто это происходит – сказать трудно, поскольку погибшая подо льдом рыба в начале половодья уносится вниз, и ее регистрация технически сложна.

Заметное сокращение площади водного зеркала и объема водной массы при сработке уровня воды характерно и для глубоководных водохранилищ. В Красноярском водохранилище при снижении уровня на 11 м осущается около 18 % площади водоема [Вышегородцев и др., 2005], в Иркутском водохранилище при сработке до УМО – 47 % (8 тыс. га) [Биология..., 1964], в Братском водохранилище при годовой сработке на 2,5 м – 77 тыс. га (с глубинами от 0 до 5 м), или 12 % общей площади водоема [Бояркин, 1973; Мамонтов, 1977]. В Вилюйском водохранилище к концу зимнего периода осущается четверть площади акватории этого водоема (37 % его объема) [Ноговицын, 1974; Биология..., 1979].

1.1.3. Грунты

По мере заполнения ложа водохранилищ и в последующие годы в них происходит формирование донных грунтов. Залитые водами почвогрунты и произрастающая на них растительность перерабатываются механически течениями воды и движением льда (в мелководной зоне), в результате разложения органики путем биохимического окисления и деятельности микроорганизмов. Вновь сформировавшиеся донные грунты не остаются постоянными и подвергаются воздействию и названных факторов, и таких, как уровенный режим, осаждение на дно взвешенных веществ и отмирающих гидробионтов, деятельность живущих в донных отложениях беспозвоночных животных, взаимодействие грунтов с толщей воды. По сути дела, процесс трансформации донных грунтов продолжается в водохранилищах в течение всего времени их существования, хотя и с разной степенью интенсивности [Широков, 1974а; Авакян, Ривьер, 2000].

Основную роль в накоплении донных осадков играет абразионная деятельность водной массы, вызывающая разрушения берегов, а также привнос

взвешенных веществ реками, впадающими в водохранилище. Например, в Красноярском водохранилище продукты обрушения берегов составляют 40–50 % всех наносов в этом водоеме [Космаков, 1980; Формирование..., 1988]. Опыт эксплуатации многих крупных водохранилищ показывает, что только 4–10 % от всех поступающих наносов сбрасывается в нижний бьеф, остальная часть наносов аккумулируется в ложе водохранилища [Формирование..., 1969; Широков и др., 1975].

В первые годы существования водохранилищ процесс формирования их ложа особенно активен в прибрежной и мелководной зонах. Это связано с тем, что к этим зонам непосредственно примыкают обрушаемые берега и расположенные в районах мелководья острова. Постепенно в прибрежной зоне формируются широкие отмели. В ряде водохранилищ на 7–9-й год их эксплуатации мощность новых отложений в аккумулятивных частях отмелей составляла 5-6 см. В период весеннего подъема уровня воды и во время дождевых паводков поступающие в водохранилище наносы накапливаются преимущественно в районах, прилегающих к устьевым участкам притоков. Затем отложенный материал постепенно переносится водами притоков и ветроволновыми течениями в область мертвого объема водохранилища. По мере увеличения глубины грубодисперсный состав донных отложений сменяется тонкодисперсным. Поэтому в мелководной зоне пелагиали и на многих прибрежных участках водохранилищ обычно формируются песчаные и галечные грунты, а грунты глубоководных зон, как правило, представлены илами.

Отметим, что процесс заиления грунтов и растительных донных субстратов оказывает существенное негативное влияние на эффективность размножения рыб. Например, в Дубоссарском и Куйбышевском водохранилищах наблюдалась гибель икры щуки, выметанной на участках с заиленной растительностью. Искусственные нерестилища для рыб-фитофилов, выставленные в придонном слое некоторых заливов в Куйбышевском водохранилище, заиливались за два дня, в течение которых рыбы еще не успевали отложить на них икру, а на заиленный субстрат рыбы икру вообще не откладывали. В этом же водоеме в смежных заливах, в которых одинаково хорошо был представлен нерестовый субстрат, рыбы (щука и др.) откладывали икру только в том заливе, где был песчаный грунт, а в заливе с илистым грунтом икринки не обнаруживались [Махоткин, 1977].

В Бухтарминском водохранилище формирование грунтов на приустьевых участках притоков происходило за счет накопления аллохтонных веществ. Интенсивное заиление отмечалось в зоне выклинивания р. Нарым, несколько меньше в зоне выклинивания р. Курчум. Это положительно повлияло на развитие здесь бентосных беспозвоночных: на серых илах средняя биомасса организмов зообентоса в 1975 г. равнялась 5,8 г/м², на прочих грунтах – 2,0 г/м² [Козляткин, Мещерякова, 1980]. В литоральной зоне водохранилища формирование грунтов происходило за счет переработки затопленных земель под влиянием волновой деятельности и колебаний уровня. В результате на многих участках прибрежной зоны водоема сформировались чистые пески и галечник. К концу 1970-х годов площадь литоральной зоны,

подвергавшаяся периодическому осушению, составляла около 200 тыс. га. При залитии водой она наиболее быстро заселялась вселенными в водохранилище каспийскими мизидами и байкальскими гаммаридами. Устойчивые, малоподверженные механическому воздействию грунты формировались путем образования наилка животного и растительного происхождения. На максимальных глубинах (30–70 м) наилок достигал 2 см; на этом биотопе биомасса каспийских мизид и местных амфипод была наибольшей. Грунты, сформировавшиеся на бывшей акватории оз. Зайсан и русла Иртыша в пределах его мелководной части, по мере разрушения старых фитоценозов заменялись крупным детритом и остатками ценоза тростниковой растительности, что привело к обеднению бентофауны. Особенно заметно это в северо-западной части оз. Зайсан и дельте Черного Иртыша [Козляткин, Мещерякова, 1980]. Общая протяженность береговой полосы водохранилища, в пределах которой оказались подтопленными большие массивы макрофитов, составила около 150 км [Широков, 1974б].

В Усть-Каменогорском водохранилище грунты формировались за счет продуктов распада затопленных пахотных земель, дорог и кустарников, составлявших 83 % от общей площади водоема, а также за счет минеральной взвеси, приносимой в водохранилище водами Иртыша. К 1959 г. 60,3 % площади дна было занято серыми чистыми илами, 23,8 % — серыми илами с растительным детритом, 11,6 % — слабозаиленным песком, 4,3 % — задернованной почвой. Существенное влияние на процесс формирования грунтов (и зооценозов литорали) оказывали макрофиты (рдесты, роголистник, уруть), произраставшие в прибрежной зоне полосой 1—2 м [Киселева, 1965б, 1967; Малиновская, Тэн, 1983].

В верхней части Новосибирского водохранилища наблюдалось интенсивное накопление песчаных отложений, в средней части формировались заиленные пески, которые в ряде мест возникли при размыве островов. В 1970 г. площадь заиленных песков достигла в этом водоеме 20 тыс. га. Площадь серых илов за период с 1963 по 1970 г. увеличилась на 3 тыс. га, заиленных песков – на 13, торфов почв – на 2,3 тыс. га. Площадь бурых илов за этот же период уменьшилась на 8,6 тыс. га, размываемых почв – на 3,8 тыс. га [Бейром и др., 1973].

В Красноярском водохранилище вся глубоководная зона (84 % от всей площади водоема) занята серыми и коричневыми илами, донные отложения у скальных берегов представлены галькой и крупнообломочным материалом, на плесах аккумулируются преимущественно илисто-песчаные и глинистые отложения; скорость осадкообразования в водохранилище достигает 8 мм в год [Вышегородцев и др., 2005].

Донные отложения играют важную роль в жизни гидробионтов и в процессах самоочищения водохранилища от загрязняющих их соединений [Ретеюм, 1968]. Для бентосных растений и животных грунты являются постоянными биотопами, для планктонных водорослей и беспозвоночных животных – временными, но необходимыми, для рыб – местом нагула и размножения. Высокая степень передвижения грунтов на мелководных участках и в прибрежной зоне водохранилищ – одна из основных, наряду с колебания-

ми уровня воды, причин слабого развития в водоемах этого типа высших растений-амфибионтов. Так, в ангарских водохранилищах в период низких уровней воды в слабо консолидированных наносах зоны осушки прибрежной отмели интенсивно проявляется процесс температурного и морозного выветривания. Наносы отмели промерзают на глубину до 1 м. В них, в связи с высокой льдистостью (до 60–80 %), формируются слоистые, сетчатые и базальные криоструктуры. Зимой в отложениях отмели образуются морозобойные трещины на глубину 60–80 см, летом – трещины усыхания. При оттаивании наносы отмели оказываются в разуплотненном состоянии и подвергаются смыву талыми водами. В результате возникают водороины, промоины, борозды, рытвины и даже овражки протяженностью 15–20 м, шириной до 1 м и глубиной до 1,5 м. Летом при подъеме уровня воды происходит смыв разуплотненных наносов отмели мощностью до 10-30 см [Лещиков, 1972]. Вследствие промерзания осущенных грунтов значительная часть гидробионтов, зимующих на их поверхности и в толще, гибнет. Гибель гидробионтов наблюдается в этот период и в толще воды на участках с небольшими глубинами вследствие возникновения заморных явлений. Восстановление таких биоценозов при повышении уровня воды в половодье происходит медленно. Тесно связана с процессом формирования грунтов и характером поступления в водохранилище взвешенных веществ прозрачность вод.

1.1.4. Прозрачность

Прозрачность воды в водохранилищах зависит от ряда факторов: количества и размеров взвешенных частиц, химического состава воды, условий освещенности и характера ветроволновых явлений. Наиболее значительное влияние на прозрачность оказывают поступление взвешенных частиц с водами весеннего паводка, дождевыми осадками и в процессе разрушения берегов, развитие фитопланктона, взмучивание донных отложений при значительном волнении. Прозрачность увеличивается вдоль водохранилища – от зоны выклинивания к плотине [Буторин, 1984].

В Бухтарминском водохранилище в его глубоководной части прозрачность колеблется в течение года от 1,2 до 7 м (здесь и далее по белому диску Секки). В озерной части прозрачность воды в период заполнения водохранилища колебалась от 0,2 до 5 м, будучи минимальной летом в связи с летним паводком Черного Иртыша, интенсивным развитием планктона и взмучиванием озерных отложений ила [Гулая, 1975]. В 1975 г. прозрачность воды летом в озерной части снизилась до 1–2 м [Мещерякова, 1978], в 2002–2004 она колебалась в это время года от 0,8 до 1,8 м [Баженова, 2005].

В Новосибирском водохранилище прозрачность вод весной составляет 0,05–0,1 см в рекообразной зоне и 0,25–0,30 см – в озеровидной (при содержании в воде взвеси в количестве 50–70 г/м³). В зимний период прозрачность вод в нижней части этого водоема достигает 3,5–4,0 м (при содержании взвеси 0,5–10 г/м³) [Бейром и др., 1973; Широков, 1974а; Оберемко, Подлипский, 1980]. В Красноярском водохранилище в летний период наибольшая прозрачность отмечается в нижней и средней частях водоема – 6,5–6,7 м, наименьшая – на участках впадения притоков – 0,3 м. В этом водохранилище

весенние воды с повышенным содержанием взвешенных наносов достигают плотины за 25–30 дней. Поэтому в июне, когда мутная вода подходит к плотине, прозрачность воды здесь уменьшается, тогда как в верхних участках в это время она увеличивается. В июле, после прохождения паводковых вод, на всем протяжении водохранилища наблюдается сравнительно равномерное содержание взвеси, прозрачность колеблется в пределах 2,0-3,0 м. В августе происходит осветление воды, которое начинается с верхних участков водохранилища и постепенно достигает плотины, прозрачность воды увеличивается до 3,0-4,0 м. В сентябре на приплотинном участке прозрачность продолжает расти, достигая максимума в октябре-ноябре, на остальной территории водохранилища она постепенно выравнивается. Ветроволновая деятельность у легкоразмываемых берегов в осенний период обусловливает снижение прозрачности в мелководной зоне, но практически не сказывается на прозрачности открытых участков водоема. Разница в величине прозрачности у берега и в центральной части акватории достигает 2,0–2,5 м. С установлением ледостава прозрачность повышается на всей акватории этого водоема, вплоть до начала весеннего наполнения [Космаков, 2001; Вышегородцев и др., 2005].

Высокая прозрачность вод характерна для Иркутского водохранилища: в транзитной части в летний период она составляет не ниже 7–10 м, по заливам – 0,5–6,0 м. В Братском водохранилище после его образования прозрачность воды постепенно увеличивалась и достигла, в среднем, по ангарской части 3–4 м, по окинской 2–3 м [Биология..., 1964; Кожова, Ербаева, 1977].

1.1.5. Термический режим

Термический режим в водохранилищах, особенно глубоких, является одним из основных факторов, определяющих в водоемах этого типа особенности структуры и функционирования гидробиоценозов [Россинский, 1975; Константинов И.П., 1976; Буторин, 1984; Константинов А.С., 1986; Константинов, Зданович, 1996]. Известно, что рыбы чутко реагируют на изменения температуры воды, проявляя при этом как видовую, так и физиологическую избирательность термопреферендума [Поддубный и др., 1978; Голованов, 1997; Голованов и др., 2000; Коростелев, Неваленный, 2005].

Схема годового хода температуры воды в сибирских водохранилищах такова. Повышение температуры воды начинается в первой декаде апреля еще при наличии ледяного покрова в результате частичного проникновения в водоем солнечной радиации. После периода весеннего выравнивания температуры (весенняя гомотермия) начинается летний прогрев вод, который продолжается до третьей декады июля—первой декады августа (в зависимости от степени глубоководности водохранилища) и характеризуется прямой температурной стратификацией: температура воды снижается в направлении от поверхности к донным грунтам. Последующее охлаждение приводит к общему выравниванию температуры по глубине, и в декабре наступает осенняя гомотермия при температуре воды около 4,0 °C. Для всего зимнего периода характерна обратная температурная стратификация с максимальными температурами воды у дна 2,8—3,5 °C [Бейром и др., 1973; Бояркин, 1973; Лабутина, Ноговицин, 1974; Константинов, 1976].

Более подробно рассмотрим термический режим в течение года в глубоководных сибирских водохранилищах на примере Саяно-Шушенского и Красноярского [Космаков и др., 1988; Космаков, 2001; Вышегородцев и др., 2005].

В период заполнения этих водохранилищ средняя температура водной массы в пределах их верхних участков была на 3-4 °C выше, чем на нижнем участке, в течение последующих лет это различие достигло 10 °C. Объясняется данное явление более ранним разрушением в первые годы ледяного покрова, меньшими в водохранилище глубинами и более ранним поступлением теплых речных вод. В летний период этих лет высокие температуры воды наблюдались не только в поверхностных, но и глубинных слоях за счет притока теплых речных вод. Так, в Саяно-Шушенском водохранилище в августе 1979 г. температура воды у плотины на поверхности равнялась 19,2 °C, а у дна на глубине 75 м – 16,3 °C, 1 августа 1980 г. – 19,7 и 13,8 °C соответственно. Однако в зимний период этих лет на больших глубинах имели место аномально низкие температуры воды. В Саяно-Шушенском водохранилище зимой 1978-1979 гг. изотерма воды 0.1 °C опускалась на 50 м ниже поверхности. По мере наполнения водохранилища этой же зимой наблюдалась и другая картина, когда температура придонных слоев воды повышалась до 3,8 °C в результате отдачи грунтами тепла, накопленного ими в летне-осенний период за счет теплопритока воды с высокими летними температурами. Весенняя гомотермия в первые два года наполнения водохранилищ отмечалась при температуре воды 9-10 °C в результате значительного турбулентного перемешивания. В последующие годы вертикальное расслоение (стратификация) водной массы начиналось уже при 4–4,5 °C. По мере заполнения водохранилищ их придонный слой (гиполимнион) становился все менее активным, с постепенным понижением максимальных температур у дна по годам от 7,5 до 3,6°C. Этот слой отделяется от верхнего активного слоя (эпилимниона) слоем температурного скачка (металимниона) с максимальным градиентом температуры порядка 0,3-0,5 °C на 1 м.

Таким образом, если на начальной стадии заполнения глубоких (в данном случае енисейских) водохранилищ температурный режим их формировался под влиянием летних вод основных рек и притоков, то на конечной стадии преобладающим становилось влияние зимних вод в связи с ослаблением водообмена. В итоге водохранилища стали представлять собой глубоководные водоемы с хорошо выраженной прямой температурной стратификацией в летний период и обратной температурной стратификацией зимой (при придонной температуре воды около 3–4 °C) [Космаков и др., 1988; Космаков, 2001; Вышегородцев и др., 2005].

Далее, используя работы [Космаков и др., 1988; Космаков, 2001], рассмотрим температурный режим Красноярского водохранилища после его наполнения до отметки НПУ.

Весной в результате нагрева поверхностных слоев воды подо льдом устойчивость обратной стратификации нарушается и возникает свободно-конвективное перемешивание, которое постепенно охватывает всю водную толщу водохранилища и достигает дна. В начале этого периода, когда верхние

слои воды уже нагреваются, глубинные слои продолжают охлаждаться. Вертикальная гомотермия весной устанавливается при температуре, равной температуре придонного слоя: в глубокой части водохранилища при 2,5—3,0 °С, в верхней части водохранилища при 1,0—1,5 °С. Дальнейшее нагревание происходит в условиях гомотермии. Период весеннего нагревания заканчивается при достижении температуры максимальной плотности по всей толще: в верхней части водохранилища в первой—второй декаде мая, в нижней части — во второй декаде июня. Это обусловливает возникновение термического бара, или термобара.

Явление термобара играет важную роль в годовом жизненном цикле гидробионтов, обнаружено на всех водохранилищах Сибири и заключается в следующем. Весной, еще в то время, когда основная акватория водохранилища не очистилась ото льда, более теплые (7-8 °C, обязательно выше 4 °C) речные воды главной питающей реки подходят к более холодным (2–3°C) водам водохранилища, в результате чего возникает фронт плотной воды, который в течение одного-полутора месяцев вытесняет имеющуюся в водохранилище воду, действуя наподобие поршня. В это время холодная водная масса водохранилища находится в состоянии гомотермии, а в теплоактивной области притока речной воды наблюдается устойчивая прямая температурная стратификация. Разделенные термобаром воды резко различаются по плотности, температуре, цвету, прозрачности, химическому составу, следовательно, и по условиям обитания гидробионтов. Например, общая минерализация холодных (теплоинертных) вод этого водохранилища составляет в среднем около 130 мг/л, а вода теплоактивной области содержит лишь 50-60 мг/л солей. Нерест плотвы и некоторых других размножающихся весной рыб в средней и нижней частях Красноярского водохранилища начинается на 1-2 недели позднее, чем в верхней части, где температура воды выше.

Во время образования термобара в верхней части Красноярского водохранилища происходит формирование локальных термических баров и в заливах рек, формирующих боковой приток, и в прибрежной зоне у пологих берегов. На основной акватории водохранилища разделение между холодными и теплыми водами у берегов существует в безветренную погоду. При усилении ветра это разделение исчезает и вновь возникает при установлении тихой погоды. По мере увеличения объема теплых речных вод термический бар продвигается к выходу из залива, в результате чего происходит вытеснение холодных вод в основную часть водохранилища. При интенсивном наполнении водохранилища может наблюдаться движение термобара обратно в залив.

Скорость продвижения термического бара определяется скоростями стоковых течений, интенсивностью перемешивания вод, теплопритоком на водную поверхность и составляет в верхней части Красноярского водохранилища 3–7 км в сутки. Продолжительность существования термобара в этом водоеме зависит от длительности прогревания воды до 4 °С в средней и нижней его частях. Полностью термобар исчезает в середине июня, когда под воздействием солнечной радиации в глубоководной части водоема завершается нагревание воды до температуры наибольшей плотности.

Период летнего нагревания воды в Красноярском водохранилище начинается с момента исчезновения термобара, или нагревания поверхностного слоя воды выше 4 °С в средней и нижней частях водоема. Более теплая речная вода натекает на холодную зимнюю воду, и наполнение водохранилища с этого момента происходит по схеме «налива». Скорость поверхностного течения достигает 38 см/с.

После прекращения интенсивного весеннего наполнения Красноярского водохранилища и при уровне, близком к НПУ, начинается вертикальное расслоение вод. Градиенты температур в этот период редко превышают 0,5 °С/м. Максимальный прогрев поверхностных слоев наблюдается в среднем в третьей декаде июля. Температура воды достигает 22–23 °С.

В период летнего прогрева, в июне–июле, происходит (наиболее отчетливо при штиле) довольно равномерное понижение температуры воды от поверхности до глубины 40–50 м, практически без изменения в остальной толще. В этот период по вертикали наблюдается деление на два слоя: верхний активный, толщиной 40–50 м, и придонный малоактивный, который залегает на глубине свыше 40–50 м и мощность которого определяется глубиной данного участка водохранилища. В случае сильной ветровой активности у поверхности возникает перемешиваемый слой до 10–15 м, который быстро исчезает после прекращения воздействия ветра.

В начале третьего периода – охлаждения – в глубоководной зоне водохранилища продолжается увеличение средних температур по вертикали за счет выравнивания температуры деятельного слоя (эпилимниона) вследствие конвективного перемешивания. С этого момента начинается интенсивное перераспределение тепла из поверхностных слоев в глубинные. Происходит четкое расслоение на термические зоны. Мощность активного слоя постепенно увеличивается и достигает 60–70 м на глубоких участках. С начала охлаждения в водохранилище устанавливается два слоя гомотермии: поверхностный и придонный, разделенные слоем температурного скачка - металимниона. Максимум средних температур по вертикали в глубоководной зоне наблюдается во второй декаде августа-начале сентября, в мелководной части водоема сроки наступления максимальных температур по вертикали соответствуют в основном срокам наступления наибольших температур воды поверхностного слоя. Максимумы средних температур по вертикали у плотины достигают значений 10-12 °C, по мере продвижения вверх по водохранилищу они увеличиваются и в верховьях составляют 21–22 °C.

С сентября начинается общее выхолаживание водной массы водохранилища. В этот период значительную роль в охлаждении воды начинает играть свободно-конвективное перемешивание, распространяющееся на всю глубину. В октябре на верхних участках водохранилища наступает осенняя гомотермия, обычно уже при 10–12 °С. По мере увеличения глубины время наступления гомотермии значительно сдвигается, и на приплотинном участке она наступает в конце ноября при температуре 4,5–5,5 °С. Охлаждение водохранилища, так же как и прогревание, начинается с верхнего участка. Более высокая средняя температура воды здесь сохраняется до начала—середины августа, после чего максимум средних температур постепенно смещается в

более глубокую часть водохранилища. Понижение температуры воды в нижней части водохранилища происходит гораздо медленнее, чем в верхней, изза больших здесь теплозапасов. В этот период тепловому состоянию водных масс свойственна горизонтальная температурная стратификация.

В результате более раннего охлаждения воды рек ниже температуры наибольшей плотности (4 °C) возникает осенний термический бар, который разделяет холодные речные воды и теплые воды водохранилища. В верхней части (выше термического бара) наблюдается обратная температурная стратификация, в нижней (теплой) – либо гомотермия, либо слабовыраженная прямая температурная стратификация. В этом случае скорость продвижения термобара незначительна и определяется в основном интенсивностью охлаждения более теплой водной массы.

После окончательного перехода осенью температуры воды через $4\,^{\circ}$ С начинается четвертый период годового термического цикла. Основную роль в охлаждении воды в это время играет ветровое перемешивание, так как этому периоду соответствует обратная температурная стратификация. Четвертый период обычно бывает кратковременным, но он определяет зимний термический режим водохранилища. При наличии сильных морозов и безветренной погоды ледяной покров образуется на так называемой «теплой воде», т. е. когда охлаждается только поверхностный слой. При воздействии ветра перемешивание охватывает более глубокие слои, и водоем уходит под лед с более низкой средней температурой воды по глубине, чем в первом случае.

Пятый период – самый длительный период годового термического цикла – начинается с момента установления на водохранилище ледяного покрова. После его образования температура воды у нижней поверхности льда близка к 0 °С и постепенно увеличивается с глубиной, достигая наибольшей величины у дна. Эта величина зависит от морфологических особенностей водохранилища. В нижней глубоководной части водоема придонные температуры воды несколько меньше 4 °С. По мере удаления от плотины и уменьшения глубины температура воды у дна понижается. В районе выклинивания подпора водная масса по глубине становится практически однородной, и температура ее приближается к 0 °С. В течение зимы происходит незначительное уменьшение средних температур воды по вертикали. При этом в верхней зоне Красноярского водохранилища на участках с глубинами менее 25 м зимой происходит не понижение, а некоторое увеличение температуры воды как по вертикали, так и у дна. Связано это с передачей тепла через воду и лед во внешнюю среду из донных отложений.

Заканчивается пятый период датой перехода температуры воздуха через 0 °С, обычно в первой декаде апреля. В период наполнения Красноярского водохранилища температура воды на приплотинном участке равна 2,3–3 °С, в средней части около 2 °С, в зоне выклинивания 1–1,5 °С.

Почти все водохранилища Сибири по термическому режиму являются холодноводными. Лишь верхняя часть Бухтарминского, а также Шульбинское и, особенно, Новосибирское водохранилища можно отнести к сравнительно тепловодным. В Бухтарминском водохранилище, в его озеровидной части, прослеживается тесная зависимость температуры воды от температу-

ры воздуха. Температурная стратификация воды здесь незначительна или отсутствует. Весенний прогрев воды в этой части водоема начинается с конца апреля и протекает быстро, заканчиваясь в течение одной-двух недель после распаления льда. К концу мая температура воды в поверхностном слое достигает 15–20 °C. Полный прогрев воды до 27–30 °C наблюдается в первой декаде июля. Охлаждение воды начинается с конца августа и продолжается до конца октября. Во второй половине ноября—начале декабря эта часть водохранилища покрывается ледяным покровом, который лежит до начала—конца апреля [Вакулко, 1969; Малиновская, Тэн, 1983].

Для горно-долинной части Бухтарминского водохранилища характерна меньшая зависимость температуры воды от температуры воздуха, чем в озерной части. Период весеннего нагревания воды в горно-долинной части продолжительнее и завершается позднее на одну-две недели. К концу июля температура воды в поверхностном слое достигает 24-24,5°C. При этом температура придонного слоя воды на глубине более 20 м не превышает 12–13 °C, величина прямой температурной стратификации достигает 17°C, полный прогрев воды охватывает слой до глубины 4-5 м. Осеннее охлаждение воды длится с начала или середины августа до середины или конца ноября. Продолжительность ледового периода около 150 дней [Гулая, 1975]. Горная часть этого водохранилища является холодноводной. Распаление льда здесь обычно происходит в первых числах мая, период летнего нагревания продолжается до августа, период осеннего охлаждения длится с начала августа до конца ноября, ледяной покров устанавливается в первой половине декабря. Во второй половине июля средняя температура воды в поверхностном слое не превышает 20–21 °C, а в придонном слое она не поднимается выше 7,5 °C. Температурная стратификация в этой части водохранилища летом выражена отчетливо, разница в температуре воды поверхностного и придонного слоев воды достигает 19,4°C. Температурный скачок в период летнего прогрева выражен очень слабо, в период осеннего охлаждения его величина достигает 4–6 °C. В зимний период придонная температура воды близка к 4 °C, к поверхности она постепенно понижается и непосредственно подо льдом составляет около 0°С [Гулая, 1975; Малиновская, Тэн, 1983]. В целом температурный режим в Бухтарминском водохранилище, особенно в его озеровидной мелководной части, оценивается для большинства гидробионтов как благоприятный, что способствует развитию кормовой базы рыб и увеличению ихтиопродуктивности этого водоема [Козляткин, Мещерякова, 1980; Малиновская, Тэн, 1983].

Усть-Каменогорское водохранилище до создания Бухтарминского характеризовалось как сравнительно тепловодный водоем, после образования Бухтарминского – как холодноводный, поскольку, как отмечалось выше, стало получать холодные воды из нижних горизонтов Бухтарминского водохранилища [Киселева, 19656; Вакулко, 1969; Малиновская, Тэн, 1983]. В Шульбинском водохранилище, в его верхней мелководной и нестабильной по площади части, температура воды достигает летом в поверхностном слое основного плеса 16,5 °C, в разливах поймы р. Убы 24 °C. В средней части водохранилища (протяженностью 15 км и площадью около 15 тыс. га) вода про-

гревается до 21–22 °C у поверхности и до 17–19 °C у дна. В заливе в районе подпора р. Кызыл-Су температура воды уже в мае достигает на мелководьях 16–20 °C, а в июле–августе – 23–25 °C. В нижней части водохранилища температура воды у поверхности в летний период составляет 19–20 °C, в придонных слоях она опускается до 15 °C. На мелководьях Шульбинского залива вода прогревается до 22–23 °C. Охлаждение вод Шульбинского водохранилища начинается в третьей декаде августа, в сентябре температура воды снижается постепенно, в октябре она резко падает, составляя в конце месяца 7–8 °C [Баженова, 2004г].

В Новосибирском водохранилище температура воды в третьей декаде мая в поверхностном слое на всех участках равняется в среднем 12,6 °C, в июне 17,0, в июле 21,6, в августе 19,6, в сентябре 14,0, в октябре: от 9,5 до 3,1 – в озерной части, от 13,0 до 2,0 – в речной и от 14,0 до 2,6 °C – в среднем по всему водохранилищу [Петкевич, 1961а; Оберемко, Подлипский, 1980].

В Красноярском водохранилище в период с 1971 по 1974 г. температура воды в поверхностном слое в нижней и верхней части водоема составляла соответственно: в июне 16,0 и 9,9 °С, в июле 19,9 и 19,5, в августе 19,7 и 20,0, в сентябре 14,2 и 16,7, в октябре 6,8 и 11,3 °С. Но, как отмечалось выше, температура воды на больших глубинах этого водоема, которые в нем преобладают, ниже, чем на поверхности, на 10–15 °С. Несколько теплее, чем на основной акватории водохранилища, вода в заливах этого водоема, защищенных от охлаждающего влияния ветров. Так, в 1973 г. разница температур в прибрежье по гидропостам Краснотуранск (залив Сыда) и Абакано-Перевоз (собственно водохранилище), расположенных рядом, составила в июне 1,4 °С, в июле 1,1, августе 0,7, сентябре 1,1 °С. Лучший прогрев обусловливает более раннее развитие в заливах весной водных растений и животных, здесь раньше начинается нерест рыб и увеличивается время их нагула.

В Иркутском водохранилище, гидрологический и гидрохимический режим которого находится под сильным влиянием холодных вод Байкала, летние температуры воды в поверхностном слое также невелики и достигают в конце июля—начале августа на основной акватории водоема 11–14 °C, в заливах 12–14 °C; лишь в некоторых заливах, особенно в их вершинах, вода прогревается до 17–19 °C [Биология..., 1964].

В Ангарской части Братского водохранилища, характеризующейся сравнительно небольшими глубинами, повышенной скоростью течения и высокой степенью проточности, максимальная температура воды в августе во всей толще воды колеблется в небольшом диапазоне и в среднем составляет 11,9 °С. В средней и нижней зонах водохранилища, отличающихся большими глубинами и замедленным течением, верхний слой воды прогревается летом (август) до 18–20 °С, но с глубиной температура воды быстро снижается до 5–6 °С на глубине 20–30 м и до 4 °С – на предельных глубинах [Мамонтов, 1977].

В верхней части Усть-Илимского водохранилища температура воды в значительной степени определяется режимом водных масс Братского водохранилища, сбрасываемых с глубины 35 м, и колеблется с ноября по май от 3,8 до 2,1 °C. Средняя температура воды в зимний период в этом районе ока-

зывается значительно выше, чем на природных нерестилищах омуля в Байкале (0,34°C), что, возможно, приводит к нарушению нормального развития в водохранилище оплодотворенных икринок омуля [Купчинская, 1984; Биология..., 1987]. В Хантайском водохранилище температура воды в поверхностном слое составляет: в июне 0,8-2,5 °C, июле 3,6-11,4, августе 11,1-12,3, сентябре 7,2-10,0°C. Максимальная температура воды (16°C) зарегистрирована у пос. Снежногорск 20–21 июля 1979 г. В эти же даты на глубине 20 м температура воды равнялась 5 °C, на глубине 35 m - 4 °C, на глубине 45 m - 2 - 3 °C. Существенное влияние на термический режим Хантайского водохранилища оказывает многолетняя мерзлота, сохранившаяся в прибрежной части водоема [Малолетко, Матвеева, 1983]. В Вилюйском водохранилище температура воды в поверхностных горизонтах в период 1968–1977 гг. достигала максимума в июле–августе и составляла 10–25, в среднем 17,5 °C, а в придонных горизонтах 5–22, в среднем 10 °С. В среднем по многолетним данным, температура воды в этом водохранилище составляет: в апреле 0,1–3,0°C, мае 0,4–5,4, июне 5,2–15,5, июле 12,2–18,3, августе 13,2–17,1, сентябре 6,1–11,2, октябре 0,1–0,5, ноябре 1,0–0,4°С [Каменский, Константинов, 1972; Лабутина, Ноговицин, 1974; Биология..., 1979].

В целом в сибирских водохранилищах условия жизни гидробионтов по температурному фактору существенно иные, нежели в реках до их зарегулирования. Так, в Красноярском водохранилище, по сравнению с естественными условиями Енисея, продолжительность периода весеннего нагревания воды увеличилась на верхнем участке на 10 суток, у плотины – на 30–40 суток, длительность охлаждения возросла на 10 суток в верховьях и на 30-45 суток на нижнем участке. Средняя температура воды в июле возросла на верхнем и нижнем участках на 1,7 и 0,9 °C соответственно. В ноябре температура воды на верхнем участке теплее на 1,1°C, на среднем – на 4,3, на приплотинном – на 6,3 °C. В период с 20 по 30 мая температура воды на приплотинном участке стала холоднее на 6,1°C, в среднем за июнь – на 3,8°C. Ледяной покров в водохранилище в зоне выклинивания подпора устанавливается на 6 дней раньше, чем это наблюдалось на реке, а в средней и нижней частях водоема – на 15 и 35 дней позднее. Очищение водохранилища ото льда происходит на 5-12 дней позже [Грезе, 1961; Космаков, 1980, 2001; Космаков и др., 1988].

1.1.6. Ледовый режим

С температурным режимом водохранилищ тесно связаны происходящие на них процессы замерзания и вскрытия, сроки и продолжительность ледовых явлений, которые во многом отличаются от таковых в реках [Россинский, 1975; Авакян, Ривьер, 2000]. Осенью, к моменту перехода температуры воздуха через 0 °С, теплозапасы в водохранилищах существенно больше, чем в речных водах. Так, в Красноярском водохранилище по направлению от зоны выклинивания к приплотинной температура воды в этот период года различается более чем на 10 °С. Даже если в верхней части уже установился ледяной покров, различия в температуре поверхности воды по длине водоема нередко превышают 8 °С [Космаков, 2001].

Формирование ледяного покрова на реках происходит за счет льда, поступающего с верхних участков. На водохранилищах ледяной покров образуется без привлечения «постороннего» ледяного материала. В зоне выклинивания подпора из-за резкого уменьшения скоростей течения замерзание наблюдается в более ранние сроки, чем это происходило в речных условиях. На водохранилищах с высоким водообменом отмечается затяжной характер замерзания. Очищение водохранилищ ото льда, как и образование ледяного покрова, происходит сверху вниз. Первым освобождается верхний участок водохранилища, где соответствующую роль в разрушении льда играет приток теплых талых вод. В приплотинной зоне ледяной покров тает на месте в сроки, близкие к естественным [Россинский, 1975].

По наблюдениям на Рыбинском водохранилище [Ривьер, 1986; Авакян, Ривьер, 2000], на первом этапе осенне-зимнего снижения уровня воды, еще до образования ледяного покрова, осущаемая зона мелководий оказывается под слоем снега и в течение зимы промерзает. Большая часть гидробионтов, оставшаяся на зиму в донных грунтах этой зоны, погибает. В следующей осушаемой зоне литорали, которая оказывается под ледяным покровом, промерзание грунтов незначительно и наблюдается только в поверхностном слое к концу ледостава. Сразу после ледостава температура воды в этой зоне близка к 0°С, что связано с интенсивным ветроволновым перемешиванием вод поздней осенью и отрицательными в это время температурами воздуха. Вслед за становлением ледяного покрова наблюдается быстрый прогрев воды за счет теплоотдачи грунтов на малых глубинах. В течение 1-1,5 месяцев здесь складываются благоприятные условия для зимовки гидробионтов, в том числе молоди рыб. Температура воды у дна на глубине 1-2 м достигает 2-3, нередко 5°C, что позволяет некоторым гидробионтам в этих условиях не только выживать, но и размножаться. В январе теплозапас грунтов иссякает. Скорость роста толщины льда возрастает. В феврале-марте начинается быстрое снижение уровня воды, ледяной покров частично или полностью ложится на дно, холодная вода притоков выхолаживает мелководья – на глубине 2–3 м температура воды составляет 0,1-0,2 °C. Весной, в случае если вода заливает не успевшие прогреться грунты мелководной зоны, обсохшей в период осенне-зимней сработки, повышение температуры воды в литорали происходит медленно, что тормозит процессы развития и увеличения численности гидробионтов. Низкие температуры воды весной в прибрежной зоне связаны и с таянием осевшего зимой на грунт льда. Следует отметить, что лежавший зимой на грунте литорали водохранилища и всплывающий во время весеннего наполнения лед отрывает от грунта примерзшую к нему ту растительность, подземная часть которой при низких температурах не погибла; это замедляет процесс зарастания мелководий и ухудшает размножение фитофильных рыб [Ильина, Гордеев, 1972].

* * *

В иртышских водохранилищах ледяной покров устанавливается во второй половине ноября–начале декабря, очищаются водохранилища ото льда в апреле—начале мая [Вакулко, 1969; Малиновская, Тэн, 1983]. В Новосибир-

ском водохранилище ледяной покров устанавливается в период с 3 ноября по 11 декабря, полное очищение ото льда происходит в сроки с 19 по 29 апреля, длительность ледового режима составляет 174-189 суток [Бейром и др., 1973; Оберемко, Подлипский, 1980], в Красноярском водохранилище соответственно: 11 ноября–24 декабря, 1–12 мая, 129–165 суток [Космаков, 2001], в Курейском: 15–30 ноября, 15–20 мая, 180–210 суток [Сороковикова, 1994], в Хантайском: 3 октября–8 ноября, 3–16 июня, 210–240 суток [Малолетко, Матвеева, 1983]. Братское водохранилище замерзает (по усредненным для всего водоема данным) 1 ноября, вскрывается 6 мая [Россинский, 1975; Шишканова, 1977], Иркутское – 17 декабря и 6 апреля [Кожова, Ербаева, 1977], Усть-Илимское – 30 октября и 5 мая [Астраханцев и др., 1975; Купчинская, 1985]. На Вилюйском водохранилище ледостав наблюдается с 30 сентября по 30 октября, ледяной покров держится 230-250 суток и тает в течение второй половины июня; период очищения ото льда сопровождается резким подъемом уровня воды: в 1968 г. – на 6 м, в 1969 г. – на 12,4 м [Лабутина, Ноговицин, 1974; Константинов, 1976; Биология..., 1979].

1.2. Гидрохимическая характеристика водохранилищ

Формирование химического режима водохранилищ определяется физико-географическими особенностями их водосборного бассейна, морфометрией водоема, его уровенным и термическим режимами, интенсивностью водообмена, химическим составом вод притоков, подстилающих грунтовых и подземных вод. Немаловажное влияние на формирование гидрохимического режима водохранилищ оказывает процесс их загрязнения в результате хозяйственной деятельности человека [Алмазов и др., 1961; Зенин, 1965; Алекин и др., 1973; Лабутина, 1985; Воробьева и др., 1986; Покатилов, 2000; Карнаухова, 2008].

1.2.1. Минерализация

Воды всех сибирских водохранилищ, как и большинства питающих их рек, являются слабоминерализованными и по соотношению главных ионов относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция. Гидрохимический режим водохранилищ Сибири имеет ярко выраженную сезонную динамику, что обусловливается соответствующими различиями химического состава поступающих в них вод притоков. Меняется минеральный состав воды и в процессе ее прохождения по водохранилищу.

В Бухтарминском водохранилище общая соленость в 1962 г. в озерной части составляла 162 мг/л, в 1975 и 2003 гг. колебалась в пределах 182–275 мг/л [Гулая, 1975; Мещерякова, 1978; Куликова, 2004]. Близка к этим значениям минерализация воды и в других частях этого водоема. В соответствии с классификацией О. А. Алекина [1953], в первые годы заполнения водохранилища его вода относилась к классу гидрокарбонатных вод кальциевой группы первого типа, в 1975 и 2003 гг. – к гидрокарбонатно-кальциевому классу второго типа [Мещерякова, 1978; Куликова, 2004]. Преобладали в воде ионы HCO_3 (42,7–134,2 мг/л) и Ca^{2+} (10,4–24,8 мг/л). Концентрация SO_4^2 равнялась 13,0 мг/л, CI^- – 7,0, Mg^{2+} – 4,5 и Na^+ + K^+ – 15,7 мг/л. Содержание общего железа колебалось от 0,12 до 0,3 мг/л с максимумом весной и минимумом летом.

Воды Усть-Каменогорского водохранилища характеризуются невысоким количеством минеральных солей (105–134 мг/л), преобладанием среди ионов бикарбонатно-кальциевой группы, нейтральной или слабощелочной реакцией (рН от 6,85 до 7,75), низкой окисляемостью (2,7–3,8 мг O_2 /л), высоким содержанием кислорода (10–11 мг O_2 /л – 92,5–114 % насыщения) [Киселева, 1959; Малиновская, Тэн, 1983].

В Оби на участке от г. Камень-на-Оби до Новосибирска в 1940–1956 гг. минерализация воды колебалась от 125 до 360 мг/л, в маловодные годы в конце зимы концентрация солей увеличивалась до 470 мг/л. В Новосибирском водохранилище минерализация меняется в течение года от 123 до 438 мг/л. В период открытой воды она обычно менее 200 мг/л, в зимние месяцы превышает 300–350 мг/л. Как по длине, так и по ширине водохранилища во все сезоны года сохраняется неоднородность химического состава воды. В зимнюю межень минерализация в верховье водохранилища в 1,4-1,7 раза выше, чем у плотины. Весной наблюдается обратная картина. В летне-осенние месяцы концентрация солей по длине водоема изменяется незначительно. Зимой на пойменных участках мелководного левобережья, где смена летней воды происходит медленнее, минерализация воды бывает ниже, чем в русловой зоне. Весной, несмотря на интенсивное поступление паводковых вод, неоднородность сохраняется, но уже с большей минерализацией на удаленных от русла участках. При этом содержание сульфатов колеблется в пределах 6-33 мг/л, хлоридов - 1,3-7,0 мг/л. Среди катионов кальций занимает главное место. В зимний период его содержание в речной части водохранилища колеблется от 49 до 63 мг/л, в нижней озеровидной – от 37 до 53 мг/л. Весной эти величины уменьшаются до 23-30 и 25-29 мг/л соответственно [Петренко, 1959; Чайкина, 1975; Оберемко, Подлипский, 1980; Двуреченская и др., 2001; Двуреченская, 2006, 2007].

В Саяно-Шушенском водохранилище минерализация воды в 1980-1982 гг. колебалась от 71 до 161 мг/л при минимальных значениях в период весеннего половодья и максимальных значениях в зимний период [Сороковикова, 1985]. В Красноярском водохранилище в период половодья из основных притоков поступает вода с минерализацией немногим более 60 мг/л. В летнюю межень сумма ионов повышается до 120 мг/л, уменьшаясь до 70-80 мг/л при прохождении дождевых паводков. Во время зимней межени эта величина достигает 120-150 мг/л. В малых притоках водохранилища минерализация может достигать 600 мг/л и более, но в силу незначительной водности (менее 5 % общего притока) поступление этих вод не оказывает существенного влияния на формирование солевого состава водохранилища [Ольшанская, Романова, 1972; Вышегородцев и др., 2005]. Распределение минеральных солей по вертикали (глубине) в верхней части Красноярского водохранилища стабильно в течение всего года (около 100 мг/л и в поверхностном, и в придонном слоях), чему способствует хороший водообмен между слоями воды. В средней части водохранилища в летний период в верхних слоях воды концентрация солей понижается, а в придонных остается повышенной в связи со слабой вертикальной конвекцией вод. На приплотинном участке водоема минерализация в придонном слое летом уменьшается, так

как здесь возрастают скорости течения, но в осенний период при активном перемешивании водных масс происходит выравнивание минерализации по глубине, и к концу ноября различия исчезают [Ольшанская, Романова, 1972; Вышегородцев и др., 2005].

В Иркутском водохранилище в течение первых лет его существования наблюдалось снижение минерализации воды, а также уменьшение величины перманганатной окисляемости и концентрации биогенных элементов. В период с 1972 по 1975 г. средняя сумма ионов в период открытой воды составляла: для верхней части водохранилища 133 мг/л, для средней — 118 и для нижней — 131 мг/л; зимой — 146, 165 и 157 мг/л соответственно. В эти годы наблюдалось повышение минерализации от осени к зиме, уменьшение ее в весенне-летний период, незначительные колебания по продольному профилю водохранилища и слабовыраженная вертикальная неоднородность. Среднее многолетнее (за указанный период) количество главных ионов составляло: $HCO_3 - 84,0$ мг/л, $SO_4^2 - 10,7$, $Cl^- - 9,3$, $Mg^{2+} - 5,1$, $K^+ - 14,2$, $Ca^{2+} - 18,0$ мг/л [Николаева, 1964; Карнаухова, 2008].

В Братском водохранилище общая минерализация в летний период составляет около 120 мг/л, в Усть-Илимском – 132–187 мг/л [Верболова, 1973; Стрижова, 1981; Воробьева и др., 1986; Карнаухова, 1999]. В Курейском водохранилище концентрация солей в воде изменяется по сезонам года от 29 до 200 мг/л [Сороковикова, 1994; Сороковикова, Домышева, 1994; Сороковикова и др., 1997]. После прохождения паводка и полной смены зимней воды наибольшая минерализация ее наблюдается на среднем участке водоема, что обусловлено влиянием более минерализованных вод притока (р. Деген) и поступлением ионов с грунтовыми водами. Вертикальная неоднородность распределения концентрации главных ионов и минерализации воды наблюдается на среднем и нижнем участках этого водохранилища. В Хантайском водохранилище общая минерализация вод в поверхностном слое меняется в течение года в пределах от 36 до 72 мг/л, в придонном слое – от 46 до 207 мг/л [Гидрохимические... исследования..., 1986; Природа..., 1988]. В Вилюйском водохранилище среднегодовые показатели минерализации с 1969 по 1979 г. изменялись от 50 до 95 мг/л при минимальных значениях летом [Кириллов и др., 1965; Биология..., 1979; Лабутина, 1985]. В р. Колыме до ее зарегулирования минерализация вод колебалась в годовом разрезе в пределах 50–137 мг/л (зимой 79–137, весной 57–78, летом 62–104, осенью 50–68). На приплотинном участке Колымского водохранилища этот диапазон равен 50–156 мг/л [Сусекова, Оганесян, 1996; Глотов, Глотова, 2005].

1.2.2. Активная реакция воды

Средние многолетние концентрации ионов водорода характеризуют реакцию воды сибирских водохранилищ как нейтрально-слабощелочную. В воде Бухтарминского водохранилища рН изменяется от 6,7 до 7,2–9,2; наиболее высокие значения этого показателя отмечаются в летний период. В поверхностном слое воды горной части водоема в июле значения рН колеблются в пределах 8,2–8,6, горно-долинной части 8,4–9,2, озерной 8,2–9,2, в придонных слоях соответственно 7,2–7,4, 7,2–8,2 и 7,6–8,6. Низкие значения рН (7,4–7,8)

отмечены в районах, прилегающих к устьям рек Черный Иртыш, Курчум, Бухтарма. По мере формирования водохранилища активная реакция воды в нем сдвигалась в щелочную сторону, что, в частности, сыграло положительную роль в увеличении в водоеме численности каспийских мизид [Козляткин, 1970a; Куликова, 2004].

В Усть-Каменогорском и Шульбинском водохранилищах рН колеблется в течение года от 6,8 до 7,7. В Новосибирском водохранилище зимой рН равен 7,0-8,2, весной 7,0-9,0, летом 6,6-8,3, осенью 7,1-8,2 [Чайкина, 1975; Двуреченская, 2006]. В Красноярском водохранилище в мае 2004 г. активная реакция воды на всем протяжении водохранилища изменялась от 7,1 до 7,7; максимальная величина рН (8,2) зарегистрирована в августе 2002 г. в поверхностных слоях воды выше пос. Усть-Абакан [Вышегородцев и др., 2005]. В Иркутском водохранилище величина рН в поверхностных слоях равна 7,4-8,2, в придонных горизонтах она снижается до 7,2 [Карнаухова, 2008]. В Курейском водохранилище зимой 1988 г. величина рН от поверхности до глубины 36 м была постоянной – 6,7 [Сороковикова, 1994], в Хантайском водохранилище в это же время года рН в поверхностном слое воды колебалась от 6 до 7,6. В Колымском водохранилище в первые годы его существования отмечался рН в диапазоне 6,2-6,8, при этом минимальные значения были характерны для придонных слоев воды и прибрежных участков, испытывающих влияние речного стока [Гидрохимические... исследования..., 1986].

Известно, что рыбы весьма чувствительны к повышению в воде концентрации ионов водорода и, в связи с этим, закислению водоемов. В условиях эксперимента [Виноградов и др., 1978] установлено, что при снижении рН среды у рыб происходит увеличение выхода через жаберный эпителий ионов натрия, что в конечном счете может привести к их гибели. У карасей и плотвы при рН воды ниже 4,0 потери натрия увеличивались в 6–8 раз по сравнению с рН около 7,0. У молоди плотвы аналогичный эффект наблюдался при рН ниже 4,8, у окуня – ниже 3,0. В пресной воде с рН 3,7 взрослые особи плотвы погибали через 4-5 часов, окунь жил более 5 суток. Уменьшение отрицательного влияния закисления происходило при добавлении в воду ионов кальция. В итоге авторы пришли к выводу, что механизм действия кислой среды связан с нарушением ионной регуляции в организме рыб, прежде всего с нарушением баланса ионов натрия и водорода. В основе защитного действия ионов кальция лежат процессы, нормализующие проницаемость мембран жаберного эпителия для ионов натрия. Влияние на рыб снижения рН имеет как видовую, так и возрастную специфику. Линь выживает в течение двух недель в воде с рН 3,6–3,8 без заметных повреждений, а карп в этих условиях гибнет. Взрослые особи лососевых способны переносить временное понижение рН до 4,1-4,5, в то время как для икры и молоди этих рыб такое закисление среды губительно.

1.2.3. Содержание кислорода

Содержание кислорода в воде рек Сибири до их зарегулирования составляло 55–80 % насыщения в зимний период и 80–100 % – в летние месяцы [Лабутина, 1985; Экогеохимия..., 1996; Покатилов, 2000]. В созданных на этих

реках водохранилищах в первые годы наблюдался неблагоприятный режим по кислороду в связи с интенсивно протекавшими процессами разложения затопленной растительности и органики почв. Нередко в зимний период возникали заморные явления – массовая гибель гидробионтов [Кириллов и др., 1965]. Изредка заморы отмечались и в летний период на хорошо прогреваемых мелководных участках во время активного развития вегетирующей и разложения отмершей растительности [Двуреченская, 2006; Карнаухова, 2008]. По мере разложения органики содержание кислорода в воде водохранилищ приблизилось к речному, хотя на участках с высокой концентрацией органических веществ дефицит кислорода отмечается эпизодически и до настоящего времени [Лабутина, 1985; Покатилов, 2000].

Следует отметить, что ухудшение условий дыхания гидробионтов в связи со снижением в воде концентрации кислорода, особенно в период ледового режима, наблюдается практически во всех водохранилищах в первые годы их существования. Например, обширные летние и зимние заморы отмечались до 1970 г. в Иваньковском водохранилище, в волжской части которого содержание кислорода снижалось в феврале—марте до 3,8—2,2, а в Шошинском плесе — до 1,2—0,2 мг/л. В Горьковском водохранилище в первые 4—5 лет его существования летние заморы наблюдались на участках понижения дна, где концентрация кислорода равнялась 0,18—0,37 мг/л [Авакян, Ривьер, 2000]. В Рыбинском водохранилище зимой 1957—1958 гг. в результате зимнего замора на участках мелководий погибло большое число молоди линя и карася, в Куйбышевском водохранилище по этой причине ежегодно гибнет молодь сазана [Шаронов, 19636; Ильина, Гордеев, 1972].

В сибирских водохранилищах наибольшее содержание кислорода в воде наблюдается в летне-осенний период, особенно осенью, при снижении температуры воды, наименьшее содержание – зимой, когда доступ кислорода в воду ограничивается ледяным покровом, а основной расход его связан с окислением органических веществ и дыханием гидробионтов.

В Бухтарминском водохранилище в его нижней горной части содержание растворенного кислорода в поверхностном слое воды колеблется в пределах 8,0–11 мг/л, изредка снижаясь до 7,4 мг/л. Придонные слои воды в этой части также характеризуются довольно высоким содержанием кислорода – 5,4–8,4 мг/л [Баженова, 2005]. Высокая насыщенность воды кислородом способствовала, наряду с другими обстоятельствами, успешной акклиматизации на этом участке водохранилища оксифильного рачка *Mysis oculata* [Тютеньков, Козляткин, 1974], продвижения которого в сторону горно-долинной части не отмечалось, несмотря на подходящие термические условия [Козляткин, Мещерякова, 1980].

В горно-долинной части Бухтарминского водохранилища диапазон содержания кислорода в поверхностном слое в 1975–1980 гг. составлял 6,3– 11,6 мг/л, в придонных слоях воды – 5,6–8,4 мг/л. В верхней озеровидной части водоема концентрация кислорода колебалась в пределах 7,3–13,2 мг/л. Эти колебания связаны с сильным ветровым перемешиванием водной массы и интенсивным развитием в летний период водорослей. В придонных слоях воды этого участка водохранилища концентрация кислорода несколько ниже, чем в поверхностном слое, и колеблется в пределах от 3,0 до 8,6 мг/л, чему способствуют интенсивно протекающие в придонных слоях воды и в донных отложениях процессы окисления органических веществ, усиливающиеся при прогревании вод. Летом случаи дефицита кислорода для гидробионтов отмечаются на этом участке до настоящего времени, зимние заморы возникали в первые годы существования водохранилища только в заливе Туранга [Козляткин, 19706; Козляткин, Мещерякова, 1980].

Для Усть-Каменогорского и Шульбинского водохранилищ характерно высокое содержание кислорода (10–11 мг ${\rm O_2}/{\rm A}$, 92,5–114 % насыщения) в течение всего года [Киселева, 1959; Малиновская, Тэн, 1983].

В Новосибирском водохранилище в первые два года его существования содержание растворенного кислорода в летние месяцы составляло 40-70 % насыщения, в зимний период на участках затопленных болот концентрация кислорода понижалась до 1-7 % насыщения. При полном заполнении водоема началось улучшение его газового режима. В последние десятилетия в период открытой воды насыщение воды O_2 чаще бывает близким к 100 % (от 55 до 158 %). Однако зимой в речной части водохранилища содержание O_2 может уменьшаться до 24–27 % насыщения. На приплотинном участке эта величина обычно выше 70-80 %. В зимний и весенний периоды наблюдается тенденция к увеличению концентрации кислорода от зоны выклинивания к плотине. В летне-осенние месяцы насыщение кислородом по всей длине водохранилища достаточно равномерное. В верхней половине водохранилища, в условиях малых глубин и повышенных скоростей течения, вертикальная стратификация кислорода выражена слабо, тогда как для нижней, более глубокой части, она характерна [Чайкина, 1975; Оберемко, Подлипский, 1980; Двуреченская и др., 2001; Двуреченская, 2006, 2007].

В Саянском водохранилище содержание в воде растворенного кислорода в 1980–1982 гг. составляло 4,7–13,9 мг/л (45–104 % насыщения). По мере наполнения водохранилища разность в содержании кислорода в поверхностных и придонных горизонтах достигала 3,2 мг/л. Концентрация свободной углекислоты в воде водохранилища изменялась в пределах 1,4–10,2 мг/л [Виноградов, Иванов, 1996]. В Красноярском водохранилище в 2002 г. количество растворенного кислорода в поверхностных слоях воды колебалось в пределах 7,9–13,6 мг/л, в придонных слоях – от 8,8 до 1,8 мг/л [Ольшанская, Романова, 1972; Вышегородцев и др., 2005].

Высокое содержание растворенного кислорода наблюдается в водах Иркутского водохранилища как летом (до 12,0 мг/л), так и в зимний период (до 14,4 мг/л в поверхностном горизонте и до 13 мг/л на глубине 16-25 м) [Башарова, Шевелева, 1995; Леонова и др., 2005]. В Курейском водохранилище в зимний период последних лет его наполнения (1988–1990 гг.) отмечалось постепенное снижение в водной толще концентрации растворенного кислорода и величины рН, увеличение содержания CO_2 . Концентрация кислорода в верхнем слое воды (подо льдом) составляла 76,4 % насыщения, на глубине 18 м -55 %, у дна (36 м) -25 %; содержание CO_2 на этих же горизонтах -7,6, 8,6 и 16,4 мг/л соответственно, рН по всей вертикали равнялся 6,7. В апреле содержание кислорода уменьшалось до годового минимума, разность кон-

центраций этого элемента у поверхности (подо льдом) и у дна в апреле 1990 г. достигала 7,5 мг/л, в воде было зарегистрировано наличие сероводорода (0,3—0,9 мг/л). Сразу после распаления льда концентрация кислорода снижается по направлению от зоны выклинивания подпора к нижнему участку водоема с 12,1 до 7,4 мг/л, рН — с 7,3 до 6,7, содержание CO_2 увеличивается с 3,0 до 11,0 мг/л. Под влиянием паводковых вод, промывающих водохранилище, в воде происходит повышение концентрации кислорода, снижение CO_2 , повышение рН, наблюдается их более равномерное распределение по глубине [Дрюккер и др., 1986; Сороковикова, 1994, 2007; Сороковикова, Домышева, 1994].

Сравнительно хорошо изучен газовый режим Хантайского водохранилища [Куликова, Малолетко, 1980; Гидрохимические... исследования..., 1986]. В первые годы его существования в зимний период наблюдались обширные зимние заморы и насыщение воды сероводородом на глубоководных участках. В 1983—1985 гг., т. е. через пять-семь лет после образования водохранилища, сразу после очищения водоема ото льда содержание кислорода в поверхностных слоях воды колебалось от 2,5 до 10 мг/л (19—91 % насыщения), у дна — от 5,6 до 9,5 мг/л (47—86 %), летом от 9 до 17 и от 6 до 10 мг/л соответственно. Осенью, с наступлением интенсивного перемешивания водных масс, разница в содержании кислорода в поверхностном и придонном слоях в среднем не превышала 0,5 мг/л. Зимой в центральной части водохранилища концентрация O_2 в поверхностном слое воды составила 11,4, у дна на глубине 4 м — 5,5 мг/л.

В Вилюйском водохранилище, для которого, как отмечалось выше, характерен низкий коэффициент водообмена, в первые годы имели место обширные зимние заморы в связи с большим расходом кислорода в процессе разложения затопленной органики. Так, весной 1969 г., еще в период ледового режима водоема, в Чонском разливе отмечена массовая гибель плотвы, окуня и молоди щуки. Полное отсутствие кислорода в воде на этом участке зафиксировано с глубины 5 м. В это же время на затопленном русле Вилюя против Чонского разлива возникла глубоководная бескислородная зона протяженностью более 120 км. В последующие годы эта зона постепенно расширялась, и летом 1971 г. протяженность ее достигла 213 км. Лишь многоводность Вилюя в 1973 г. и, особенно, в 1974 г., когда водохранилище было наполнено до НПУ и аэрация воды в нем существенно возросла, выправила ситуацию: кислородный режим на многих участках водохранилища улучшился и 213-километровая анаэробная зона почти полностью исчезла. В 1975-1977 гг. содержание кислорода в воде Вилюйского водохранилища было сравнительно высоким во все сезоны года: весной 8,9 мг/л в поверхностном слое и 7,2 – в придонном, летом – соответственно 8,1 и 5,5, осенью – 8,8 и 7,7, зимой -12,2 и 5,3 мг/л. Таким образом, нормализация газового режима этого водоема произошла через семь лет после начала его наполнения [Лабутина, 1972, 1979, 1980, 1985; Кириллов, 1989].

В Колымском водохранилище на начальном этапе его формирования (1985–1987 гг.) отмечался благоприятный для гидробионтов газовый режим. Среднее содержание O_2 в поверхностном слое воды составляло $10,25\,\mathrm{mr/n}$

(97 % насыщения), а в придонных слоях не опускалось ниже 55 % насыщения. Средние концентрации СО2 в поверхностных и придонных горизонтах не превышали 3,4 и 3,9 мг/л соответственно, значение рН колебалось в диапазоне 6,2–6,8. В 1989 г., когда Колымское водохранилище было заполнено до отметки 440-448 м (глубина у плотины составляла 110-115 м), газовый режим в нем ухудшился. В придонных слоях наиболее глубоких участков наблюдался дефицит кислорода и появление сероводорода; зафиксировано резкое увеличение содержания СО2 во всей толще воды (до 10-84 мг/л). Особенно активно процессы разложения органики отмечались на приплотинном участке, на котором толщина придонной анаэробной зоны в летний период достигала 10-20 м, при содержании O_2 в поверхностном слое воды 5.9-10.1 мг/л (57–86 % насыщения). В последующие три года (1990-1992) содержание кислорода в воде водохранилища возросло, а двуокиси углерода несколько снизилось. В 1992 г. концентрация O_2 в придонных слоях воды нижней глубоководной (85-110 м) зоны составляла 1,6-10,8 мг/л (12-85 % насыщения), $CO_2 - 17,6-$ 68,2 мг/л, pH 6,0-6,2. В поверхностных слоях этого участка концентрация O_2 колебалась в пределах 9,0-15,4 мг/л (72-156 % насыщения), концентрация $CO_2 - 9,5-12,8$ мг/л. На других участках водохранилища содержание O_2 в придонных слоях не опускалось ниже 67 % насыщения, а в поверхностных горизонтах она изменялась в пределах 81-110 % насыщения. Концентрация СО2 по мере удаления от плотины снижалась от 29,7 до 4,0 мг/л, значение рН увеличивалось до 7,0 [Сусекова, Оганесян, 1996; Глотов, Глотова, 2005].

1.2.4. Содержание биогенных элементов и органических веществ

Содержание биогенных элементов (азот, фосфор, кремний, железо) и их соединений в водах сибирских водохранилищ, как правило, невысокое, но достаточное для нормального функционирования растительности и, таким образом, не лимитирует развитие организмов последующих трофических уровней [Киселева, 1959; Мещерякова, 1978; Козляткин, Мещерякова, 1980; Малиновская, Тэн, 1983; Сороковикова, 1985; Гидрохимические... исследования..., 1986; Кириллов, 1989; Двуреченская и др., 2001; Куликова, 2004; Вышегородцев и др., 2005; Двуреченская, 2006].

Содержание органических веществ (ОВ), измеряемое методом перманганатной и бихроматной окисляемости, в Бухтарминском водохранилище в конце второго десятилетия его существования колебалось в течение года в озерной части в пределах от 4,6 до 10,4 мг О/л в поверхностных слоях воды и от 4,7 до 7,9 мг О/л – в придонных слоях; в горно-долинной и горной частях водоема окисляемость была несколько ниже — 3,7—6,8 и 2,8—5,8 мг О/л соответственно. Весной окисляемость в среднем по водоему колебалась в пределах 4,2—8,1 мг О/л и определялась количеством органоминеральной смеси, приносимой паводковыми водами, летом — в пределах 1,8—7,3 и была связана с разложением аллохтонной и автохтонной органики при повышении температуры воды, осенью окисляемость возросла до 3,0—10,2 в связи с активным разложением отмершей растительности [Козляткин, Мещерякова, 1980]. В Усть-Каменогорском водохранилище в 1962—1963 гг. окисляемость воды колебалась в пределах от 2,9 до 5,5 мг О/л [Чабан, 1965а, б].

В Оби на участке будущего Новосибирского водохранилища содержание органических веществ было сравнительно небольшим. Перманганатная окисляемость в январе-марте 1953 г. составляла 1,4-1,9 мг О/л, во время весеннего паводка – 12–17, в летний период – 3,0–5,0 мг O/л. В заполняемом водохранилище количество органических веществ увеличилось, и уже в январе-марте 1958 г. окисляемость воды на пойменных участках и в левобережной части водоема повысилась до 10–15 мг О/л. Но при достижении в 1959 г. НПУ окисляемость в водохранилище снизилась, и ее сезонная динамика стала схожей с таковой в Оби до ее зарегулирования. Это свидетельствует о разложении в водохранилище большей части затопленной органики уже в период его заполнения. За период с 1968 по 1973 г. перманганатная окисляемость воды на акватории водохранилища изменялась в пределах 1,1-8,0 мг O/ λ , бихроматная – 2,1–21,6. Средние значения перманганатной окисляемости по сезонам года составляли: зимой 2,3 мг О/л, весной 3,8, летом 2,5, осенью 2,1 мг О/л; бихроматной окисляемости – 5,9, 10,4, 6,9 и 5,6 мг О/л соответственно [Чайкина, 1975].

В Саяно-Шушенском водохранилище в 1980–1982 гг. концентрация ОВ по перманганатной окисляемости в зимний период колебалась в пределах $1,1-2,2\,\mathrm{mr}$ О/л, увеличиваясь от поверхности ко дну. Весной она возрастала в $2-3\,\mathrm{pa}$ аа (до $3,2-7,2\,\mathrm{mr}$ О/л) в результате увеличения в водоеме ОВ автохтонного происхождения. Летом значения перманганатной окисляемости составляли $1,9-2,9\,\mathrm{mr}$ О/л, при этом на нижнем и среднем участках водоема окисляемость на $1-2\,\mathrm{mr}$ О/л была выше, чем в поверхностных. Динамика бихроматной окисляемости в этом водохранилище в период исследований изменялась от 6 до $25\,\mathrm{mr}$ О/л [Сороковикова, 1985].

В Красноярском водохранилище на пятый год после его наполнения до НПУ в содержании органических веществ значительных изменений, по сравнению с годами заполнения водоема, не наблюдалось, но величина перманганатной окисляемости в верхней части водоема возросла до 4,5–5,3 мг О/л, а в нижней и средней – уменьшилась до 3–4 мг О/л [Ольшанская и др., 1977].

В Иркутском водохранилище содержание ОВ сравнительно невысокое, пополнение запасов ОВ происходит за счет отмирания автохтонного и аллохтонного, преимущественно «байкальского», фитопланктона. В Братском водохранилище за период его эксплуатации содержание ОВ увеличилось в два раза (до 11,4 мг/л), главным образом за счет ОВ аллохтонного происхождения; в самом водохранилище основной распад ОВ приходится на автохтонную органику, наиболее активно эти процессы происходят в поверхностных слоях воды. Наибольшее содержание ОВ в воде Усть-Илимского водохранилища отмечается на участках интенсивного загрязнения водоема и достигает 247–412 мг/л. В воде Братского и Усть-Илимского водохранилищ ОВ представлены главным образом органическими соединениями С, N и P, гуминовыми и фульвокислотами. Преобладает органический С, концентрация которого колеблется в пределах 0,3–2,1 мг/л и составляет около 37 % всей массы ОВ в воде ангарских водохранилищ [Бочков, Качурин, 1970; Карнаухова, 2008].

В Хантайском водохранилище в 1980–1983 гг. перманганатная окисляемость воды изменялась от 2,0 до 7,3 мг О/л, увеличиваясь в водоеме в направлении с северо-востока на юго-запад и от поверхностных слоев воды к придонным [Гидрохимические... исследования..., 1986]. В Вилюйском водохранилище содержание ОВ, по сравнению с р. Вилюй до зарегулирования, увеличилось в первый период в семь раз (до 1,44 мг N/л), снизившись во втором периоде до 0,92, в третьем – до 0,55 мг N/л. Бихроматная окисляемость снижалась по указанным периодам от 40 до 35 мг О/л. Первичная продукция водоема в период с 1973 по 1976 г. возросла от 25 до 55 г С/м², что соответствует водоемам мезотрофного типа [Лабутина, 1985].

1.3. Гидробиологическая характеристика водохранилищ Сибири

1.3.1. Фитопланктон

В Бухтарминском водохранилище формирование фитопланктона происходило в результате трансформации альгоценозов оз. Зайсан, рек Иртыш, Бухтарма и их пойменных водоемов, оказавшихся в зоне затопления, в условиях сравнительно невысокого содержания в воде водохранилища минеральных солей (в среднем 225 мг/л), в том числе биогенных элементов, пониженных температур воды и высоких концентраций в ней кислорода [Носков, 1966, 1969, 1971]. При образовании Бухтарминского водохранилища в составе его альгоценоза было выявлено 279 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, в том числе 140 – диатомовых, 73 – зеленых, 59 – синезеленых, 5 – золотистых и 2 – динофитовых [Носков, 1966, 1969, 1971]. Численность и биомасса водорослей в первые годы в горной части водохранилища составляли 2559 тыс. кл./л и 1,7 мг/л, в горно-долинной – 2866 тыс. кл./л и 3,1 мг/л, в озерной – 8319 тыс. кл./л и 6,0 мг/л. Весной в альгоценозе доминировали диатомовые, в среднем по водоему численность водорослей в этот период года составляла 588 тыс. кл./л, биомасса – 0.89 мг/л. Летом наряду с диатомовыми в состав доминирующей группы входили синезеленые водоросли, которые в озерной части водоема по численности преобладали. В среднем по водохранилищу общая численность летнего фитопланктона составляла 7662 тыс. кл./л, биомасса – 5,7 мг/л при максимальных значениях численности в озерной части до 21 млн кл./л. Осенью, как и весной, доминирующее положение в альгоценозе занимали диатомовые, общая численность водорослей снижалась до 2434 тыс. кл./л, биомасса – до 2,1 мг/л [Носков, 1967].

Распределение фитопланктона в толще воды по глубине было неравномерным. В поверхностных слоях воды горной и горно-долинной частей водохранилища численность водорослей в течение года колебалась от 85 тыс. до 20 375 тыс. кл./л, а в придонных – от 1,3 тыс. до 75 тыс. кл./л. В озерной части водохранилища распределение фитопланктона по глубине сравнительно равномерное, что связано с более интенсивным перемешиванием здесь водной массы под воздействием постоянных и сильных ветров [Носков, 1968].

К концу XX в. в процессе сукцессии экосистем Бухтарминского водохранилища альгоценоз его существенно изменился как в качественном, так и в количественном отношениях. В 2002–2003 гг. в этом водоеме зарегистрировано 263 вида и формы водорослей, относящихся к семи отделам: синезеленые — 36, динофитовые — 2, золотистые — 10, диатомовые — 45, желтозеленые — 6, эвгленовые — 28, зеленые — 136 видов. Эвгленовые, желтозеленые и некоторые виды золотистых водорослей обнаружены в водохранилище впервые. Доминирующий комплекс фитопланктона слагают 14 видов из четырех отделов: синезеленые (4 вида), диатомовые (7), динофитовые (2) и золотистые (1). Общая численность и биомасса фитопланктона в водохранилище осенью 2002 г. составляли: в горной части — 8,2 млн кл./л и 2,3 г/м³, в горно-долинной — 8,6 и 1,5 соответственно, в озерной — 90,8 млн кл./л и 7,8 г/м³. Доминировали по численности синезеленые, по биомассе — диатомовые. Весной 2003 г. в пробах по численности преобладали синезеленые (59,3 млн кл./л), по биомассе — диатомовые (39,7 г/м³) и зеленые (28,5 г/м³). В озерной части водоема средняя численность фитопланктона весной 2003 г. более чем 12 раз превышала таковую в этот сезон 1975 г. (0,54 млн кл./л), но биомасса водорослей осталась на уровне 1975 г. (2,6 г/м³) [Баженова, 2005].

В первые годы наполнения Бухтарминского водохранилища «цветения» воды в нем, в результате массового развития в летние месяцы синезеленых водорослей, не отмечалось [Носков, 1966], но с 1968 г. и в последующие годы это явление наблюдалось, преимущественно в озеровидной части водохранилища, и было вызвано массовым развитием Mycrocistis aeruginosa, Aphanisomenon flos aquae. В глубоководных зонах водоема в летний период отмечается массовое развитие динофлагелляты Ceratium hirundinella [Вотинова, 1970; Носков, 1971; Баженова, 2005]. Озерная часть водохранилища уже в начале наполнения водоема по уровню первичной продукции характеризовалась как эвтрофная [Гулая, 1975]. В горно-долинной зоне водохранилища также отмечается массовое развитие синезеленых водорослей, вплоть до «цветения» воды, но на границе с горной частью водоема наиболее массовыми являются представители диатомовых – Fragilaria crotonensis и Ceratium hirundinella. В горной части водохранилища «цветение» воды никогда не наблюдалось, но и здесь в летний период последних лет отмечается массовое развитие Ceratium hirundinella и некоторых диатомовых, особенно Fragilaria crotonensis. В целом наблюдающиеся многолетние изменения качественного состава и количественного развития фитопланктона в Бухтарминском водохранилище свидетельствуют о том, что процесс эвтрофикации этого водоема продолжает нарастать [Баженова, 2004а-в, 2005].

В фитопланктоне Усть-Каменогорского водохранилища преобладают диатомовые: Asterionella formosa, Fragilaria crotonensis, Melosira granulata, из жгутиковых – Dinobryon divergens. Существенных качественных изменений в фитопланктоне этого водоема, по сравнению с рекой, не произошло, но численность и биомасса водорослей несколько возросли [Малиновская, Тэн, 1983].

Фитопланктон Шульбинского водохранилища формировался под влиянием бедного по разнообразию и небогатого по развитию фитопланктона притоков Иртыша на этом участке и вод холодноводного Усть-Каменогорского водохранилища. В общей сложности в составе Шульбинского водохранилища выявлено 193 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к восьми отделам, в том числе: синезеленых – 24, динофитовых – 2,

криптофитовых – 6, золотистых – 9, диатомовых – 41, желтозеленых – 2, эвгленовых – 10, зеленых – 99. Если наибольшее видовое разнообразие присуще зеленым, диатомовым и синезеленым, то в формировании численности и биомассы фитопланктона значительную роль кроме них играют криптофитовые. Суммарная численность клеток фитопланктона в Шульбинском водохранилище летом 2003 г. равнялась в среднем 6,9 млн кл./л, биомасса – 1,2 г/м³. Доминировали по численности Cyanophyta (58,7 млн кл./л) и Bacillariophyta (23,2 млн кл./м), по биомассе Bacillariophyta (55,4 % суммарной биомассы), Chlorophyta (15,6 %) и Dinophita (15,9 %). Наилучшие условия для развития фитопланктона существуют в приплотинной зоне; здесь отмечена наибольшая численность водорослей – 5,8 млн кл./л, создаваемая в основном синезелеными водорослями мелкоклеточных видов; по этой причине биомасса водорослей на приплотинном участке ниже, чем на других участках водоема. Распределение фитопланктона по глубине неоднородное, чему способствуют градиент прозрачности и температуры воды.

Наибольшая концентрация фитопланктона на глубоководных участках (14–20 м) отмечалась на глубине удвоенной прозрачности (2S). На мелководных участках, где удвоенная прозрачность воды совпадала с придонным слоем, наибольшая концентрация планктонных водорослей отмечена на глубине 1,5S. Интенсивное развитие в фитопланктоне Шульбинского водохранилища криптомонад свидетельствует о высоком содержании в этом водоеме органических веществ [Баженова, 2004г, 2005].

В водах р. Оби в районе будущего Новосибирского водохранилища во все сезоны года по численности и биомассе доминировали холодолюбивые диатомовые [Куксн, 1961; Науменко, 1996; Науменко, Нечаева, 2000]. В Новосибирском водохранилище выявлено 608 видов и форм водорослей. Помимо диатомовых, значительный удельный вес, прежде всего летом в озеровидной части водоема, занимают синезеленые и зеленые водоросли. Высокие концентрации зеленых водорослей (хлорококковые, вольвоксовые и др.) отмечаются на участках водохранилища с повышенным содержанием биогенов. Практически ежегодно в средней и нижней зонах водоема наблюдается летнее «цветение» воды в результате обильного развития синезеленых водорослей, численность которых достигает в это время 50–200 млн кл./л, биомасса — 14–60 мг/л [Куксн, 1965; Чайковская, 1970; Левадная, 1976; Куксн, Чайковская, 1985].

В Енисее на участке зарегулирования реки плотинами Саяно-Шушенской и Красноярской ГЭС было выявлено 138 видов и форм водорослей. Около половины из них (68) были представлены диатомовыми. На участках реки с большими скоростями течения фитопланктон практически отсутствовал. В пойменных озерах, старицах, небольших заливах и протоках альгофлора была разнообразнее и количественно богаче [Грезе, 1961].

В Саяно-Шушенском водохранилище в первый и второй год его наполнения (1979, 1980) в фитопланктонном сообществе по численности и биомассе преобладали диатомовые. От зоны выклинивания к приплотинному участку развитие водорослей снижалось. В 1981–1982 гг. численность и биомасса водорослей от верховьев к плотине возрастала, в приплотинной зоне сфор-

мировался альгоценоз с преобладанием по численности зеленой нитчатки из рода Mougeotia и золотистой водоросли из рода Dinobrion. В период с 1979 по 1982 г. в трофическом слое водохранилища численность фитопланктона в июле—августе составляла в среднем от 125 до 1325 млн кл./м³, биомасса — 92—1330 мг/м³ [Гольд и др., 1985].

В Красноярском водохранилище перестройка альгоценозов отмечена с момента его наполнения. В первые годы (1967–1970) существования этого водоема в составе фитопланктона зарегистрировали 218 видов и форм, из которых 128 были широко распространенными, истинно планктонными формами, остальные являлись представителями фитобентоса и перифитона. Видовой состав фитопланктона водохранилища пополнился хлорококковыми, вольвоксовыми, синезелеными и другими водорослями. Однако, несмотря на значительное видовое разнообразие водорослей всех этих групп, доминирующее положение по этому параметру, как и в реке до ее зарегулирования, сохранили диатомовые (95 видов и форм). Общая численность водорослей в водохранилище возросла, по сравнению с речными условиями, в 11–35 раз, биомасса – в 7–9 раз.

В последующие годы (1977–1999) структура фитопланктона в Красноярском водохранилище заметно упростилась: выпали многие виды эвгленовых и хлорококковых, существенно снизилась роль пирофитовых водорослей. За 30 лет существования водоема видовой состав фитопланктона сократился с 218 таксонов до 40. При этом по численности и биомассе по-прежнему преобладал диатомовый комплекс водорослей, хотя постепенно возросла доля зеленых и синезеленых водорослей.

Уже на второй год заполнения Красноярского водохранилища в его мелководной прибрежной зоне и на участках выклинивания некоторых притоков отмечалось ярко выраженное «цветение» воды за счет массового развития — до 0,2—0,5 млрд кл./л — представителей синезеленых водорослей рода *Аphanizomenon*. В начале 1980-х годов это явление наблюдалось на более значительной акватории мелководной зоны водоема. В настоящее время «цветение» воды регистрируется на многих мелководных участках водохранилища. При этом биомасса синезеленых водорослей достигает 12— $20 \, г/m^3$, а на некоторых участках (например, в пятне «цветения» на Краснотуранском плесе в 1993 г.) — $200 \, r/m^3$, при численности $2 \times 10^6 \, \text{кл./m}^3$. В русловой зоне водохранилища, где по-прежнему преобладают диатомовые водоросли, «цветение» воды наблюдается реже и не достигает большой интенсивности. Доминируют диатомовые по численности (95 %) и в нижней, самой глубокой части водоема. Однако высока здесь и численность синезеленых — до $103 \, \text{млрд кл./m}^3$.

На приплотинном участке отмечено укрупнение многих форм хлорококковых и диатомовых водорослей, в силу чего общая биомасса фитопланктона достигает здесь $4.8~\text{г/m}^3$. По направлению от зоны выклинивания к плотине зарегистрировано уменьшение доли синезеленых водорослей – с 80~% от общей численности в верхней части до 5~% в нижней, и увеличение доли диатомовых – с 20~% в верхней части до 95~% в нижней.

Динамика развития фитопланктона в Красноярском водохранилище в течение года такова. В начале лета (июнь) в условиях резкого подъема уровня

воды фитопланктон беден и представлен диатомовыми. В период наибольшего прогрева воды (июль—август) интенсивность развития фитопланктона существенно возрастает и достигает годового максимума. Осенью по всей акватории водохранилища происходит смена таксономического состава и развития фитопланктона: синезеленые, пирофитовые и хлорококковые водоросли исчезают, освобождая место диатомовым.

Распределение фитопланктона в толще воды в верхней части Красноярского водохранилища, подверженной ветровому перемешиванию и имеющей заметные стоковые течения, относительно равномерное. В нижней, малопроточной и глубоководной части водоема на всех горизонтах — от поверхности до дна — встречаются диатомовые водоросли. Остальные группы фитопланктона обнаруживаются в основном до глубины 30 м, а их наибольшая численность отмечается в верхнем (2—7 м) слое воды. Фотосинтез в водохранилище прослеживается до глубины 6—11 м, оптимальная зона фотосинтеза — верхний метровый слой [Чайковская, 1975; Гольд и др., 2002; Вышегородцев и др., 2005].

В Иркутском водохранилище формирование водорослевого ценоза происходило за счет фитопланктона Ангары и особенно вод Байкала. Эта зависимость от озера сохраняется и до настоящего времени. В два первых года существования водохранилища в его водах в составе фитопланктона обнаружено 45 видов водорослей: синезеленых – 7, золотистых – 7, диатомовых – 14, пирофитовых – 3, зеленых – 14. Летом 1961 г. на верхнем участке водоема биомасса водорослей планктона равнялась 0,33 г/м³, на приплотинном участке – 0,06 г/м³. В последующие годы максимальная биомасса водорослей отмечалась весной – до 2,0–2,5 г/м³, с преобладанием представителя диатомовых – мелозиры. На приплотинном участке водохранилища, включая заливы, происходит вегетация не только принесенного из Байкала, но и автохтонного планктона. В целом в формировании первичной продукции водохранилища фитопланктон автохтонного происхождения играет заметно большую роль, чем фитопланктон озера [Кожова, 1970а, 1978; Кожова, Ербаева, 1977].

В составе фитопланктона Братского водохранилища через 10–16 лет после его наполнения обнаружено 224 вида и форм планктонных водорослей, из которых наиболее разнообразно представлены зеленые – 100 видов и форм, синезеленые – 45, диатомовые – 42, в меньшей степени пирофитовые – 18, золотистые – 12, евгленовые – 6 и желтозеленые – 1 вид. Таксономическое разнообразие, численность и биомасса водорослей в этом водохранилище заметно выше, чем в Иркутском, что связано с более благоприятными в Братском водохранилище условиями существования фитопланктона. Значение байкальских эндемиков в жизни альгоценоза Братского водохранилища невелико [Васильева, Кожова, 1960, 1963; Биология..., 1964; Кожова, 1970а,б; Кожова, Ербаева, 1977; Кожова, Башарова, 1984].

В период ледового режима в Братском водохранилище разнообразие фитопланктона невысокое – 39–46 видов, что связано с недостаточным количеством света, проникающего в воду через снежный и ледяной покровы. В марте 1973 г. биомасса зимнего фитопланктона в среднем для всего водохранилища составляла 70 мг/м³, в марте–апреле 1976 г. на приплотинном

участке -9 мг/ Λ^3 , при доминировании по биомассе диатомовых и пирофитовых водорослей. В конце апреля–начале мая 1976 г. в верхней части водохранилища (в Балаганском расширении) зарегистрирована подледная вспышка развития диатомовых: в поверхностном слое биомасса достигла 6,4 г/ M^3 , численность -2,9 млн кл./л.

Наибольшее разнообразие таксономического состава водорослей в Братском водохранилище наблюдается в летний период. В первые годы жизни водохранилища летом по данному параметру лидировали синезеленые и пирофитовые, за которыми следовали диатомовые водоросли. В 1970-е годы на первое место по этому показателю вышли диатомовые (до 67 %) при значительном развитии пирофитовых (до 37 %) и синезеленых (до 23 %). В 1972—1978 гг. июньский фитопланктон в водохранилище был представлен 50—66 видами при доминировании диатомовых.

Сезонная динамика численности и биомассы планктонных водорослей в этом водоеме, как и в остальных сибирских водохранилищах, характеризуется слабым развитием водорослей в подледный период, интенсивным – весной и летом, и угасанием вегетации осенью. Годовой максимум биомассы водорослей в Братском водохранилище в период с 1972 по 1978 г. приходился по четным годам на весну, по нечетным – на лето. Весной массовое развитие диатомовых водорослей обеспечивается высоким содержанием в воде биогенов, которые накапливаются в течение зимы в процессе разложения отмершей органики. Максимальная весенняя биомасса достигала 20 г/м³, в некоторых районах – 681 г/м³, и была выше максимальной биомассы в августе (317 г/м³). В летний период наблюдалось «цветение» воды синезелеными и пирофитовыми водорослями. В поверхностном слое воды их биомасса составляла 37 г/м³. При концентрации до 25 г/м³ синезеленые водоросли играют роль фотосинтетических аэраторов, выделяя в воду кислород, при более высоких концентрациях водорослей в воде накапливаются продукты распада, ухудшающие качество воды.

Вертикальное распределение водорослей в толще воды Братского водохранилища относительно равномерное весной и осенью, при доминировании диатомовых. Летом фитопланктон сосредоточивается в верхних горизонтах, преобладают синезеленые и пирофитовые. Фотосинтез прослеживается в водоеме до глубины 20 м [Бояркин, 1973; Верболова, 1973; Кожова, 1970б; Кожова, Томилов, 1973; Мамонтов, 1977; Скрябин и др., 1981; Кожова, Башарова, 1984].

Фитопланктон Усть-Илимского водохранилища формировался под влиянием альгоценоза Братского, а также пойменных водоемов Ангары и ее притоков. Байкальские воды, трансформированные в Иркутском и Братском водохранилищах, на характер водорослевого сообщества Усть-Илимского водохранилища влияют весьма незначительно [Биология..., 1987].

В Ангаре до ее зарегулирования на участке Усть-Илимского водохранилища фитопланктон был представлен 252 видами и формами с преобладанием диатомовых (75%). Последнему в немалой степени способствовали высокие скорости течения Ангары и значительное содержание в ее водах крем-

ния и железа. Зарегулирование водного стока реки плотиной Усть-Илимской ГЭС коренным образом изменило условия произрастания водорослей. Число видов и форм водорослей увеличилось до 659, по разнообразию по-прежнему лидировали диатомовые, за которыми следовали зеленые, синезеленые, эвгленовые, золотистые, пирофитовые и желтозеленые. Сезонная динамика биомассы фитопланктона характеризовалась слабым развитием водорослей зимой и осенью и интенсивным – весной и летом. В 1970-е годы наблюдался один пик развития – летний: численность водорослей составляла 0,5 млн кл./л, биомасса – 0,3 г/м³. В 1975–1985 гг. численность водорослей в период вегетации колебалась в пределах 0,2–7,8 млн кл./л, биомасса – 0,25–2,2 г/м³. «Цветение» воды синезелеными водорослями отмечалось в летний период первых лет. В первый год наполнения водохранилища биомасса этих водорослей достигала в поверхностном слое воды 183 г/м³, в последующие годы – 727 г/м³. Фотосинтез в Усть-Илимском водохранилище, так же как и в Братском, обнаруживается до глубины 20 м, его максимум – до 5 м [Биология..., 1987].

В самом северном в Сибири водохранилище, Хантайском, в общей сложности обнаружено 302 вида и форм водорослей, которые в таксономическом плане распределены следующим образом: синезеленые – 16, криптофитовые – 6, динофитовые – 7, золотистые – 67, диатомовые – 122 (из них планктонные -42, бентосные -80), эвгленовые -6, желтозеленые -3, вольвоксовые – 11, хлорококковые – 47, улотриксовые – 5, десмидиевые – 12. Из общего числа видов истинно планктонные водоросли составляют 222 вида. Из 80 бентосных диатомовых большая часть обнаружена в пробах воды из р. Хантайки. В Хантайском водохранилище во все сезоны года по численности и биомассе доминируют не диатомовые, а криптофитовые водоросли, за которыми по этим показателям развития следуют диатомовые, динофитовые и золотистые. Из зеленых водорослей повсеместно в течение всего вегетационного периода развиваются хлорококковые. Максимальная численность водорослей планктона и бентоса в водоеме отмечается в августе и достигает 2,5–3,5 млн кл./л и 3 г/м³. В первые годы почти на всей акватории водохранилища в середине августа наблюдалось «цветение» воды в результате массового развития золотистых и диатомовых водорослей [Тюльпанов, 1975; Гидрохимические... исследования..., 1986].

Фитопланктон Курейского водохранилища близок по основным характеристикам разнообразия и развития к фитопланктону Хантайского водохранилища [Попов, 1980а, б; Гидрохимические... исследования..., 1986]. В составе фитопланктона Вилюйского водохранилища в 1976–1980 гг. зарегистрировано 328 видов и форм водорослей. Доля диатомовых составляла 38,6%, зеленых – 22,4, синезеленых – 19,4, золотистых – 12%. Малым числом видов были представлены желтозеленые, пирофитовые и эвгленовые. Весной суммарная численность всех водорослей планктона равнялась в среднем 19 тыс. кл./л, биомасса – 110 мг/м³, летом – 143 и 570 соответственно, осенью – 51 тыс. кл./л и 120 мг/м³ [Биология..., 1979; Васильева, Ремигайло, 1982]. Фитопланктон Колымского водохранилища изучен слабо. По своим основным характеристикам он близок к таковому в Вилюйском водохранилище.

1.3.2. Макрофиты

Основными факторами, определяющими распространение и развитие в водохранилищах макрофитов, являются морфометрические особенности водоема, процессы абразии в прибрежной полосе и на мелководьях, уровенный режим, характер вдольбереговых течений [Благовидова и др., 1973; Березина, 1976; Мальцева, 1987; Киприянова, 2000].

В Бухтарминском водохранилище высшая водная растительность наиболее развита в озеровидной части и представлена широко распространенными в исходных водоемах видами: тростником, рогозами, камышем, из гидрофитов – рдестами (гребенчатым, пронзеннолистным, курчавым и др.), урутью, роголистником, сальвинией, гречихой земноводной, водяным орехом, кувшинкой, кубышкой. При повышении уровня воды и затоплении суши в прибрежной зоне водохранилища обильно развивается гречиха земноводная; ее заросли доходят до глубины 2-2,5 м и располагаются неширокой полосой вдоль всего побережья водоема. Тростник и рогоз образуют незначительные по проективному покрытию заросли в затопленной части Черного Иртыша, на северо-западном участке оз. Зайсан и в Курчумском расширении. На этих же участках водохранилища наибольшее распространение получили гидрофиты [Гулая, 1975]. В благоприятные по уровенному режиму 1973 и 1974 гг. занятая тростником площаль составляла около 20 тыс. га, погруженной растительностью – 28 тыс. га [Малиновская, Тэн, 1983]. Напротив, в низкие по уровню воды годы наблюдалось обширное обсыхание мелководий и гибель макрофитов. К 1982 г. площадь водохранилища сократилась до 289,5 тыс. га (на 47 % от площади при НПУ), что привело к массовому развитию на оставшейся акватории водоема фитопланктона и угнетению развития высшей водной растительности. Наиболее обширные площади макрофитов исчезли в зайсанской части водохранилища. Гидрофиты (уруть, рдесты, резуха и др.) сохранились здесь только в пелагиали [Козляткин, Мещерякова, 1983].

В Усть-Каменогорском водохранилище высшая водная растительность развита слабо из-за небольшой площади мелководий, постоянных и существенных колебаний уровня и низких температур воды. Массовая гибель гидрофитов произошла в 1960—1962 гг. в связи с обсыханием прибрежной зоны. В настоящее время в этом водохранилище произрастают рдесты, уруть, роголистник, пузырчатка, водяной орех. Тростник и рогозы не образуют зарослей и встречаются в виде отдельных редких растений в заливах и на затишных устьевых участках притоков [Малиновская, Тэн, 1983].

Сравнительно хорошо развиты макрофиты в Новосибирском водохранилище. Здесь отмечено произрастание около 100 видов высших растений, из которых по числу видов доминируют злаковые и осоковые. Большинство видов встречается до глубины 1,5 м и лишь некоторые (нимфейник, рдест блестящий) до 2,4 м. По площади проективного покрытия преобладают тростник обыкновенный, рогоз узколистный, болотноцветник щитолистный, рдест блестящий и рдест стеблеобъемлющий. Наиболее развиты макрофиты в верхней зоне водохранилища, где обширны защищенные от волнобоя мелководья и сравнительно многочисленны острова. В средней и нижней зонах

водоема, где берега мало изрезаны и в литорали преобладают сравнительно большие глубины, макрофиты развиваются только в заливах и на мелководьях левобережья [Благовидова и др., 1973; Березина, 1976; Мальцева, 1987; Киприянова, 2000].

В верховьях Енисея на участке его зарегулирования Красноярским водохранилищем значительные скорости течения и каменисто-галечные грунты препятствовали развитию высшей водной растительности. Непосредственно в русле реки водные растения отсутствовали. В протоках встречались рдесты, на наиболее тихих участках проток – также уруть и стрелолист. В пойменных озерах макрофиты были представлены урутью, роголистником, гречихой земноводной, стрелолистом, пузырчаткой, аиром, сусаком, ежеголовником, камышом, хвощом, осоками. На начальном этапе становления Красноярского водохранилища развитие в нем водной растительности лимитировалось значительными колебаниями уровня воды [Грезе, 1961]. В районах открытого прибрежья основных плесов водохранилища развитию макрофитов препятствовали, помимо осушения литорали, процессы ветроволновой абразии, продолжающиеся и до настоящего времени. На некоторых участках ширина размыва береговой полосы достигает 400 м.

В последние годы проективное покрытие макрофитов в Красноярском водохранилище не превышает 1–2% общей площади водоема. Видовой состав растений представлен лишь шестью видами. На защищенных от волнобоя участках, вблизи устьев притоков и в зоне выклинивания подпора, где условия для роста макрофитов несколько лучше, чем на открытых участках литорали, к концу лета развиваются преимущественно персикария земноводная, рдест пронзеннолистный и рдест гребенчатый. Из погруженной растительности распространены уруть сибирская, уруть колосистая, элодея канадская. В целом условия для существования макрофитов в этом глубоководном водохранилище неблагоприятны и степень их развития в нем невысокая [Вышегородцев и др., 2005].

В других глубоководных водохранилищах Сибири, как и в Красноярском, видовое разнообразие и площадь произрастания макрофитов невелики в силу названных причин. Например, в Хантайской гидросистеме, включающей водохранилище, его притоки и озеро Большое Хантайское, отмечено лишь 14 видов водных растений, которые встречаются только в вершинах глубоко вдающихся в сушу мелководных, сравнительно хорошо прогревающихся заливов [Методы..., 1980]. В Вилюйском водохранилище высшая водная растительность практически отсутствует. Только в районе Чонского подпора единично встречается рдест стеблеобъемлющий [Биология..., 1979].

1.3.3. Зоопланктон

Формирование зоопланктонного комплекса в сибирских водохранилищах, как и водорослевого, происходило за счет беспозвоночных планктона зарегулированных рек и их придаточной системы. В зависимости от конфигурации ложа, уровенного и температурного режимов, химического состава воды и других факторов во вновь образовавшихся водохранилищах происходила трансформация исходных реофильных ценозов зоопланктона на новый,

преимущественно лимнофильный. Как правило, такой процесс проходил в три стадии: 1) разрушение речных ценозов зоопланктона и заселение водохранилища разнородным населением планктона речных и озерных вод; 2) массовое развитие в водохранилище рачкового зоопланктона при высокой биомассе коловраток; 3) уменьшение видового разнообразия зоопланктона в результате выпадения облигатно реофильных, фитофильных, ацидофильных и других узкоспециализированных экологических группировок. В итоге в водохранилище формируется относительно монотонный лимнофильный комплекс с преобладанием ветвистоусых рачков и высокой общей биомассой зоопланктона. Этот процесс обычно завершается на второй-третий год после заполнения водохранилища до НПУ. Если же наполнение водоема растягивается на большее число лет, то и формирование зоопланктонного комплекса соответственно замедляется [Дзюбан, 1959; Мельников, 1966; Кожова, 1970а; Кожова, Томилов, 1973; Шульга, 1969-1971, 1973; Соколова, 1978, 1988; Червинская, 1975; Планктон..., 1981; Шевелева, Башарова, 1986, 1988, 1995; Ермолаева, 1998а-в, 2000а, б, 2007].

В общей сложности в водохранилищах Сибири, исключая слабоизученные в гидробиологическом отношении Курейское и Колымское, в составе зоопланктона обнаружено 227 видов. Из них по числу видов (110) преобладают коловратки. Кладоцеры представлены 67, копеподы – 50 видами [Ермолаева, 2000а, б, 2007].

В Бухтарминском водохранилище в первые годы его заполнения в составе зоопланктона было выявлено 273 вида, из которых на долю коловраток приходилось 50 %, кладоцер – 29, копепод – 18,8, простейших – 2,2 %. Основную роль в структуре зоопланктона играли формы, широко распространенные в водах Палеарктики. Зимой этих лет в пробах обнаружено 32 вида коловраток, 23 – копепод и 19 – кладоцер. Зимой 1961 г. по численности в пробах преобладали коловратки (1,7 тыс. экз./м³), но биомасса ракообразных превосходила таковую коловраток в 127,5 раза, причем от 60 до 80 % всей биомассы рачков приходилось на один вид – Daphnia cucullata. Зимой 1962 г. численность коловраток увеличилась и в горной части водоема составляла до 4,5 тыс. экз./м³, а численность ракообразных достигала 1,7 тыс. экз./м³. В горно-долинной части и по численности (18 тыс. экз./м³), и по биомассе (1,9 г/м³) доминировали ракообразные.

Весной 1962 г. на озерном участке водохранилища численность коловраток колебалась от 439 тыс. до 531 тыс. экз./м³, ракообразных – от 108 тыс. до 206 тыс. экз./м³. Биомасса коловраток составляла от 2,1 до 5,8 г/м³, рачков – до 11,3 г/м³. В горно-долинном участке весной 1962 г. численность коловраток колебалась от 61 до 593 тыс. экз./м³, биомасса – от 0,2 до 1,2 г/м³, ракообразных – от 16,5 тыс. до 120,3 тыс. экз./м³ и от 0,6 до 3,5 г/м³. По мере приближения к приплотинной части численность и биомасса коловраток снижались до 38 тыс. экз./м³ и 0,09 г/м³.

На всех участках Бухтарминского водохранилища основная биомасса коловраток была приурочена к поверхностному, сравнительно хорошо прогретому двухметровому слою воды. Ракообразные в большинстве районов водохранилища также наиболее многочисленны в поверхностном слое во-

ды. Весной зоопланктон наиболее активно развивался в прибрежной зоне водохранилища, где численность зоопланктеров достигала в среднем 659 тыс. экз./м³, биомасса – 3,1 г/м³. Затем по этим показателям следует зона пелагиали (209 тыс. экз./м³ и 2,8 г/м³) и заливы (169 тыс. экз./м³ и 1,9 г/м³) [Пильгук, 1971].

Летом зоопланктонное сообщество в Бухтарминском водохранилище отличается от других сезонов года наибольшим таксономическим разнообразием и наибольшими показателями численности и биомассы. Летом 1962 г. численность зоопланктона равнялась 1183 тыс. экз./м³ при биомассе 37 г/м³. Осенью качественный состав зоопланктона обедняется в результате выпадения стенотермно-тепловодных коловраток и ракообразных. Осенью 1961 г. обнаружен 41 вид коловраток и 39 видов кладоцер. Количество видов веслоногих рачков осенью 1961 и 1962 гг. было несколько большим, чем летом, главным образом за счет увеличения видового разнообразия диаптомусов. Численность и биомасса зоопланктона осенью 1961 г. достигали максимума в горно-долинной части и колебались в пределах 92−132 тыс. экз./м³ и 14−16,8 г/м³. Осенью 1962 г. максимальная численность зоопланктеров отмечена в озеровидной части − 112 тыс. экз./м³, но максимальная биомасса − в горной части, где она достигала 23 г/м³ [Пильгук, 1968, 1969, 1971].

В июле 1973—1977 гг. в составе зоопланктона Бухтарминского водохранилища было выявлено 309 видов и форм. По численности и биомассе доминировали копеподы, за которыми следовали кладоцеры и коловратки. Показатели развития зоопланктонного сообщества во все указанные годы были наибольшими в озерной части водоема — 146-245 тыс. экз./м³ и 6-18 г/м³. В горно-долинной части они колебались по станциям отбора проб в пределах 62-239 тыс. экз./м³ и 2-7.5 г/м³, в горной глубоководной части — 35-55 тыс. экз./м³ и 0.32-0.93 г/м³ [Усатюк, 1978].

В начале 1980-х годов в мае—июне по всему водохранилищу по численности преобладали коловратки — 146—548 тыс. экз./м³, что составляло 53—97 % суммарной численности зоопланктона. Средняя численность копепод равнялась 53 тыс. экз./м³, кладоцер — 17 тыс. экз./м³. Рачки были представлены преимущественно науплиями и ювенильными особями, в результате чего суммарная биомасса зоопланктона в этот период относительно низкая — 0,6—2,3 г/м³ [Девятков, 1986]. В периоды открытой воды 2002—2004 гг. в составе зоопланктонного сообщества Бухтарминского водохранилища В. И. Девятковым и А. А. Евсеевой [2005] выявлен 21 вид коловраток, 15 видов кладоцер и 7 видов копепод.

Распределение зоопланктона по акватории Бухтарминского водохранилища в период открытой воды отличалось во все указанные годы большой неравномерностью. В озерной части, мелководной и хорошо прогреваемой, массовое развитие кладоцер и копепод начиналось уже в мае, когда их численность достигала соответственно 53,2 и 17,2 тыс. экз./м³, а суммарная биомасса -2,3 г/м³. В горно-долинной и горной зонах водохранилища, менее прогреваемых, численность рачков весной и в начале лета невысокая -0,07-15,2 тыс. экз./м³, но численность коловраток достигала 347 тыс. экз./м³; биомасса зоопланктеров в этих зонах в целом ниже, чем в озерной, и составля-

ла 0,6-1,6 г/м³. В июле—августе биомасса зоопланктона в среднем по водоему возросла в четыре раза – с 1,5 до 6,1 г/м³. Основу биомассы составляли копеподы и кладоцеры, но по численности преобладали коловратки – 145 тыс. экз./м³ (численность веслоногих составляла 127 тыс. экз./м³, ветвистоусых – 53,4 тыс. экз./м³). Летнее распределение зоопланктона по водоему более равномерное, чем весеннее, однако в среднем озерная часть по-прежнему остается самой богатой по биомассе зоопланктона – 8,5 г/м³. В глубоководной части летние показатели биомассы зоопланктона достигали 3,6-3,8 г/м³, с преобладанием рачков. По численности в пробах преобладали копеподы (79,5 тыс. экз./м³), за которыми следовали коловратки (71,5 тыс. экз./м³) и кладоцеры (29,2 тыс. экз./м³) [Девятков, 1986; Девятков, Евсеева, 2005].

Распределение организмов зоопланктона в толще воды Бухтарминского водохранилища также неравномерное. Летом в глубоководной части водоема биомасса зоопланктона увеличивается с 1,1-2,2 г/м 3 в поверхностном слое до 10,7 г/м 3 на глубине 4-6 м, но затем снижается и на глубине от 20 до 60 м составляет всего 0,7-0,3 г/м 3 ; некоторое увеличение биомассы (до 1,6-3,3 г/м 3) отмечается в придонных горизонтах за счет преобладания здесь крупных форм ракообразных.

В мелководной части Бухтарминского водохранилища зоопланктон распределяется в толще воды более равномерно: максимальная биомасса его отмечается на глубине 2–4 м (8,3–9,9 г/м³), но и у поверхности и у дна концентрация его также значительна (4,9–7,1 г/м³). В целом продуктивность этого водохранилища по зоопланктону достаточно высокая. Пик весеннего развития (численности и биомассы) зоопланктеров совпадает с массовым выходом личинок рыб, а в летний период запасы зоопланктона не лимитируют пищевые потребности молоди и взрослых рыб [Девятков, 1986; Девятков, Евсеева, 2005].

В зоопланктоне Усть-Каменогорского водохранилища выявлено 60 видов и форм [Малиновская, Тэн, 1983], из которых в первые годы существования водоема преобладали речные формы коловраток: Kellicottia longispina, Keratella cochlearis, Synchaeta sp., S. pectinata, Bosmina longirostris, наряду с которыми отмечались фитофилы Myttilina spinifera, Platyias militaris, Alona guttata и др. В последующем среди коловраток продолжала доминировать K. longispina. Из рачков в водохранилище постепенно перестали встречаться теплолюбивые и фитофильные формы, но широко расселилась Sida cristallina. Из копепод в значительном количестве стал обнаруживаться Neutrodiaptomus incongruens. Общая численность и биомасса зоопланктеров резко возросла: с 4,5 тыс. до 118 тыс. экз./м 3 и с 0,14 до 2,4 г/м 3 . В дальнейшем массовыми и широко распространенными видами стали K. longispina, Bosmina longirostris, Daphnia hyalina, Mesocyclops oithonoides. Распределение зоопланктона по продольной оси водохранилща характеризуется преобладанием босмин в верхнем участке, циклопов – в центральном, дафний – в нижнем, что связано с неравномерным прогреванием воды. Наибольшая численность и биомасса зоопланктона отмечается в центральной части – 122 тыс. экз./м³ и 3,4 г/м³. В среднем по водохранилищу показатели развития зоопланктонного

сообщества составляют 118 тыс. экз./м 3 и 2,4 г/м 3 и характеризуют его как водоем мезотрофного типа [Киселева, 1965а, б; Малиновская, Тэн, 1983].

Сведений о зоопланктоне (и зообентосе) Шульбинского водохранилища в публикациях по водохранилищам Верхнего Иртыша мы не обнаружили. Судя по гидрологическим характеристикам, температурному режиму и приведенной выше информации по фитопланктону этого водоема, зооценозы планктона и бентоса в нем близки в общих чертах, в том числе по продуктивности, к таковым в озерно-речной части Бухтарминского водохранилища.

В Новосибирском водохранилище сразу после его заполнения до НПУ обнаружено 58 видов зоопланктеров, из которых 14 видов – коловратки, 33 – кладоцеры и 11 – копеподы. Характерные для заболоченных водоемов и русла р. Оби 13 видов в состав зоопланктона водохранилища не вошли. В первые годы существования водохранилища в нем преобладали фитофильные и ацидофильные ветвистоусые рачки. Биомасса зоопланктона на верхнем участке достигала $0.1 \, \text{г/m}^3$, на среднем -0.4, на приплотинном $-4.0 \, \text{г/m}^3$. К 1963 г. процесс разложения затопленной растительности в водохранилище практически завершился, а заросли макрофитов на мелководьях и в заливах еще не сформировались. Зоопланктон был представлен 72 видами (35 - коловратки, 24 – кладоцеры, 13 – копеподы). По сравнению с 1956 г. из состава зоопланктоценоза выпал 21 вид ветвистоусых и 8 видов веслоногих рачков. Элиминация шла в основном за счет фитофильных и ацидофильных экологических группировок. В 1970-1972 гг. в водохранилище зарегистрирован 81 вид зоопланктеров (35 – коловратки, 32 – кладоцеры, 14 – копеподы). На верхнем участке отмечалось обилие коловраток, в средней зоне доминировали копеподы, на нижнем участке – кладоцеры. Колебания видового состава зоопланктона водохранилища в последующие годы незначительны. В целом процесс формирования зоопланктонного сообщества в этом водоеме длился более 7 лет. В других водохранилищах Сибири этот процесс завершался на пятый-шестой год после достижения НПУ.

В период с 1990 по 2003 г. в Новосибирском водохранилище обнаружено 88 видов зоопланктеров (38 — коловратки, 37 — кладоцеры, 13 — копеподы). Вновь появившиеся виды представлены формами, которые относят к индикаторам сапробности, что свидетельствует об увеличении в водохранилище органических веществ, т. е. его эвтрофикации [Солоневская, 1961; Битюков, 1964; Баранова, 1967; Благовидова и др., 1973; Померанцева, 1977, 2007; Котикова, 1985; Ермолаева, 1998а—в, 2000а, б, 2007, 2008].

В Саянском водохранилище в 1979–1982 гг. в зоопланктонном сообществе в июле преобладали коловратки, науплии и копепотиды веслоногих и мелких ветвистоусых, в августе – крупные ветвистоусые, в сентябре – крупные кладоцеры и веслоногие. При этом почти вся масса рачков была сосредоточена в трофогенном слое до глубины 10–15 м. Зона развития автохтонного зоопланктона по мере наполнения водохранилища увеличивалась. Численность зоопланктона в середине июля 1980 г. колебалась по створам отбора проб в трофогенном слое воды от 220 экз. до 63 тыс. экз./м³, биомасса – от 0,003 до 0,5 г/м³ [Гольд и др., 1985; Дубовская, 1987; Ануфриева, 2002]. На при-

плотинном участке водохранилища в июле 1980 г. численность зоопланктона составила 63 тыс. экз./м³, биомасса – 0,5 г/м³; в июле 1981 г. – 54 тыс. и 0,9 г; в июле 1982 г. – 51 тыс. экз./м³ и 1,0 г/м³. Эти показатели превышают уровень летнего развития зоопланктона в верховьях Енисея до его зарегулирования более чем в 20 тыс. раз [Гольд и др., 1985; Дубовская, 1987]. В целом в течение всего периода существования Саянского водохранилища в нем происходила замена реофильного коловраточного зоопланктона на лимнофильный рачковый, в составе которого число структурообразующих видов стабилизировалось, составляет 7–8 видов и слабо варьирует по годам. В верхней и нижней зонах водохранилища в планктонном зооценозе преобладают копеподы и кладоцеры, в средней зоне – коловратки и кладоцеры [Гольд и др., 1985; Дубовская, 1987; Ануфриева, 2002].

В Красноярском водохранилище формирование зоопланктона происходило за счет планктонофауны пойменных озер, проток и затонов реки. Реофильный зоопланктон Енисея в этом процессе почти не участвовал из-за своей бедности (суммарная численность зоопланктеров в реке равнялась в среднем $0.14 \,\mathrm{mr/m^3}$). В первый год заполнения водохранилища в нем наблюдалась вспышка видового разнообразия и массовое развитие коловраток. Численность зоопланктона на приплотинном участке составляла 139 тыс. экз./м 3 , биомасса – 1,4 г/м 3 ; более 90 % биомассы приходилось на кладоцер. В последующие годы число реофилов и фитофилов уменьшилось, зоопланктон приобрел лимнофильный облик и к 1969–1971 гг. в основных своих чертах сформировался. Неуклонно возрастала в водохранилище численность крупных хищных ветвистоусых рачков. Биомасса зоопланктона колебалась от $0.3 \pm 0.7 \, \text{г/m}^3$. Зоопланктон заливов среднего и нижнего участков водохранилища, как правило, по числу видов богаче, чем открытые плесы. Наименьшее число видов ветвистоусых рачков обнаруживалось в пробах, отобранных на плесах в средней части водоема, где происходило взмучивание воды в результате размыва берегов. В верхней части водохранилища отмечалось наибольшее видовое разнообразие коловраток, поскольку этот участок в значительной степени испытывает влияние речных вод Енисея. В августе 1974 г. биомасса зоопланктона в заливах составила 1,4 г/м³, численность -57,5 тыс. экз./м³, на плесах -0,2 г/м³ и 7,9 тыс. экз./м³. В 1987 г. в составе зоопланктона отмечен новый вид – холодолюбивый рачок *Heterocope* borealis, который вошел в доминантный состав зооценоза водохранилища и нередко составляет его основу и по численности, и по биомассе. Летом 1994 и 1995 гг. общая биомасса зоопланктона на глубоком приплотинном участке этого водоема колебалась от 0,004 до 0,9 г/м³ [Грезе, 1961; Червинская, 1975; Вышегородцев и др., 2005].

В Иркутском водохранилище существенное влияние на формирование зоопланктона оказал зоопланктонный комплекс Байкала. В первые годы после зарегулирования Ангары численность и биомасса зоопланктона, поступавшего в водохранилище с водами озера, в 10 раз превышала показатели развития этой группы гидробионтов в самом водохранилище [Васильева, Кожова, 1960; Васильева, 1964, 1969, 1973; Биология..., 1964; Кожова, Ербаева, 1977; Богомоева, 1988; Шевелева, Башарова, 1995].

В зоопланктоне Братского водохранилища, как и в фитопланктоне, превалируют широко распространенные в водоемах Сибири виды; роль байкальских эндемиков здесь незначительна. Исключение составляет Epischura baicalensis, на биомассу которой в 1969-1971 гг. в пробах из среднего и приплотинного участков Братского водохранилища приходилось от 30 до 77 % всей биомассы зоопланктона [Вершинин, Сарыгина, 1970; Шульга, 1971, 1973; Башарова, 1977, 1985; Планктон..., 1981]. И в этом и в Усть-Илимском водохранилище численность и биомасса организмов зоопланктона, по сравнению с речными условиями, существенно возросла [Башарова и др., 1978; Башарова, Шевелева, 1988, 1990, 1993]. Аналогичная картина наблюдалась и в северных водохранилищах - Курейском, Хантайском и Вилюйском [Шевелева, 1980, 1988, 1993, 2005; Гидрохимические... исследования..., 1986; Домышева, Шевелева, 1988]. Так, в Вилюйском водохранилище в годы его наполнения биомасса зоопланктона в среднем по водоему выросла в 1969 г. до 2,9, а в 1971 г. до 7,7 г/м³, снизившись, однако, до 1,5–2,8 г/м³ в последующие годы [Огай, Соколова, 1971; Соколова, 1978, 1979, 1981, 1988; Биология..., 1979].

Следует отметить, что сибирские водохранилища отличаются между собой не только по видовому составу зоопланктона, но и по показателям его развития, о чем свидетельствуют и вышеприведенные данные, и данные по осенне-летней биомассе зоопланктона: в Новосибирском водохранилище в период с 1972 по 2002 г. в среднем по всем точкам отбора проб она равнялась $1,6 \text{ г/м}^3$, в Красноярском в 1982 г. - 6,2, в Саянском в 1980-1981 гг. - 3,7, в Иркутском в 1982-1983 гг. -0.6, в Братском в 1969-1978 гг. -8.5, в Усть-Илимском в 1983–1985 гг. – 2,5, в Хантайском в 1976–1983 гг. – 0,9, в Вилюйском в 1973– 1987 гг. – 4,9 г/м³ [Ермолаева, 2007, 2008]. Конечно, судить по этим цифрам об уровне развития зоопланктона в сравниваемых водохранилищах следует лишь в первом приближении, поскольку пробы могли отбираться в весьма неравнозначных условиях среды обитания зоопланктеров. Однако вряд ли подлежит сомнению тот факт, что низкие показатели биомассы зоопланктона в Иркутском водохранилище обусловлены высокой интенсивностью его водообмена, низкими температурами воды и слабым развитием кормовой базы зоопланктеров. Этот же фактор (коэффициент водообмена) лимитирует развитие зоопланктоценоза в Новосибирском водохранилище, но в гораздо меньшей степени, чем в Иркутском. В целом сравнительно слабое развитие зоопланктона характерно и для всех остальных водохранилищ Сибири, что связано с их глубоководностью, низкими температурами воды в течение большей части года, кратким периодом вегетации водорослей [Соколова, 1978; Кожова, Башарова, 1984; Дубовская, 1987; Шевелева, 1988, 2005; Башарова, Шевелева, 1988, 1993; Ермолаева, 2000б, 2007, 2008; Вышегородцев и др., 2005].

1.3.4. Зообентос

Многолетние наблюдения за биологическим режимом волжских водохранилищ позволили выявить некоторые закономерности формирования в них донных зооценозов [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966], которые в общих чертах схожи с таковыми в сибирских водохранилищах. На первой стадии, под влиянием резкого снижения скоростей течения в реке выше плотины и начавшегося заиления дна, в образовавшемся водохранилище происходит разрушение преобладавших в реке лито- и псаммофильных зооценозов. В результате затопления пойменных водоемов реки и подъема воды в водохранилище разрушаются и фитофильные зооценозы зообентоса. Одновременно из затопленных почв происходит вселение почвенной фауны, особенно малощетинковых червей (Lumbricidae, Enchytraeidae). Сравнительно быстро впервые затопленная суша заселяется фауной, в состав которой входят как водные, так и почвенные организмы; биомасса этого населения невелика и обычно составляет $1-2 \text{ г/m}^2$. В течение нескольких месяцев первичные биоценозы разрушаются, почти не оставляя следов [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966].

На второй стадии формирования зообентоса в водохранилищах происходит массовое заселение дна личинками хирономид, среди которых преобладает мотыль – личинки Tendipes, преимущественно T.plumosus. Только на бывших речных участках уже в этот период начинается распространение тубифицид в связи с заилением песков. Биомасса такого «мотылевого» биоценоза к концу первого лета достигает $10-15 \, \text{г/m}^2$. При этом распределение хирономид мало связано с распределением затопленных угодий. Однако в водохранилищах с повышенной проточностью «мотылевый» биоценоз не образуется или образуется по мере снижения проточности.

Через три-четыре года после заполнения в водохранилище равнинного типа заканчивается третья стадия формирования донных зооценозов. В этот период на проточных участках бывших русел рек, на которых продолжается заиление песчаных и галечно-песчаных грунтов, разнообразны и многочисленны малощетинковые черви (преимущественно тубифициды). В целом в водохранилище наблюдается обеднение разнообразия донной фауны и снижение ее биомассы до 2–3 г/м². Например, в Горьковском водохранилище на пятый-восьмой год его существования биомасса бентоса на большинстве участков составляла 1-2 г/м², на участках затопленных рек и озер -3-4 г/м² [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966]. Существенное отрицательное влияние на зообентос в волжских водохранилищах оказывает зимняя сработка уровня. Так, в 1963 г. в Сусканском заливе Куйбышевского водохранилища число мертвых личинок хирономид в осушной зоне колебалось от 210 до 6250 экз./м², а биомасса соответственно от 2,7 до 81,2 г/м² (в среднем 24,4 г/м²). Ежегодные потери биомассы кормовых организмов (только личинок хирономид) в результате зимней сработки уровня составляли в этом заливе около 2077 т [Шаронов, 1966].

В исходных водоемах Бухтарминского водохранилища (р. Иртыш, оз. Зайсан, водоемах дельты Черного Иртыша) было выявлено 166 видов и форм зообентоса, в том числе личинок хирономид – 51, поденок – 23, клопов – 20, моллюсков – 17. В речных водах преобладали личинки стрекоз, поденок, ручейников и хирономид, в озерных – малощетинковые черви, личинки хирономид и некоторые моллюски [Малиновская, Тэн, 1983]. В водохранилище в первые годы его существования было обнаружено 120 видов и форм бентосных животных. Из «зайсанских» видов в состав зообентоса водохранилища вошло около 78 % видов и форм, из стариц – 44, из дельты Черного Ирты-

ша — 45 %. Олигохеты были обнаружены во всех частях водохранилища, а организмы-реофилы в большинстве своем исчезли. В конце 1970-х годов в водохранилище было выявлено 302 вида и формы зообентоса. Из них 87 (25,5 % от общего числа видов) были представлены личинками хирономид. По встречаемости в бентосе доминировали олигохеты (72 %) и личинки хирономид. Личинки хирономид. Заселяли преимущественно мелководные участки водохранилища, а олигохеты и моллюски – глубоководные [Козляткин, 1978, 1986а, 6; Малиновская, Тэн, 1983].

Максимальная биомасса зообентоса в Бухтарминском водохранилище отмечалась летом 1963—1966 гг. — $5~\rm г/m^2$, в последующие годы она снизилась до 3,7 г/м², главным образом в результате уменьшения численности (и биомассы) хирономид и олигохет, а также личинок поденок [Козляткин, 1978]. До 1966 г. распределение организмов на дне до глубины 20 м было довольно равномерным, в последующие годы плотность поселения животных на глубине 0—4 и 10—20 м заметно снизилась. На мелководье это было связано с высокой подвижностью донного субстрата и его периодическим осушением, на глубинах — со слабой приспособленностью местных гидробионтов к обитанию при низких летних температурах воды. Но численность олигохет с нарастанием глубины увеличивалась. В Иртышском отроге водохранилища видовое разнообразие зообентоса было заметно ниже, чем в озерной части, причем большинство форм отмечено в прибрежной зоне до глубины 10—12 м. В профундали горно-долинной части на илистых грунтах преобладали олигохеты.

С 1966 г. и в последующие годы бентофауна Бухтарминского водохранилища пополнилась вселенцами — байкальскими соровыми гаммаридами Gmelinoides fasciatus, Micruropus possolskii, мизидами — ледниковоморской Mysis oculata var. reiicta из Онежского озера и понтокаспийскими Paramysis kowalevskyi и P. intermedia, а также рачком Палласа Pallasia quadrispinosa, что существенно улучшило условия питания рыб, прежде всего судака и окуня. Эти ракообразные расселились по всему водоему, но наибольшие скопления их обнаруживались на песчаных, песчано-илистых и супесчаных грунтах. В глубоководной части водоема в придонных слоях в большом числе встречались ледниковоморские мизиды, в литорали — байкальские гаммариды. Преимущественно на песчаных грунтах прибрежной зоны этой части водохранилища встречались понтокаспийские мизиды. В 1981 г. биомасса вселенцев в водохранилище оценивалась в 3,8–4,2 г/м² [Козляткин, Мещерякова, 1983; Козляткин, 1986а, 6].

В июле 2001 г. в прибрежной зоне озерной части Бухтарминского водохранилища на песчаном грунте численность и биомасса организмов зообентоса была сравнительно небольшой – 281 экз./ m^2 и 0,82 г/ m^2 , с явным преобладанием мелких личинок хирономид. В горно-долинной части водохранилища численность и биомасса бентосных животных были заметно выше и составили 756 экз./ m^2 и 2,5 г/ m^2 ; по численности доминировали олигохеты (360 экз./ m^2), личинки хирономид (180 экз./ m^2) и мизиды (176 экз./ m^2), по биомассе – хирономиды (1,36 г/ m^2), олигохеты (0,52 г/ m^2) и мизиды (0,45 г/ m^2). В горной части водоема количественное развитие зообентоса оказалось наибольшим и составило 2212 экз./ m^2 и 3,66 г/ m^2 с явным преобладанием оли-

гохет (1613 экз./м², 1,85 г/м²), за которыми по этим показателям развития следовала мизида *М. relicta* (426 экз./м², 1,44 г/м²). В среднем по водохранилищу численность бентосных животных составила 1083 экз./м², биомасса – 2,33 г/м². В 2004 г. показатели развития зообентоса в водохранилище оказались выше, чем в 2001–2003 гг., – 2019 экз./м² и 5,74 г/м² [Девятков, Евсеева, 2005]. Тенденцию к увеличению запасов зообентоса в водохранилище связывают с двумя факторами: 1) снижением интенсивности тралового лова рыб, при котором существенно разрушались донные биотопы; 2) стабилизацией уровня воды (в 2001 г. уровень поднялся на 1,7–1,8 м, что привело к активизации процессов абразии и, в связи с этим, частичному разрушению обжитых бентосными животными биотопов) [Девятков, Евсеева, 2005].

Зообентос Усть-Каменогорского водохранилища в первые годы его существования был представлен мшанками, олигохетами, пиявками, моллюсками, личинками стрекоз, поденок, хирономид, водяными клопами и водяными жуками [Киселева, 1965б, 1967]. В период с 1956 по 1960 г. в составе зообентоса этого водоема выявлено 104 вида и формы животных, из которых личинки хирономид были представлены 49 формами [Киселева, 1965б, 1967; Малиновская, Тэн, 1983]. Численность хирономид в конце этого периода колебалась в пределах от 20 до 3000 экз./ M^2 , биомасса – от 0,4 до 11,3 г/ M^2 . Широко были распространены олигохеты Chironomus semireductus, Ch. plumosus, Limnochironomus gr. Nervosus, Procladius sp., Polypedilum gr. Nubeculosum, суммарная численность которых достигала 213 тыс. экз./м², биомасса – 320 г/м². Заметную роль в бентосе играли мелкие формы моллюсков *Pisidium* amnicum, Sphaericum nitidum, Gyraulus albus (до 450 экз./м² и 5,6 г/м²), на биотопах с серыми илами – олигохеты Tubifex tubifex. По мере заиления грунта и дальнейшего развития в нем микроорганизмов [Гулая, 1975] биомасса олигохет возросла с 19,6 г/м 2 в 1956 г. до 58,8 г/м 2 в 1959 г. Крупные формы личинок хирономид вытеснялись более мелкими, в результате биомасса этой группы снижалась. В целом среднегодовые показатели развития зообентоса были высокими – 18 тыс. экз./м 2 и 40 г/м 2 [Киселева, 1964, 1967].

С образованием Бухтарминского водохранилища в Усть-Каменогорском появились новые формы личинок хирономид, количественные показатели развития зообентоса уменьшились: в русловой части водоема биомасса олигохет не превышала $6,1~\mathrm{r/m^2}$, моллюсков $-5,3~\mathrm{r/m^2}$, биомасса личинок хирономид сократилась в $10~\mathrm{pas}-\mathrm{c}~11,7~\mathrm{дo}~1,3~\mathrm{r/m^2}$, общая биомасса зообентоса снизилась до $13,4~\mathrm{r/m^2}$ [Киселева, $1964,~19656;~1967;~\mathrm{Малиновская},~\mathrm{Тэн},~1983]. В целом влияние Бухтарминского водохранилища на зооценоз Усть-Каменогорского проявилось двояко: зоопланктон обогащался за счет его выноса из нижней части Бухтарминского, а развитие зообентоса снижалось в связи с замедлением заиления грунтов и снижением придонных температур воды [Киселева, 1959, 1964, 19656; Вакулко, 1969; Малиновская, Тэн, 1983].$

В Новосибирском водохранилище по мере формирования этого водоема и вследствие смены условий обитания гидробионтов снижалось разнообразие реофильных видов и форм зообентоса и увеличивалось разнообразие лимнофильных видов и форм, прежде всего хирономид и олигохет. В 1964—1979 гг. в водохранилище вселены два вида ракообразных из оз. Байкал – бо-

коплавы Gmelinoides fasciatus и Microropus possolskii. В 1971–1980 гг. из водоемов нижнего течения Амура в водохранилище было завезено около 7 млн особей дальневосточной мизиды Neomisis intermedia. В итоге общее число видов и форм донных и придонных животных возросло со 108 видов и форм в Оби до 121-134 в водохранилище. По численности и биомассе на большинстве участков водохранилища преобладают личинки хирономид, олигохеты, некоторые двустворчатые моллюски и ракообразные-акклиматизанты. На долю прочих животных в общей биомассе зообентоса приходится, в зависимости от биотопа, сезона и термических и гидрологических условий года, от 3 до 5 % суммарной биомассы. Отмечается увеличение биомассы донных животных от верхней зоны (в среднем 2,0 г/м²) к средней и Ирменскому плесу $(6,5 \text{ и } 4,0 \text{ г/м}^2 \text{ соответственно})$ и некоторое снижение биомассы на приплотинном участке (2,8 г/м²) в связи с большими глубинами и уменьшением на нем разнообразия биотопов. В целом по водохранилищу среднесезонная биомасса зообентоса (без акклиматизированных ракообразных) в середине 1990-х годов колебалась от 1,89 до 4,10 г/ M^2 , численность – от 402 до 1090 экз./м². Колебания приведенных значений связаны с рядом причин, одной из которых является высокая степень подвижности серых илов, преобладающих в водохранилище и подверженных влиянию уровенного режима и стоковых течений. Существенно снижаются показатели развития зообентоса и в многоводные годы, когда водохранилище интенсивно промывается и донные организмы (особенно личинки хирономид) выносятся в большом количестве в нижний бьеф. Соотношение основных групп организмов зообентоса значительно изменяется по биотопам и сезонам, но в среднем по многолетним наблюдениям, в целом по водохранилищу моллюски составляют по биомассе 19 %, по численности 3 %, олигохеты – 26 и 46 соответственно, личинки хирономид – 55 и 51 % соответственно [Благовидова, 1961, 1976; Благовидова и др., 1973; Визер, 1981, 1998, 2006; Миронова, 1985; Померанцева, Селезнева, 1996; Сипко, 1997, 1998; Селезнева, 2002, 2005].

В Саянском водохранилище в первые годы (1979–1980) его формирования зарегистрировано 50 видов и форм зообентоса с явным преобладанием литореофилов: поденок, веснянок и ручейников, составлявших 76-85% от общей численности донных животных. Развитие зообентоса было в эти годы сравнительно высоким и составляло от 300 до 5240 экз./м² и от 0.5 до 2.5 г/м². Немногочисленными в Саянском водохранилище были олигохеты и хирономиды. Однако уже в 1981 г. донные сообщества водоема характеризовались массовым развитием олигохет, интенсивно заселявших глубины; в среднем по водохранилищу их численность составляла 46 455 экз./м², биомасса — 12,5 г/м². Хирономиды были представлены также разнообразно, их численность равнялась 1295 экз./м², биомасса – 1,5 г/м². На приплотинном участке в пробах, отобранных на глубине 120-125 м на серых илах и заиленной глине, основную долю составляли олигохеты. Хирономиды встречались здесь в малом числе. В целом по мере формирования экосистем водохранилища разнообразие зообентоса (прежде всего личинок насекомых) снижалось, а численность и биомасса олигохет и, особенно, хирономид – увеличивались. Явные реофилы – поденки, веснянки, ручейники и др. – продолжают встречаться на участках впадения в водохранилище притоков [Гольд и др., 1985].

В бентофауне Красноярского водохранилища на восьмой год (1978) его существования было выявлено 165 видов и форм беспозвоночных, в 1997 г. их оказалось только 52. В 1997 г. по степени видового разнообразия преобладали личинки хирономид – 32 вида и олигохеты – 10 видов. Наибольшая частота встречаемости в пробах отмечена для олигохеты *Tubifex tubifex* и личинки комара *Chironomus plumosus*, распространенных по всей акватории водоема. Наибольшее видовое разнообразие зообентоса (71 % всего видового состава бентосных животных водохранилища) выявлено в верхней зоне водоема, где отмечено наибольшее разнообразие донных биотопов и условия обитания близки к речным. В средней и нижней частях водохранилища зообентос сравнительно разнообразен в прибрежной мелководной зоне и беден (10 % видового состава водохранилища) в глубоководной зоне.

Зообентос литорали Красноярского водохранилища, которая составляет около 30 % ложа водоема и представлена каменисто-галечниковыми, песчано-галечниковыми, песчано-илистыми грунтами, характеризуется высоким разнообразием, сложной структурой и преобладанием организмов литофитореофильного комплекса. В составе перифитонного ценоза камней доминируют представители наидид (олигохеты) и литореофильные личинки хирономид. Песчано-галечниковые биотопы в верховье водохранилища заселены личинками амфибиотических насекомых из родов *Ephemera*, *Heptagenia*, *Apatania*, *Simulium*, предпочитающими условия обитания с высоким содержанием в воде кислорода. Фауна зарослей литорали представлена своим комплексом видов. Песчаные биотопы литорали сравнительно бедны как в качественном, так и в количественном отношении. Основную роль здесь играют мелкие личинки комаров родов *Cryptochironomus* и *Polypedilum*. На участках с песчано-илистыми грунтами также обнаружено меньшее разнообразие хирономид и олигохет.

Почти 70 % общей площади ложа Красноярского водохранилища занимают серые илы профундали, для которых отмечено низкое разнообразие и невысокое развитие зообентоса. Фоновыми животными здесь являются олигохеты, образующие наибольшие скопления на глубине от 20 до 60 м. Доминирует в этом олигохетном комплексе *Tubifex tubifex*. Хирономиды встречаются в основном до глубины 30–40 м.

В целом бентофауна Красноярского водохранилища имеет хирономидно-олигохетный характер. Зона наиболее благоприятного развития зообентоса приурочена к глубинам 10–30 м и характеризуется относительно устойчивым гидрологическим режимом. Здесь представлены все основные группы зообентоса. Численность и биомасса зообентоса Красноярского водохранилища снижаются по оси водохранилища от верховьев к плотине (в 1981 г. от 9,4 до 3,2 тыс. экз./м² и от 3,6 до 2,4 г/м², в 1993 г. – от 4,8 до 3,6 тыс. экз./м² и от 2,6 до 2,3 г/м²). Связано это явление с аккумуляцией органических веществ и биогенов, поступающих в водохранилище с речными водами, преимущественно в верхней части водоема.

В течение года наименьшие показатели численности и биомассы зообентоса на плесах Красноярского водохранилища отмечены весной, в заливах – летом и зимой. В верхней зоне водохранилища донные зооценозы наиболее богаты в июне–августе (до 26 тыс. экз./м² и 7 г/м²), когда происхо-

дит прогревание водных масс, в средней и нижней частях водохранилища – в августе и сентябре, за счет массового развития зообентоса в прибрежной зоне. Летом численность донных животных может существенно снижаться в результате периодического завершения метаморфоза у насекомых и их вылета (прежде всего это хирономиды). Зимой отрицательное влияние на развитие зообентоса оказывает сработка уровня воды: в результате осушения и промерзания грунтов прибрежья погибает значительная часть беспозвоночных, биомасса зообентоса приближается к минимуму. В сообществах профундали зимой сохраняется не более 25 % летнего состава зообентоса с преобладанием личинок хирономид и олигохет. Весной зообентос осушаемой зоны восстанавливается, преимущественно за счет появления из яиц личинок хирономид и миграции в эту зону донных животных из профундали. Развитие зообентоса весной существенно тормозится в связи с поступлением в водохранилище холодных вод Енисея [Грезе, 1959, 1961; Скопцова, 1984; Бойправ, 1998; Вышегородцев и др., 2005; Шулепина, 2008].

В Иркутском водохранилище формирование зообентоса имело свои особенности вследствие сохранения высокой проточности водоема и влияния на него Байкала. В первые годы после наполнения водохранилища до НПУ, на его верхнем участке, имеющем ярко выраженные черты Ангары в ее истоке, в том числе высокие скорости течения и преобладание галечниково-валунных грунтов, преобладала реофильная фауна бентоса, на затишных участках были многочисленны хирономиды и гаммариды, а также личинки жуков, ручейников и др. На среднем участке водохранилища, где расположено большое число малых и больших по площади заливов, скорость течения воды в которых составляет в летний период 0,22-0,44 м/с, в 1957 г. наблюдалось массовое переселение в верхнюю часть водоема реофильных форм зообентоса, особенно гаммарид и личинок ручейников; частично реофилы сохранялись в бывшем русле реки и на участках затопленных островов. В последующие годы в этой части водохранилища сформировался лимнофильный зообентос при доминировании, особенно в заливах, хирономид, олигохет, гаммарид, в некоторых заливах – моллюсков. На нижнем участке Иркутского водохранилища, на котором преобладают сравнительно большие глубины, стоковые течения выражены слабо, а донный грунт в значительной степени заилен, количество речных форм в бентосе было гораздо меньше, чем на среднем участке. К 1961 г. наблюдалось выравнивание таксономического состава фауны транзитной части и заливов, но развитие зообентоса было богаче в последних.

К 1963 г. в Иркутском водохранилище по зообентосу сложилась следующая ситуация: 1) видовое разнообразие и численность таких представителей бывшей ангарской фауны, как ручейники, веснянки и поденки, в условиях водохранилища быстро сократилось; это же относится к эндемичным байкальским видам гаммарид и моллюсков; 2) некоторые байкальские гаммариды, напротив, расселились в водохранилище широко как в транзитной части, так и во многих заливах, составляя большой процент биомассы нектобентоса; 3) с начала заполнения водохранилища в нем стали активно развиваться хирономиды, из которых по биомассе по всему водохранилищу преобладают представители рода *Tendipes*; 4) в количественном отношении группы зоо-

бентоса располагаются, в порядке уменьшения, следующим образом: хирономиды, моллюски, гаммариды, олигохеты; средняя биомасса зообентоса на мягких грунтах составляла в 1961 г. 24,6 г/м²; 5) существенное влияние на формирование и условия обитания зообентоса в водохранилище оказывает Байкал [Голышкина, 1963; Биология..., 1964; Кожова, Ербаева, 1977; Ербаева и др., 1980; Ербаева, 1986].

Сравнительно высоким таксономическим разнообразием характеризуются донные зооценозы в Братском водохранилище. За период с 1964 по 1997 г. в составе зообентоса этого водоема зарегистрировано 270 видов и форм, из которых 32 – представители байкальской эндемичной фауны. Однако и в этом водоеме наиболее разнообразно представлены хирономиды (131 форма) и олигохеты (56 видов, в том числе 13 – байкальские эндемики), за которыми по этому показателю следуют ручейники (26 видов; в профундали не обнаружено ни одного) и моллюски (25 видов). Семью видами представлены в водохранилище байкальские гаммариды. Из них массовым видом является Gmelinoides fasciatus, который встречается по всему водохранилищу. Другой рачок – Micruropus wahlii – обитает главным образом на песчаных грунтах верхнего участка водоема. Остальные виды гаммарусов имеют в водохранилище локальное распространение. Наибольшее видовое разнообразие зообентоса характерно для мелководий заливов (153 вида в заливе Одисса) и мелководной зоны открытой части водоема (145 видов). Наименьшее видовое разнообразие присуще для профундали водохранилища (66 видов). По численности и биомассе на участках от уреза воды до глубины 4–5 м преобладают личинки хирономид и придонные рачки, на глубине 5–13 м – хирономиды, в профундали – олигохеты. В ангарской части водохранилища биомасса бентоса составляет в среднем $7 \, \text{г/m}^2$, в окинской – $3 \, \text{г/m}^2$ [Вершинин, Сычева, 1967; Кожова, 1973; Кожова, Ербаева, 1977; Мамонтов, 1977; Ербаева и др., 1998; Сафронов и др., 2005].

В Усть-Илимском водохранилище формирование донных зооценозов в общих чертах сходно с этим процессом в Иркутском и Братском водохранилищах. В первые годы (1975–1980) существования Усть-Илимского водохранилища зообентос лимнофильного типа развивался медленно, что было связано с особенностями рельефа ложа этого водоема, интенсивным размывом берегов, медленной переработкой затопленных почв. В 1975 г. количественное развитие зообентоса в водохранилище было высоким – биомасса организмов равнялась в среднем 17 г/ m^2 , численность – 7,6 тыс. экз./ m^2 . Преобладали речные формы олигохет (70% по численности и 78% по биомассе), личинки хирономид и бокоплавы. На третий год наполнения водохранилища общее число видов в составе зообентоса снизилось до 72 – почти в два раза по сравнению с Ангарой в ее среднем течении до зарегулирования, число байкальских эндемиков уменьшилось до 16 видов. Биомасса бентосных организмов в 1977 г. в ангарской части водохранилища составила в среднем лишь 0,48 г/м 2 при численности 1192 экз./м 2 , в илимской части соответственно 0,27и 131, в среднем по всему водохранилищу $0.36 \, \text{г/м}^2$ и $645 \, \text{экз./м}^2$. В итоге и в этом водохранилище сформировался олигохетно-хирономидный зообентос [Ербаева и др., 1984; Бакина, 1985, 1988; Биология..., 1987].

Зообентос Хантайского водохранилища изучен крайне слабо. По таксономическому разнообразию в нем все годы доминируют личинки насекомых и моллюски, по численности и биомассе – личинки хирономид и олигохеты. Характер распределения донных животных определяется составом и динамикой грунтов. В первые годы продуктивность зообентоса в водохранилище была относительно высокой за счет активного разложения затопленной органики. В последующие годы продуктивность донных зооценозов снизилась. В конце июня–начале июля, до массового вылета хирономид и других воздушных насекомых, в среднем по водохранилищу биомасса зообентоса составляет не более 3 г/м², снижаясь в остальные периоды года в полтора-два раза. Особенно слабо развит зообентос на глубоководном приплотинном участке [Тюльпанов, 1975; Дрюккер и др., 1986; Природа..., 1988].

Низкими показателями развития зообентоса характеризуется и Курейское водохранилище. Особенно это касается каменисто-галечных грунтов, преобладающих в водоеме. Доминирующими по численности и биомассе группами в зообентосе являются олигохеты, личинки хирономид и моллюски. На заиленном песке биомасса организмов составляет 14 г/m^2 , на слабозаиленном галечнике — 4,3, на песчаном грунте — $0,9 \text{ г/m}^2$ [Куклин, 1996].

Формирование донных зооценозов в Вилюйском водохранилище шло медленно. В частности, затопленные каменистые и порожистые участки русла Вилюя и его притоков в первый год оставались совершенно безжизненными и лишь в дальнейшем, по мере постепенного заиливания дна и улучшения газового режима, в глубоководных открытых зонах водохранилища стали появляться личинки насекомых. В 1969 г. в среднем по водохранилищу биомасса зообентоса оценивалась в 1,2 г/м 2 , в 1971 г. – 3,5, в 1974 – 1,6 г/м 2 . Такой характер динамики развития зообентоса связан с разрушением затопленной растительности, с одной стороны, и медленным формированием наиболее продуктивных заиленных грунтов – с другой. На восьмом году (1981) существования Вилюйского водохранилища зообентос был представлен 13-ю группами. Это гидры, мшанки, нематоды, олигохеты, пиявки, моллюски, гаммариды, листоногие раки, клещи, водохвостки, водяные клопы и водяные жуки (и их личинки), личинки насекомых (стрекоз, поденок, веснянок, ручейников, мошек, комаров). По таксономическому разнообразию преобладали личинки хирономид (55 форм), моллюски (11 видов) и олигохеты (10 видов). По участкам водохранилища зообентос распределялся неравномерно – в зависимости от структуры и подвижности грунтов, степени ветрового перемешивания водных масс, развития водной растительности и др. Как и в других водохранилищах, существенное влияние на развитие зообентоса в этом водоеме оказывает газовый режим. При низких концентрациях кислорода (0-30 % насыщения) бентосные животные или отсутствуют, или малочисленны. При 60 % насыщения воды кислородом состав бентофауны обеднен и представлен в основном олигохетами, при насыщении свыше 70 % наблюдается резкое возрастание разнообразия и биомассы зообентоса. Среднегодовая биомасса донных животных в Вилюйском водохранилище в период с 1969 по 1978 г. колебалась от 1,21 до 4,80 г/м 2 [Лабутина, Огай, 1977; Биология..., 1979].

Глава 2

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОЦЕНОЗОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ

В настоящей главе дана характеристика основных этапов формирования рыбного населения в существующих водохранилищах Сибири и сделан прогноз формирования видового состава и некоторых черт экологии в проектируемых водохранилищах Катунской (Алтайской) и Туруханской (Эвенкийской) ГЭС.

2.1. Введение

Предваряя основное содержание главы, следует отметить, что формирование ихтиоценоза крупного водохранилища — процесс весьма сложный, длительный и включает этапы: 1) вселение в водохранилище рыб из зарегулированной плотиной реки, ее притоков и придаточных водоемов; 2) адаптация рыб к новым условиям жизни и их распределение по биотопам водохранилища, формирование местных миграций; 3) образование нового ихтиоценоза, с присущими ему чертами организации и экологии входящих в его состав рыб.

Известно, что ихтиоценоз любого водохранилища, особенно крупного, не является абсолютно стабильным и в той или иной степени изменяется во времени; это же касается и многих черт экологии рыб ихтиоценоза [Бауер, 1961; Гундризер и др., 1986; Григорьев, 1991; Мамонтов и др., 2003; Шатуновский, Ермолин, 2005]. Впрочем, это имеет место и в природных водоемах в процессе их эвтрофикации и не только [Решетников, 1979а, 1982; Попова и др., 1997; Алимов, 2000]. Однако, как правило, основной состав ихтиоценоза формируется в водохранилищах в процессе их заполнения в первые 5–10 лет [Поддубный, 1963; Шаронов, 1966; Гордеев, 1974]. Например, формирование ихтиофауны в Иваньковском, Угличском и Камском водохранилищах завершилось через 8-9 лет после их наполнения, в Горьковском - через 8, в Куйбышевском - 7, Цимлянском – 5–7 лет [Шаронов, 1966]. По мнению А. Г. Поддубного и Л. К. Ильиной [1965], обычно уже на второй год после заполнения водохранилища до НПУ и появления в нем новых черт гидрологического режима выявляются виды рыб, которые в новых условиях будут преобладать по численности. При этом видовой состав ихтиоценоза в сформированном водохранилище оказывается менее богатым, чем в исходных водоемах. Достижение популяциями рыб численности, соразмерной новым условиям, занимает более длительный период, чем формирование видового состава. Заканчивается формирование популяций обычно после массового созревания первых урожайных поколений, появившихся в водохранилище или, при низкой численности этих поколений, после созревания их потомства.

В работе В. А. Шатуновского и В. П. Ермолина [2005] анализируется многолетняя динамика видового состава ихтиофауны Волгоградского водохранилища – одного из крупных в каскаде волжских. В Волге в первой половине ХХ в. на участке этого водохранилища обитало около 50 видов рыб, включая полупроходных (белуга, севрюга, осетр, белорыбица и др., всего 10–11 видов). В образовавшемся Волгоградском водохранилище насчитывалось 43-44 вида. Из них экологически пластичные виды довольно быстро приспособились к новым условиям. Прежде всего это лещ, плотва, густера, красноперка, язь, уклея, верховка; их численность в течение всех лет существования водохранилища оставалась высокой. Возросла в условиях водохранилища численность судака, берша и особенно тюльки. Одновременно численность таких видов рыб, как сазан, подуст, вьюн и особенно стерлядь, в водохранилище снизилась. Численность полупроходных рыб зависела от эффективности работы рыбопропускных сооружений. После остановки рыбоподъемника в водохранилище через судоходный шлюз в относительно большом числе проникла лишь кесслеровская сельдь; осетр, севрюга и белорыбица встречаются в уловах из водохранилища единично, белуга в уловах не отмечена. За период с 1959 по 2003 г. ихтиофауна этого водоема пополнилась 17 видами-вселенцами, из которых только 7 видов образовали самовоспроизводящиеся популяции. Это головешка-ротан, бычок-цуцик, игла-рыба, звездчатая пуголовка, бычок-головач, малая южная колюшка и рыбец – единственный из вселенцев, вошедший в состав промысловых рыб водоема. В целом за истекший, почти полувековой, период исходный состав Волгоградского водохранилища трансформировался на 39 %. В заключение авторы этой публикации подчеркивают, что процесс формирования ихтиофауны Волгоградского водохранилища не завершен и может продолжаться неопределенно долго, поскольку не исключено попадание в водохранилище новых видов рыб. Вероятность последнего довольно велика, что показано, в частности, в работе П. И. Антонова и С. В. Козловского [2001].

Таким образом, видовой состав и экология рыб водохранилища зависят от состава ихтиофауны той реки, на которой водохранилище образовано, от условий, сложившихся в новом водоеме, от особенностей биологии самих рыб, оказавшихся в водохранилище, от процесса акклиматизации в водохранилище кормовых объектов и рыб, от форм и степени воздействия на водохранилище хозяйственной деятельности человека [Никольский, 1948; Михеев, Прохорова, 1952; Дрягин, 1961; Поддубный, 1963; Поддубный, Ильина, 1965; Скрипченко, 1965; Шаронов, 1966; Рыбинское водохранилище..., 1972; Гордеев, 1974; Сальников, Мицнер, 1975; Кудерский, 1977; Гордеев, Ильина,

1978; Изменение..., 1982; Стрельников и др., 1984; Прогнозирование..., 1986; Авакян, 1990, 1994; Терещенко, Надиров, 1996; Авакян и др., 1998; Кузнецов, 2002; Слынько, Дгебуадзе, 2002; Терещенко и др., 2004; Поляков, Соколов, 2005; Шатуновский, Ермолин, 2005].

Для иллюстрации сказанного вновь обратимся к публикациям по хорошо изученным в гидробиологическом и ихтиологическом отношениях водохранилищам волжского речного бассейна. В работе И. В. Шаронова [1966] показано, что в период заполнения в большинстве волжских водохранилищ складывались благоприятные условия для размножения и нагула рыб, особенно фитофилов. Так, в Куйбышевском водохранилище относительная численность первых поколений у леща составляла 75% всего стада, у щуки – 86, у густеры – 73, у чехони – 86%. Но в Волгоградском водохранилище, в котором в период его заполнения имела место весенняя сработка уровня, поколения рыб первых лет были сравнительно малочисленны.

После заполнения волжских водохранилищ условия размножения и нагула рыб ухудшались, рост их численности замедлился. Основная причина этого – отставание весеннего наполнения водохранилищ от естественных сроков нереста рыб. В условиях рек щука и судак нерестились в начале паводка, а лещ, густера, синец и плотва – в пик паводка. Молодь этих рыб нагуливалась на высококормных участках поймы и ко времени спада воды успевала окрепнуть. В водохранилищах эта связь часто нарушалась, и нерест большинства рыб проходил в период понижения уровня воды. В водохранилищах многолетнего регулирования (Рыбинское, Цимлянское) благоприятные условия нереста и нагула рыб создаются в основном в многоводные годы, в водохранилищах сезонного регулирования (Куйбышевское, Волгоградское) рыбы нерестятся, как правило, в пределах верхних участков и в притоках, где сохранился паводок; урожайные поколения появляются здесь в основном при высоком уровне воды (НПУ и выше). В Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах в годы весеннего попуска воды в нижний бьеф (с целью обводнения Волго-Ахтубинской поймы) и снижения уровня воды более чем на 1 м число самок с невыметанной икрой достигало у щуки 35 %, у синца 50 %. В эти же годы отмечено заметное снижение плодовитости леща, синца, густеры и других рыб. Наконец, существенное отрицательное влияние на рыб волжских водохранилищ оказывает зимняя сработка уровня. Площадь водного зеркала Куйбышевского водохранилища сокращается к концу зимы на 53, Рыбинского – на 48, Иваньковского – до 80 %. В 1963 г. только в одном (Сусканском) заливе Куйбышевского водохранилища отмечена гибель 3,5 млн экз. рыбы, из которых сеголетки сазана составляли 2,4 млн экз. [Шаронов, 1966]. По данным А. Б. Авакяна с соавт. [1998], в результате различных форм антропогенного воздействия ихтиомасса (без учета личинок рыб) в Иваньковском, Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах снизилась в период с 1970-1979 по 1983-1992 гг. на 90, 100, 100 и 40 кг/га соответственно.

По наблюдениям в Чебоксарском водохранилище, проведенным в 1982—1983 гг., на второй-третий годы после начала его заполнения, реакция отдельных видов рыб в период их нереста на вновь возникшие условия была различной. Язь стремился сохранить специфику размножения, характерную

для него в речных условиях. Плотва, окунь и ерш наряду с прибрежными нерестилищами стали использовать для нереста открытые участки водохранилища с глубинами 10 м и более, икра выметывалась ими на затопленные пни, коряги, кустарники. Развитие икры проходило в этих условиях без перепада температур воды в течение суток, в условиях пониженной освещенности и при отсутствии волнения. Здесь же после нереста развивались предличинки и личинки этих рыб [Григорьев, 1991].

В Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах значительная часть производителей леща, судака, плотвы, берша и других рыб также успешно нерестится на открытых участках пелагиали на глубине от 3 до 10 м. Примечательно, что в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища в 1980—1981 гг., в условиях, когда благоприятные для размножения температуры воды совпадали с подъемом ее уровня, плотва нерестилась преимущественно в прибрежной мелководной зоне [Григорьев, 1991].

- А. Г. Поддубный [1971] выделил несколько вариантов нерестовой ситуации, каждая из которых может возникнуть на каком-либо нерестовом участке водохранилища независимо от других участков.
- 1. Условия (уровень, температура и др.) нереста на нерестилищах оптимальны, а температура воды в местах преднерестовых скоплений рыб ниже, чем на нерестилищах. В этом случае нерест наступает в более поздние сроки в связи с дозреванием половых продуктов у производителей, проходит в сжатые сроки, условия инкубации икры нарушаются.
- 2. Температуры воды на месте преднерестовых скоплений рыб и благоприятные условия нереста совпадают; результаты нереста оптимальные.
- 3. Температурные условия дозревания икры у самок и нереста оптимальны, но уровень воды на нерестилищах ниже необходимого. Производители долго находятся на нерестилищах при высокой температуре воды, в результате чего происходит перезревание, резорбция или большой отход выметанной икры в процессе ее оплодотворения или инкубации.
- 4. Температурные условия дозревания икры благоприятны, но вода на нерестилищах не прогрелась. В этом случае, если субстрат для нереста залит, нерест идет при сравнительно низких температурах и значительная часть выметанной икры погибает. Если же субстрат не залит, производители находятся на местах нереста дольше обычного, нерест растянут, часть самок остается с невыметанной икрой.

Отметим, что массовая атрезия и резорбция икры в случае нарушения условий нереста рыб отмечаются в водохранилищах нередко. Так, по данным П. Г. Сухойвана [1962] и В. И. Владимирова с соавт. [1963], в Каховском водохранилище ежегодное перерождение икры наблюдалось у 42–68 % щуки, 4–26 – леща, до 48 – серебряного карася, до 31 – линя, до 100 % – синца. В Куйбышевском водохранилище это отмечалось у 20–50 % самок синца и до 35 % у самок щуки [Чикова, 1966], в Волгоградском у 20 % самок леща [Елизарова, 1968].

2.2. Бухтарминское водохранилище

В Иртыше на участке будущего Бухтарминского водохранилища обитала сибирская минога и 25 видов рыб: стерлядь, сибирский осетр, ленок, тай-

мень, нельма, сибирский хариус, щука, лещ (вселенец), серебряный и золотой караси, сазан (вселенец), сибирский пескарь, язь, сибирский елец, озерный и обыкновенный гольяны, плотва, линь, сибирский голец-усач, сибирская щиповка, налим, обыкновенный ерш, речной окунь, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик [Мартехов, 1959; Ерещенко, 1969а, б; Рыбы..., 1986]. В первые годы существования водохранилища промысловыми рыбами в нем являлись 14 видов, из которых наиболее многочисленными и составлявшими наибольшую долю в добыче было девять: щука, язь, плотва, карась серебряный, карась золотой, линь, окунь, ерш и налим [Мартехов, 1959; Ерещенко, 1968, 1970; Ерещенко, Тютеньков, 1968; Глушакова, 1978; Исмуханов, 1980]. К вошедшим в состав ихтиоценоза видам-аборигенам добавилось пять видов-вселенцев. Еще в 1934–1935 гг. в оз. Зайсан был вселен из оз. Балхаш сазан. Ежегодная добыча сазана в оз. Зайсан в период с 1949 по 1956 г. составляла в среднем 2800 ц с максимальной величиной вылова в 1954 г. – 7600 ц [Мартехов, 1959]. В 1956 г. в связи с неблагоприятными гидрологическими условиями и переловом сазана добыча этой рыбы была запрещена. В 1960 г. добыча сазана была возобновлена с лимитом 1500-3000 ц в год, однако фактический вылов значительно превышал данные официальной статистики [Ерещенко, 1968, 1972а, б; Федотова, Чернышев, 1969]. С образованием водохранилища и увеличением его площади плотность сазана в водоеме заметно уменьшилась, его вылов продолжался вопреки ограничениям. В последующие годы численность сазана в водохранилище росла медленно [Федотова, 1970, 1973]. До 1977 г. вылов сазана в водохранилище был сравнительно высоким, но затем его численность резко снизилась и учитываться промысловой статистикой он перестал. В последние годы проводится вселение в водохранилище молоди сазана из Бухтарминского рыбоводно-выростного хозяйства: в 2005 г. выпущено 736 тыс. сеголетков этой рыбы.

В 1949 г. в оз. Зайсан было завезено 368 экз. производителей леща, отловленных в устье р. Сыр-Дарьи. В последующие годы завоз этого вида рыб был продолжен. Всего в период с 1949 по 1964 г. в озеро, а затем в водохранилище вселено 51,5 тыс. половозрелых особей леща. В 1958–1959 гг. массовый нерест леща в оз. Зайсан не отмечался, что связывают [Исмуханов, 1980] с небольшой численностью вселенных на то время производителей, многие из которых после выпуска в озеро погибли. Осенью 1959 г. половозрелого леща из Аральского моря завезли в Бухтарминское водохранилище и выпустили в районе устья р. Бухтармы. В этой реке лещ перезимовал, и весной 1960 г. был отмечен его нерест на участках водохранилища со свежезалитым растительным субстратом. Образование в водоеме защищенных от ветра и хорошо прогревающихся заливов и бухт способствовало в дальнейшем успешному размножению леща и нагулу особей всех возрастов. Конкурентоспособным оказался лещ на почве питания с местными рыбами-бентофагами. В итоге к 1966 г. лещ распространился по всему водохранилищу и стал использоваться промыслом [Ерещенко, 1968, 1972а, б; Ерещенко, Тютеньков, 1968; Исмуханов, 1980; Кириченко, Жаркенов, 2005].

В период с 1959 по 1966 г. в Бухтарминское водохранилище вселялся разновозрастной судак, отловленный в дельте р. Урал. Первый нерест судака

в водохранилище наблюдался весной 1960 г. В ноябре 1961 г. отмечены случаи поимки двухлеток судака в оз. Зайсан, в дельте Черного Иртыша и на других участках. До 1968 г. рост численности судака в водохранилище сдерживался по ряду причин: малого количества посадочного материала (за 6 лет выпущено 17 тыс. экз.), недостаточной обеспеченности кормами, особенно при переходе молоди судака на питание рыбой, массового ската молоди судака, преимущественно сеголетков, в нижний бьеф [Ерещенко, Тютеньков, 1968]. Промысловой численности в водохранилище судак достиг только на 14-м году с момента начала вселения. Длительный латентный период формирования промысловых запасов судака связан с интенсивной конкуренцией его на почве питания с местными хищниками – нельмой, тайменем, налимом и особенно многочисленными щукой и окунем, ежегодные промысловые уловы которых в 1966-1970 гг. составляли в среднем $30\,000$ ц, или $48,7\,\%$ от всей добычи рыбы по водоему [Исмуханов, 1980]. Начало регулярной добычи судака совпало со значительным снижением в водохранилище численности указанных хищных рыб, широким распространением в нем мизид и ростом их значения в питании молоди судака [Козляткин, 1974; Исмуханов, 1980]. В 1972 г. судак начал осваиваться промыслом; к концу года было добыто 452 ц, в 1973 г. улов его составил 2030 ц [Козляткин, 1974].

Байкальский омуль вселялся в Бухтарминское водохранилище на стадии личинок, которых подращивали в садках до стадии рассасывания желточного мешка. Всего за период с 1961 по 1964 г. из оз. Байкал было привезено 21 млн икринок и 13,9 тыс. личинок омуля. В последующие годы этот представитель сиговых рыб в водохранилище не встречался. Вероятно, посаженные в водоем ранней весной личинки омуля были съедены многочисленными в водохранилище окунем, плотвой и ершом [Ерещенко, Тютеньков, 1968].

Не увенчалось успехом вселение в Бухтарминское водохранилище пеляди, которую в 1963 и 1964 гг. завезли в виде икринок из экспериментального хозяйства ГосНИОРХ «Ропша», а после инкубации выращивали в оз. Шибинды-Куль, небольшом бессточном и безрыбном водоеме, расположенном в отрогах Калбинских гор, а также в прудах Бухтарминского нерестово-выростного хозяйства. Из подрощенной в прудах молоди 10 тыс. сеголетков со средней массой тела 30 г выпустили в водохранилище в конце октября 1964 г. В следующем году отмечено несколько случаев поимки молоди пеляди: 5 октября средний вес 7 экз., выловленных в Кандинском заливе, равнялся в среднем 350 г; 29 октября близ устья р. Курчум пойман половозрелый самец пеляди массой 331 г; в конце ноября в этом же районе рыбаки неоднократно отлавливали половозрелых самцов и самок пеляди [Ерещенко, Тютеньков, 1968]. Осенью 1966 г. в водохранилище было выловлено 2,3 тыс. экз. половозрелой пеляди, что составило 23 % промыслового возврата [Ерещенко, 1972а]. В период с 1963 по 1974 г. в водохранилище было выпущено 13,1 тыс. экз. личинок и 3,2 млн сеголетков пеляди. Однако приживаемость их оказалась крайне низкой. В конечном счете натурализация пеляди в Бухтарминском водохранилище не произошла, и в настоящее время пелядь в уловах из водохранилища встречается очень редко. Предполагается, что одной из причин этого явилось вселение в водохранилище пеляди в раннем возрасте - личинок и сеголетков, которые в основной своей массе уничтожались местными рыбами. Е. В. Куликов [2007] включил пелядь в список современной ихтиофауны водохранилища, но сведений о местах обитания и численности в водоеме этого вида не приводит.

В период с 1982 по 1991 г. в водохранилище из Петропавловского рыбопитомника было завезено 177 млн личинок рипуса *Coregonus albula morpha vimba* – одной из форм европейской ряпушки *C. albula*, в естественных условиях обитающей в Ладожском озере [Вотинов, 1972; Атлас..., 2003а]. К началу XXI в. рипус в Бухтарминском водохранилище натурализовался и играет заметную роль в формировании рыбопродукции этого водоема [Куликов, 2007].

В 1969–1979 гг. в водохранилище ежегодно небольшими партиями завозилась молодь радужной форели, имевшей массу тела 130–1200 мг. Всего за этот период в водоем выпущено свыше 2 млн экз. форели, но случаи поимки подросшей молоди этой рыбы не отмечены [Исмуханов, 1980]. В 1966 г. в водохранилище было выпущено 2 тыс. половозрелых особей балхашской маринки Schizothorax argentatus Kessler, которая в новых условиях не прижилась. Возможно, это связано с малым количеством посадочного материала и, как полагает В. И. Ерещенко [1972а], полным отсутствием среди выпускаемых особей самцов.

В период с 1968 по 1985 г. в водохранилище выпущено 1,8 млн личинок и 32,5 млн сеголетков белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), с 1972 по 1974 г. – 7,1 млн сеголетков белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844). Средняя масса сеголетков амура была 8–19 г, толстолобика – 4–18 г. В последующем отмечено только несколько случаев поимки в водохранилище этих рыб. Вместе с белым амуром в водохранилище случайно завезен амурский чебачок, адаптация которого к новым условиям прошла успешно [Батраева, 1970; Исмуханов, 1980; Малиновская, Тэн, 1983; Куликов, 2007]. По мнению Е. В. Куликова [2007], Бухтарминское водохранилище было использовано в качестве «испытательного полигона» по интродукции и акклиматизации большого числа разных видов рыб. При этом, как правило, вселение велось без учета особенностей экологии вселенцев и специфики комплекса абиотических условий в водоеме.

В настоящее время в Бухтарминском водохранилище обитает 23 вида рыб (см. приложение). Из состава ихтиофауны этого водоема полностью выпали осетр, стерлядь и нельма. Минога, таймень, хариус, сибирский пескарь и голец-усач встречаются преимущественно в притоках. Из вселенцев наиболее распространенным и самым многочисленным видом является лещ. Облик промысловой ихтиофауны горной и горно-долинной частей водохранилища формируют лещ, плотва, окунь и рипус. В примыкающей к озерному участку переходной озерно-речной зоне фоновыми являются лещ, судак, плотва, щука, язь; рипус заходит сюда только поздней осенью, с понижением температуры воды. В озерной части в составе промысловой ихтиофауны доминируют лещ и судак, рипус здесь не встречается [Куликов, 2007].

Организованная добыча рыбы в оз. Зайсан существует с 1930-х годов. До 1940 г. в статистике вылова рыб в озере фигурировал «зайсанский» осетр (в среднем в количестве 700 ц ежегодно), до 1956 г. – нельма. В период с 1953

Таблица 2 Ежегодный вылов рыб в оз. Зайсан в 1953-1955 гг.

Вид рыб
ц %
Нельма 28 0,0-
Щука 9500 16,
Плотва 30 600 53,
Сазан 4800 8,5
Язь 1600 2,9
Налим 38 0,00
Карась 228 0,4
Линь 228 0,4
Окунь 9000 15,
Ерш 983 1,7
Итого 57 000 100

Примечание. Таблица составлена по данным П. Ф. Мартехова [1959].

по 1955 г. среднегодовая добыча рыбы в этом водоеме составляла 57 тыс. ц, или 33 кг/га. В уловах преобладали три вида – плотва, щука и окунь (табл. 2). В заметном количестве вылавливались сазан и язь. Многочисленным в озере был ерш, но промыслом он использовался в небольшой степени. Эти же виды рыб составляли основу рыбного промысла и в Иртыше ниже озера [Мартехов, 1959; Куликов, 2007].

При проектировании Бухтарминского водохранилища в нем «Мосгидропроектом» и «Укргидропроектом» планировался вылов рыб в количестве до 275 тыс. ц ежегодно, при доминировании в добыче сазана (26,9%), леща (14,4), язя (1,0–10,9), щуки (9,4–16,1) и малоценных видов рыб – плотвы, окуня, ерша (18–21,6%). При этом предусматривалось строительство нерестово-выростного хозяйства для инкубации икры, подращивания личинок и ежегодного выпуска в водохранили-

ще сеголетков сазана (31 млн), леща (30 млн), нельмы (7 млн) и осетровых (3 тыс. экз.). По прогнозной оценке Алтайского отделения КазНИИРХ, оптимальный вылов рыб в водохранилище с учетом вселенцев (пеляди, муксуна, сазана, леща и судака) возможен в пределах 150–170 тыс. ц в год при основной доле в уловах сазана (20 %), плотвы (20), щуки (11–12) и окуня (10–11%) [Ерещенко, 1969б].

Реальный вылов рыб в водохранилище отражен в табл. 3. Судя по приведенным данным, в период с 1960 по 1966 г., т. е. в течение почти всех лет наполнения водохранилища, в промысловых уловах преобладали плотва, щука и окунь, за ними по величине вылова следовали остальные представители карповых. Не фигурируют в статистике вылова этих лет лещ и судак. В последующие годы в уловах снижалась абсолютная и относительная доля щуки (табл. 4), отражая постепенное сокращение ее численности в водохранилище [Солонинова, 1973, 1974, 1976а, б]. Напротив, численность леща в водохранилище росла, и с 1975 г. он вышел по величине вылова на первое место. В заметном количестве с 1967 г. стал вылавливаться в водохранилище сазан. С 1973 г. фигурирует в статистике вылова судак, уловы которого в последующие годы были довольно высокими. Из рыб-аборигенов в течение всех лет в промысловых уловах доминируют плотва и окунь. Судя по статистике вылова, сравнительно многочислен все годы в водохранилище налим. До 1976 г. включительно добыча рыб-аборигенов снижалась, рыб-вселенцев (особенно леща и судака) – увеличивалась. Если в первые годы существования водохранилища доля вселенцев (сазан) в общем годовом улове рыб составляла 3 %, то к 1975 г. вселенцы составляли половину уловов, а с 1980 г. – более 90 % [Куликов, 2007].

Таблица 3 Уловы рыб (т) в Бухтарминском водохранилище

Вид рыб	Годы												
	1960– 1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975			
Щука	941	1190	1943	1508	1236	993	867	729	720	713			
Плотва	1510	1195	2340	264	3818	4661	5161	4673	4090	4083			
аєR	151	59	35	7,7	11	2	3	3	10	2			
Линь	43	581	295	524	347	148	129	100	94	45			
Лещ	_	140	292	320	629	870	1010	2022	2923	4369			
Караси	108	381	369	298	168	112	96	88	94	129			
Сазан	65	530	233	254	403	310	264	168	180	300			
Налим	22	9	29	18	18	11	31	60	60	45			
Судак	_	_	_	-	_	6	45	213	8229	1285			
Окунь	1490	2112	1669	1811	2311	2467	2766	2971	2698	1630			
Прочие	_	_	_	-	_	_	-	_	_	-			
Всего	4332	6196	7283	7392	8941	9571	10 372	11 030	11 692	12 662			

Окончание табл. 3

Вид рыб	Годы											
	1976	1977	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987		
Щука	317	80	-	-	-	-	_	_	0,1	34		
Плотва	3462	1519	324	257	125	126	139	136	77	56		
аєR	1	1	_	_	_	_	_	_	1	8		
Линь	36	5	_	_	_	_	_	_	11*	45*		
Лещ	5814	4717	6710	6876	5660	4792	4578	5400	5377	4986		
Караси	5	5	_	_	_	_	_	_	_	-		
Сазан	116	112	_	_	_	_	_	_	_	_		
Налим	38	30	_	_	_	_	_	_	_	_		
Судак	1112	1134	994	621	799	632	556	501	760	854		
Окунь	1298	1071	_	_	_	_	_	_	9	49		
Прочие	_	_	495	199	74	39	58	32	_	1		
Всего	12 199	8674	8523	7953	6658	5588	5341	6069	6247	6042		

Примечание. Данные за 1960–1966 гг. – в среднем за год в этот период. В 1986 и 1987 гг. линь учитывался вместе с карасем. Таблица составлена по данным Х. К. Исмуханова [1980], А. И. Исаева и Е. И. Карповой [1989].

Dryson	Годы											
Вылов	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973
Общий вылов рыб, тыс. ц	37	47	51	54	46	62	73	68	84	72	101	110
Вылов щуки, тыс. ц	8,5	8,0	9,5	9,0	7,0	12,0	20,0	15,0	12,0	8,3	8,3	7,0
Вылов щуки, %	23,0	17,0	19,0	17,0	15,0	19,0	27,0	22,0	15,0	12,0	8,0	6,4

Примечание. Таблица составлена по данным Л. Н. Солониновой [1974].

Снижение уровня воды и сокращение площади водохранилища в 1974—1976 гг. привели к ухудшению условий размножения рыб и резкому снижению эффективности воспроизводства рыбных запасов. Численность молоди сократилась почти в 10 раз. Так, если в 1973 г. плотность сеголетков плотвы и леща на 100 м² составляла соответственно 276 и 42 экз., то в 1974 г. она снизилась до 13 и 4 экз., а в 1976—1977 гг. — до 33—37 и 2,8—7,5 экз. соответственно. Но численность молоди судака, напротив, возросла с 0,2 экз. в 1973 г. до 1 экз. в 1977 г. Сеголетки щуки, сазана, карася и линя в эти годы в контрольных уловах почти отсутствовали [Исмуханов, 1980]. С 1977 г. общий вылов рыб в водохранилище снизился на 35 250 ц. В 2005 г., с января по сентябрь включительно, в водохранилище добыто 56 810 ц рыбы всех видов.

Нельма в Верхнем Иртыше никогда не была многочисленной. В предвоенные годы в оз. Зайсан добывалось от 120 до 380, в среднем около 170 ц нельмы в год [Смирнова, 1945]. Затем добыча ее несколько возросла, достигнув в 1950–1954 гг. в среднем 312 ц, но в последующие годы численность нельмы в озере упала, и в 1957 г. ее промысел был запрещен [Ерещенко, 1970]. Почти прекратился скат нельмы с нерестилищ, находящихся в Черном Иртыше на территории КНР. В итоге численность нельмы в Бухтарминском водохранилище была сведена до минимума, и ее промысловый лов в этом водоеме был прекращен. Попытки разведения нельмы в Бухтарминском рыбоводно-выростном хозяйстве, с выпуском молоди в водохранилище, положительных результатов не дали [Злоказов, 1972]. По данным Е. В. Куликова [2007], с 1980 г. в Черном Иртыше (в пределах Республики Казахстан) не зафиксирован вылов ни единого экземпляра нельмы. По мнению этого автора, популяцию зайсан-черноиртышской туводной нельмы следует считать исчезнувшей. В настоящее время нельма включена в Красную книгу Казахстана по второй категории: численность популяция нельмы быстро сокращается.

Важную роль в формировании численности стад промысловых рыб в Бухтарминском водохранилище играл избирательный характер промысла. Так, до 1970 г. плотва и окунь вылавливались в ограниченном количестве. С внедрением с начала 1970-х годов тралового лова их добыча резко возросла, в результате чего, а также в связи с указанным выше ухудшением воспроизводства уловы плотвы и окуня сократились с 76,7 % в 1972 г. до 29,8 % в 1977 г. Промысловые запасы щуки упали к 1977 г. до самой низкой величины (0,9 % от общей добычи рыб). В еще меньшем количестве стали добывать линя и карасей. Доля особей леща ниже научно обоснованной длины тела составляла в середине 1970-х годов от 33,5 до 65,2 %, доля неполовозрелого судака — от 65,4 до 82 %. До 1977 г. прилов охраняемых видов рыб в запретный период составлял: леща 7,3—11,0 %, сазана 11,3—42,6 % от суммарного годового вылова всех рыб [Исмуханов, Прусевич, 1974; Солонинова, 1976а, 1978, 1979; Исмуханов, 1980].

Селективный лов рыбы имел место в Бухтарминском водохранилище и в связи с применением с начала 1970-х годов таких высокоэффективных орудий лова, как ставные мелкоячеистые невода. Поскольку ставные невода устанавливались на небольших глубинах в прибрежной зоне, этим способом в

Таблица 5 Рыбопродуктивность Бухтарминского водохранилища

Парамотр				Год	ζЫ				
Параметр	1960–1966	1967–1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
Вылов рыб, тыс. ц	43	74	96	104	110	116	127	121	87
S, тыс. га	333,5	447,0	498,0	498	485	448	391	365	367
РбПр, кг/га	12,9	16,4	19,3	20,8	22,7	26,0	32,3	33,4	23,6

 $\overline{\Pi p u m e v a n u e}$. Данные за 1960–1966 и 1967–1970 гг. – в среднем за год этих периодов; S – среднегодовая площадь водохранилища; Рб Πp – рыбопродуктивность. Таблица составлена по данным К. Х. Исмуханова [1980].

наибольшем количестве добывались те виды рыб, места нагула и нереста которых связаны с прибрежным мелководьем: щука, плотва, сазан, линь и караси [Куликов, 2007]. Доля судака в неводных уловах уменьшилась до 8–11 % в 1983–1985 гг. по сравнению с его долей в 13–16 % в сетных уловах в 1977–1979 гг. [Куликов, 1986].

В настоящее время в Бухтарминском водохранилище обитает 23 вида рыб, в том числе 18 аборигенов и пять вселенцев [Кириченко, Жаркенов, 2005]. Основу промысла составляют лещ, судак, щука, окунь, плотва и рипус. Из промысловых рыб к немногочисленным относятся язь, караси, линь, единично в уловах присутствуют сазан, налим, пелядь, таймень.

Данные по рыбопродуктивности Бухтарминского водохранилища (табл. 5) свидетельствуют о том, что этот важный показатель функционирования водных экосистем в период с начала образования водохранилища и до 1973 г. увеличивался за счет роста добычи рыбы, с 1974 по 1976 г. – роста добычи и сокращения площади водоема; в 1977 г. рыбопродуктивность снизилась в связи с резким снижением вылова рыб.

Количество основных промысловых рыб, выловленных в водохранилище разными орудиями в процессе контрольного лова в 2004 г., приведено в табл. 6.

Таблица 6 Результаты контрольного лова основных промысловых рыб в Бухтарминском водохранилище в 2004 г.

]	Виды ры	б и вели	ичина из	х вылов	а, в экз.			
Орудие лова	Лещ	Судак	Плотва	Окунь	Щука	Линь	аєR	Сазан	Рипус	Всего
Сети ставные	2133	391	824	355	188	26	131	4	221	4473
Невод 50 м	2970	139	750	167	3	_	38	_	_	4067
Невод 600 м	159 332	2065	28	2342	545	2	_	_	1363	165 677

Примечание. Таблица составлена по данным О. И. Кириченко и Д. К. Жаркенова [2005].

Таблица 7 Вылов рыб в Бухтарминском водохранилище в период с 1996 по 2007 г.

Вылов												
тыс. ц												
кг/га	12,0	12,8	10,2	14,5	16,4	12,8	16,2	15,0	14,0	16,0	14,7	14,2

Примечание. Вылов в кг/га — исходя из площади водохранилища при НПУ. Таблица составлена по данным АФ РПЦ «НПЦ рыбного хозяйства» Республики Казахстан.

Вылов рыб в Бухтарминском водохранилище и показатели промысловой рыбопродуктивности водоема в период с 1996 по 2007 г. отражены в табл. 7.

2.3. Усть-Каменогорское водохранилище

Ихтиоценоз Усть-Каменогорского водохранилища в первые годы существования этого водоема включал сибирскую миногу и 21 вид рыб, обитавших до образования водохранилища в Иртыше и его придаточных водоемах. Выделение в статусе вида зайсанского гольяна *Phoxinus sedelnicowi* Вегд и отнесение подкаменщика из верховьев Иртыша, включая водохранилища, к виду обыкновенный подкаменщик *Cottus gobio* [Чабан, 1959, 1965а], по современным воззрениям [Рыбы..., 1987; Атлас..., 2003б], неправомерно.

Из оз. Зайсан в Усть-Каменогорское водохранилище проник сазан, в 1955–1956 гг. из оз. Убинского завезен лещ, в 1958 г. вселен аральский судак [Чабан, 1959, 1965а]. Но к концу 1960-х годов из состава ихтиофауны водохранилища полностью выпали шесть видов: стерлядь, нельма, линь, золотой и серебряный караси, сазан, крайне редко стал встречаться осетр, на грани исчезновения находились язь и щука. В последующие годы из Бухтарминского водохранилища в Усть-Каменогорское попали пелядь, белый амур и амурский чебачок, из которых только последний вид прижился здесь, но немногочислен. Неудачной оказалась попытка вселить в 1959 г. в водохранилище рипуса. Личинки рипуса были выпущены в залив, отчлененный от основного плеса фильтрующей железнодорожной насыпью, в котором предварительно уничтожили серией взрывов рыб-аборигенов. Однако в последующем мальки рипуса были частично съедены выжившим в заливе окунем, а частично пытались проникнуть в водохранилище в щели среди камней в насыпи и также погибли [Ерещенко, Тютеньков, 1968]. Нет в публикациях информации о присутствии рипуса в этом водохранилище и в настоящее время, хотя из Бухтарминского водохранилища, в котором этот вселенец довольно хорошо адаптировался, он должен был попасть и в Усть-Каменогорское. Ленок, таймень и хариус держатся в небольшом числе на нижних участках притоков Усть-Каменогорского водохранилища [Ерещенко, 1972а, б]. В итоге в настоящее время в этом водоеме обитает сибирская минога и 22 вида рыб, в том числе четыре вселенца (см. приложение).

Основная причина указанных изменений в ихтиоценозе Усть-Каменогорского водохранилища – существенное изменение условий воспроизвод-

ства большинства видов рыб. С перекрытием Иртыша плотиной Бухтарминской ГЭС резко ухудшились и без того неблагоприятные условия размножения рыб-фитофилов: до минимума сократилась мелководная зарослевая зона и снизилась температура воды. Так, оптимальная для нереста сазана, карасей и линя температура воды в 16–20 °С снизилась до 12 °С. Существенно ухудшились условия размножения и нагула псаммофилов – стерляди и осетра. Недельные и суточные колебания воды приводили к обсыханию отложенной на нерестилищах икры [Ерещенко, 1972а, б].

Судя по данным статистики промыслового лова (табл. 8), в первое десятилетие существования Усть-Каменогорского водохранилища наиболее многочисленными в нем из промысловых рыб были плотва, окунь и ерш. В 1956 г. в уловах была заметной доля щуки, ельца и язя, но в последующие годы их доля в добыче заметно снизилась. Увеличение в уловах 1959 и 1962 гг. удельного веса осетра связано с интенсификацией его вылова. В эти же годы в статистике вылова начинают фигурировать

Таблица 8 Удельный вес рыб Усть-Каменогорского водохранилища в промысловых уловах, %

1		,	. , , ,
Вид		Годы	
рыб	1956	1959	1962
Осетр	0,4	5,2	3,6
Таймень	0,1	0,1	0,1
Нельма	0,1	–	_
Хариус	_	0,2	0,8
Щука	7,0	1,1	0,4
Лещ∗	_	0,4	2,1
Сазан*	_	0,1	0,1
Плотва	38,3	44,1	38,3
Елец	8,2	0,9	2,1
Азь	2,3	1,7	1,2
Линь	0,5	0,1	_
Караси	0,5	0,1	_
Окунь	14,4	12,5	5,1
Ерш	28,0	31,4	40,1
Судак*	_	–	1,9
Налим	0,2	2,1	4,2

Примечание. * – рыбы-вселенцы. Таблица составлена по данным А. П. Чабан [19656].

вселенцы – лещ, сазан и судак, не достигая, однако, заметных абсолютных величин. Возросла в водохранилище добыча налима. В целом рыбопродуктивность водохранилища снизилась с $20\,\mathrm{kr/ra}$ в $1959\,\mathrm{r.}$ до $10\,\mathrm{kr/ra}$ в $1963\,\mathrm{r.}$ [Чабан, 19656, 1966].

2.4. Шульбинское водохранилище

Сведения о рыбах Шульбинского водохранилища крайне скудны. Видовой состав ихтиофауны этого водоема отражен в таблице приложения. Однако у автора нет полной уверенности в том, что в водохранилище не обитает, хотя бы в небольшом числе, язь, который, во-первых, присутствует в вышележащих водохранилищах, и, во-вторых, условия жизни для которого в верхней части Шульбинского водохранилища подходящие. Хариус должен обитать в притоках водохранилища, по крайней мере в некоторых из них, являющихся реками горного и полугорного типа. В 2005 г. в водохранилище выпущено 222 тыс. сеголетков сазана.

Основные черты экологии рыб Шульбинского водохранилища, по всей вероятности, близки к таковым этих видов рыб в озерно-речной части Бухтарминского водохранилища. В промысловых уловах в Шульбинском водохранилище доминирует плотва, за которой следуют окунь, лещ, судак. Добы-

Таблица 9 Лимиты вылова рыб (ц) в иртышских водохранилищах на 2006 г.

	Вод	дохранили	ще
Вид рыб	Бухтар-	Усть- Камено- горское	Шульбин- ское
Лещ	59 540	120	1064
Судак	10 150	_	412
Плотва	680	0,74	837
Окунь	1100	35	612
Щука	1110	_	30
аєR	350	_	_
Карась	_	_	25
Рипус	830	10	_
Итого	73 760	166	2980

ча рыбы в водохранилище ведется во все сезоны года. Наиболее высокие уловы ставными сетями наблюдаются в средней части водохранилища — от 1 до 2,6 кг/сеть/сут. Неводной лов наиболее результативен в нижней части водохранилища и составляет в среднем 40—48 кг за одно притонение (с колебаниями от 1 до 150 кг). В период с 1996 по 2007 г. в водохранилище ежегодно добывалось от 900 до 3600, в среднем 2263 ц рыбы. В расчете на гектар площади водоема при НПУ годовой улов при этой величине вылова составит 6,1 кг.

Об уровне рыбопромысловой продуктивности рассмотренных иртышских водохранилищ в последние годы

можно судить по определенным постановлением правительства Республики Казахстан лимитам вылова рыб в этих водоемах на 2006 г. (табл. 9).

2.5. Новосибирское водохранилище

До образования Новосибирского водохранилища на этом участке Оби, включая придаточные водоемы, обитала сибирская минога и 22 вида рыб. Из них осетр и нельма были представлены полупроходными экологическими формами, мигрирующими из Обской губы в верховья реки на нерест, остальные виды – туводными экологическими формами, не совершающими в течение жизни протяженных миграций. С перекрытием реки плотиной Новосибирской ГЭС в верховьях Оби оказалось около 40 % нерестовых площадей осетра и около 70 % – нельмы. В 1957–1959 гг. под плотиной ГЭС наблюдались массовые скопления осетра и нельмы, поднимавшихся из низовий Оби на нерест. Здесь же концентрировались и местные виды рыб. Осетр, стерлядь и таймень подходили к плотине в мае–июне (нерестовый ход), язь – в июне–июле, щука – в июле–сентябре, налим – в сентябре–ноябре, нельма – в октябре—ноябре (нерестовый ход). В заводях под плотиной отмечались высокие концентрации плотвы, ельца, карася и линя, в том числе выносимых из водохранилища [Петкевич, 1961а, б; Сецко, 1972, 1976а, б; Феоктистов, 1976а].

Весной 1958 г. нерестовые скопления туводных рыб в наполняющемся водохранилище наблюдались в мелководных заливах устьевых участков притоков, покрытых луговой и кустарниковой растительностью. Непрерывный подъем воды в июле и устойчивый уровень в течение лета благоприятствовали нересту и росту рыб. В сравнении с речным периодом, рост и упитанность рыб-аборигенов в первые годы в водохранилище заметно улучшились, зараженность рыб паразитами снизилась с 84,9 до 69,5 %. Но степень инвазии рыб ленточными червями, нематодами и паразитами из ракообразных несколько возросла [Петкевич, 19616; Скрипченко, 1963–1965; Соусь, 1988].

По мере того как в водохранилище складывались новые условия, в нем шел процесс перераспределения рыб по зонам обитания. Типичные реофилы (осетр, стерлядь, таймень, нельма, елец, гольян, сибирский голец, сибирская щиповка, ерш, сибирский подкаменщик) переместились в основной своей массе в верхний участок водоема. Лимнофилы, прежде всего плотва и лещ, а также хищники (судак, окунь, щука и налим) освоили практически всю акваторию водохранилища [Бабуева, 1972; Сецко, 1972, 1997; Феоктистов, 1976а, б].

В настоящее время в Новосибирском водохранилище обитает сибирская минога и 26 видов рыб (см. приложение). Из семи видов рыб (сазан, пелядь, европейская ряпушка, судак, белый амур, толстолобик, лещ), вселявшихся в водохранилище в первые годы его существования, только сазан, лещ и судак акклиматизировались в нем, но лишь судак и особенно лещ стали сравнительно многочисленными. Пелядь изредка встречается в уловах, но факт ее размножения в водохранилище не установлен. Из непромысловых видов случайным вселенцем, хорошо приспособившимся к условиям жизни в водохранилище, является верховка [Бабуева и др., 1982; Котов, Визер, 2000; Битюков, Петрик, 2000; Попов и др., 2000; Бабуева, 2005; Попов, 2008].

В р. Оби в пределах Новосибирской области и Алтайского края в 1950-е годы предприятиями гослова ежегодно вылавливалось в среднем 15 000 ц рыбы, в том числе в районе будущего водохранилища – около 2000 ц. Доля плотвы составляла 1100 ц (55 %), серебряного и золотого карасей – 400 ц (19 %), щуки – 300 ц (15 %), окуня – 200 ц (8 %), язя – 50 ц (2,5 %), осетра, стерляди, нельмы и тайменя вместе взятых – 3 ц (0,13 %) [Лузанская, 1970; Петкевич и др., 1973; Сецко, 1976б, 1997; Новоселов, 1986а, б; Злоказов и др., 1990; Трифонова, 1998].

В водохранилище на первом этапе формирования его ихтиоценоза доминирующими видами в промысловых уловах были рыбы-фитофилы: плотва, щука и окунь. В 1959 г. наибольшую долю в уловах занимал окунь (43,8 % от суммарного вылова рыб), в 1960 и 1961 гг. – щука (53,1 и 37,3 %), в 1962– 1964 гг. – плотва (40,5, 38,0 и 53,8 %) [Петкевич, 1961б]. В последующие годы основу промыслового и любительского лова составляли наиболее многочисленные в водохранилище лещ и плотва, на долю которых в период с 1966 по 1974 г. включительно приходилось от 84 до 92, в среднем 89 % уловов. Причем, если в 1966 и 1967 гг. в уловах доминировала плотва (70–73%), то с 1968 и все последующие годы – неизменно лещ. Из других видов рыб заметный удельный вес в уловах в эти годы занимала щука (2,5–11 %), налим (1,0–2,9 %), окунь (0,1-2,5%) и язь (0,1-2,1%). Стерлядь, осетр, таймень и нельма уже в этот период добывались в водохранилище в небольшом числе и преимущественно в пределах верхнего участка. В период с 1975 по 1996 г. включительно основу промысла в водохранилище составляли лещ (84,5 %) и судак (11,2%), затем следовали плотва (2,5%), язь (1,0%) и налим (0,7%). Доля окуня в уловах не превышала 0,4 %, щука из статистики уловов выпала. Указанное распределение рыб по удельному весу в уловах близко к удельному весу этих видов рыб по их абсолютной численности в водохранилище [Благовидова и др., 1977; Сецко, 1976б, 1986, 1997].

Более подробно остановимся на динамике вылова в водохранилище щуки, окуня и судака. Щука в Оби на участке водохранилища была обычным (фоновым) видом рыб, с наибольшей концентрацией в придаточных водоемах [Иоганзен, 1948а, 1953; Ефимова, 1949; Никонов, 1965; Гундризер и др., 1984]. В 1958 г., в период заполнения водохранилища, в нем было выловлено 11 ц щуки. В первые 10 лет существования водоема численность этого хищника резко возросла, с минимумом добычи (только гословом) в 1959 г. – 112,6 ц (27,8 %), максимумом в 1964 г. – 728 ц (37 %), в среднем за этот период – 368 ц (23 %) в год. В последующем имело место вначале относительно медленное, затем ускоряющееся снижение численности щуки в водохранилище: в 1971 г. было выловлено 65 ц, в 1985 г. – 21, в 1995 г. – 2 ц [Губин, 1986; Сецко, 19766, 1986, 1997].

Окунь в Оби на участке Новосибирского водохранилища также был обычным видом рыб. В 1958 г. в наполняемом водохранилище улов окуня составил 4,5 ц (11,7 %), но уже в 1959 г. он вырос до 176,6 ц (43,8 %). В период с 1959 по 1969 г. включительно добыча окуня в водохранилище была сравнительно высокой – в среднем 95 ц (8,7 %) в год. Затем численность этой рыбы в водоеме стала заметно снижаться в связи с изменением условий жизни окуня и обострения конкуренции его в питании с судаком, что особенно заметно, судя по статистике уловов, с 1970 г. В период с 1970 по 1996 г. ежегодно вылавливалось от 10 (1989, 1990 гг.) до 48 (1973 г.), в среднем около 20 ц окуня. В 2006 г. было добыто 89 ц этого вида рыб [Сецко, 1976б, 1986, 1997; Попов, 2008].

Судак в Новосибирское водохранилище был вселен в 1959—1964 гг. и успешно в нем прижился. Сбор икры судака и первичную инкубацию ее проводили на разных водоемах европейской части России. В общей сложности за указанный период в водохранилище выпущено 30 930 личинок судака [Иоганзен, Петкевич, 1968; Феоктистов, 1970]. К настоящему времени судак не только успешно акклиматизировался в Новосибирском водохранилище, но и расселился по всей Оби — от Бии и нижнего течения Катуни до Обской и Тазовской губ включительно [Феоктистов, 1970; Соловов, 1971; Анчутин, 1976; Стариков, Замятин, 1981; Трифонова, Новоселов, 1996; Экология..., 2006]. Не отмечен судак в реках Ямала [Богданов и др., 2000].

Численность судака в Новосибирском водохранилище увеличивалась медленнее, чем численность леща. Только в 1967 г., когда было выловлено 3 ц судака, он начал учитываться статистикой. В 1968 г. было добыто 67 ц (1,8 % суммарного вылова рыб всех видов) этого хищника, в 1972 г. величина улова достигла 132 (3,5 %), в 1973 г. – 258 ц (4,9 %). В последующие годы шло нарастание численности судака и в водохранилище, и в уловах. В период с 1975 по 1984 г. включительно ежегодно вылавливалось в среднем 781 (12 %), с 1985 по 1992 г. – 1171 (12 %), с 1993 по 1996 гг. – 678 ц (7 %) судака. Максимальных значений уловы этого вида достигали в 1989 и 1990 гг. – 2336 и 2331 ц соответственно. В 2001 г. было добыто 293 ц, в 2002 г. – 272, в 2003 г. – 430, в 2005 г. – 401 ц судака. Основная причина неуклонного снижения численности судака в водохранилище – его чрезмерный вылов во все сезоны года [Феоктистов, 1970, 1973а, б, 1976а, б; Сецко, 1986, 1997; Котов, Визер, 2000; Ростовцев и др., 2002; Терещенко и др., 2004; Селезнева, Трифонова, 2005, 2007].

В целом в Новосибирском водохранилище добыча всех промысловых видов рыб в первые десять лет (1958—1967 гг.) его существования составляла в среднем 2239 ц в год, во вторые десять лет (1968—1977) — 4071, в третьи десять лет (1978—1987) — 6965, в период с 1988 по 1996 г. — 10 150 ц в год. В 2001 г. вылов рыб равнялся 9090 ц, в том числе леща — 8338 и судака — 293 ц, в 2002 г. — 7613, 7038 и 272 ц, в 2003 г. — 7340, 6799 и 296, в 2004 г. — 6780, 5596 и 430, в 2005 г. — 6250, 5089 и 401, в 2006 г. — 7760, 6866 и 506, в 2007 г. — 4600, 3959 и 286, в 2008 г. — 7060, 6200 и 529 ц соответственно. Вылов других видов рыб в водохранилище в 2002—2008 гг. составил в среднем: плотвы — 44 ц, язя — 135, карася серебряного — 36, окуня — 38, щуки — 15, налима — 63 ц в год [Сецко, 1976б, 1986, 1997; Котов, Визер, 2000; Селезнева, Трифонова, 2007].

В р. Оби на приплотинном участке в период с 1960 по 1974 г. включительно годовой вылов всех видов рыб колебался в пределах от 430 (в 1974 г.) до 3375 ц (в 1962 г.). До 1967 г. включительно в уловах доминировали язь, плотва, окунь, щука, налим. Из ценных видов рыб вылавливались осетр (2-27 ц в год), стерлядь (1–43 ц), нельма (0,6–12 ц). С 1963 г. заметный удельный вес в уловах стал составлять лещ – 75–997, в среднем 363 ц в год, и судак – 1–53, в среднем 22,8 ц в год. В период с 1990 по 1995 г. включительно на рассматриваемом участке вылавливалось ежегодно в среднем 1379 ц рыбы. Основная доля уловов приходилась на леща (в среднем 72,4%), существенно меньшая – на судака (6,2%), окуня (4,8%) и язя (4,2%). Заметный процент в уловах этих лет составляла молодь всех названных видов рыб и налима: например, в 1994 г. -23 %, в 1995 г. -20.3 % [Конева, 1969; Сецко, 1976в; Еньшина, 1984, 1997]. В период с 1996 по 2003 г. промысловая добыча рыб на приплотинном участке колебалась от 500 до 2780, в среднем составив 1600 ц в год. Почти 100 % этой величины вылова составлял лещ. Вылов рыбы на этом участке Оби рыбаками-любителями, который осуществляется по платным лицензиям под контролем органов рыбоохраны, в 2003 г. равнялся 440 ц [Еньшина, Клюня, 2006].

Одним из факторов, влияющих на величину вылова рыб в Новосибирском водохранилище и состояние его ихтиоценоза, является вынос рыбы через гидроагрегаты и шандоры ГЭС в р. Обь, особенно в периоды весеннелетних паводков. При этом большой процент особей гибнет или травмируется. Так, вынос из водохранилища большого числа особей рыб разных видов, особенно судака, отмечался в 1988–1990 гг. При падении уровня воды в декабре 1994 – январе 1995 гг., на обсохшей километровой береговой полосе реки под плотиной насчитывалось до 200 экз. молоди судака [Еньшина, 1984, 1997]. Исследования, проведенные сотрудниками ЗапСибНИИ водных биоресурсов и аквакультуры в 2003 г., показали, что из водохранилища в водоприемные колодцы ГЭС и далее через турбинный тракт и турбины выносится и молодь, и взрослые особи всех основных промысловых видов рыб водохранилища: судака, леща, плотвы, язя и окуня. В период с 28 мая по 18 июня 2003 г. из водохранилища в нижний бьеф было вынесено 45,8 млн личинок судака и 23 млн личинок леща, из которых от 68 до 85 % в ловушках были мертвыми. Взрослых рыб (молоди и половозрелых) за период с июня по сентябрь этого года скатилось: леща 1,5 тыс., судака 36,6 тыс., налима 15,4 тыс., окуня 1,3 тыс., язя 0,2 тыс. особей, что при пересчете на среднюю массу тела этих рыб составило 8,0; 293; 124; 3,0 и 1,0 ц соответственно. При этом годовой улов судака в водохранилище в 2003 г. равнялся 295,6 ц, леща -6799 ц, налима -106 ц, что свидетельствует о значительных масштабах рассматриваемого явления [Еньшина, Клюня, 2006].

Следует отметить, что вынос рыб в нижний бьеф – широко распространенное явление во всех крупных водохранилищах, о чем можно судить по целому ряду публикаций, посвященных этому вопросу [Павлов и др., 1994, 2000а, б; Костин и др., 2002]. О некоторых результатах изучения этого вопроса в Красноярском водохранилище см. ниже.

В настоящее время, судя по наблюдениям ихтиологической службы «Верхнеобърыбвода», преобладающая (по численности и биомассе) часть уловов на приплотинном участке Оби состоит из рыб, поднимающихся сюда с нижележащих по течению реки участков. При этом в течение года наблюдается три крупных волны подхода рыб: весной (март-май), летом (июль) и осенью (октябрь). Весной среди пришедшей рыбы преобладают язь, лещ, летом – окунь, судак, осенью – лещ.

В первые годы существования водохранилища в нем наблюдалась гибель небольшого числа рыб разных видов во время зимних, а также летних (в период активного развития водорослей) заморов [Соусь, 1988]. Практически ежегодно в водохранилище (и р. Оби в черте г. Новосибирска и ниже по течению) отмечается массовая гибель леща всех размерно-возрастных групп в результате инвазии плероцеркоидами Liqula intestinalis и Digramma interrupta [Титова, 1965; Соусь, 1988; Соусь, Литвина, 2008]. У зараженных особей рыб существенно подавлено развитие репродуктивной и иммунной систем [Попова, Попов, 2000]. Метацеркарии Opisthorchis felineus в 1975 г. были найдены у 26,6 % особей язя, но в 1986 г. не обнаружены [Соусь, 1988]. В 1995 г. у язя из р. Оби на приплотинном участке O. felineus обнаружен с экстенсивностью заражения 43 % и интенсивностью заражения 63 экземпляра [Гафина, 1996]. Т. Э. Гафиной [1996] у леща, язя, судака и окуня, выловленных в 1995 г. на этом участке реки, методом неполного паразитологического анализа выявлено в общей сложности 19 видов гельминтов, в том числе моногеней – 6, цестод – 2, трематод – 9, нематод – 2 вида.

2.6. Саяно-Шушенское водохранилище

В Саяно-Шушенском водохранилище формирование ихтиофауны определялось его глубоководностью, невысокой степенью проточности и существенными колебаниями в течение года уровня воды. До заполнения водохранилища ихтиофауна р. Енисей на этом участке была представлена 29 видами рыб [Подлесный, 1958; Вышегородцев, 2000]. В ихтиоценозе водохранилища в настоящее время зарегистрирована сибирская минога и 22 вида рыб, в том числе один вселенец (см. приложение). К условиям жизни в водохранилище не смогла приспособиться нельма. Смена реофильного комплекса на лимнофильный сопровождалась в Саяно-Шушенском водохранилище сокращением не только видового разнообразия, но и численности многих видов рыб. Виды-реофилы переместились в притоки и в водохранилище встречаются эпизодически. Вошел в состав ихтиофауны Саяно-Шу-

шенского водохранилища и случайно попавший в него из Красноярского водохранилища лещ [Евграфов, 2006].

На первом этапе формирования Саяно-Шушенского водохранилища (1979—1982 гг.) расширение зоны мелководий с залитой наземной растительностью привело к значительному увеличению нагульных и нерестовых площадей рыб, что способствовало резкому увеличению в водоеме численности плотвы, окуня, ерша и щуки. В уловах доля плотвы достигала 85 %. В последующие годы в результате разрушения залитой растительности и почв, значительных колебаний уровня воды и влияния других факторов, численность рыб-фитофилов несколько сократилась. Особенно негативно это повлияло на состояние популяции щуки, нерест которой в водохранилище проходил в первой декаде мая, когда воды половодья не успевали залить прибрежные участки ложа, покрытые отмершей растительностью. Уменьшилась в водохранилище численность и другого хищника — налима. Снижением пресса хищников и увеличением кормовой базы, особенно на мелководных участках, «воспользовались» и стали расти в численности окунь, плотва и лещ [Евграфов, 2005а, 2006].

Пространственное распределение рыб в Саянском водохранилище неравномерное и определяется как мозаичностью биотопов, так и особенностями экологии рыб. Наибольшее число видов рыб отмечено на участках впадения в водохранилище притоков, где выражены и речные и озерные условия обитания. Помимо доминирующих по численности плотвы, окуня и леща, здесь отмечаются елец, щука, ерш, карась, налим, реже – хариус, ленок, таймень. Однако, поскольку доля таких участков в общей площади водоема невелика, их роль в рыбопродуктивности водохранилища незначительна [Евграфов, 2005а, 2006].

Основную роль в ихтиопродуктивности Саяно-Шушенского водохранилища играет сравнительно мелководная и хорошо прогревающаяся прибрежная зона, составляющая при НПУ 11% площади водного зеркала водоема. Из промысловых рыб здесь преобладают плотва, лещ и окунь. Хищники в литорали малочисленны. На нижнем участке водохранилища наиболее массовым видом рыб в пелагиали является окунь, в прибрежной зоне — плотва, елец на этом участке малочислен. В настоящее время наиболее многочисленными видами рыб в Саяно-Шушенском водохранилище являются плотва, лещ и окунь, на долю которых приходится до 98% промысловых уловов. Доля других видов рыб (щуки, язя, серебряного карася, ерша и налима) не превышает в уловах 1%. К редким видам в водохранилище следует отнести стерлядь, ленка, тайменя, сига-пыжьяна, валька, тугуна и обыкновенного гольяна [Чупров, 1986; Евграфов, 2005а, 2006].

У большинства промысловых видов рыб Саяно-Шушенского водохранилища зарегистрированы инвазионные заболевания, вызываемые ленточными гельминтами из семейства Triaenophoridae. У щуки и хариуса паразитируют представители Nematoda. Высока интенсивность заражения некоторых рыб в этом водоеме и опасными для человека паразитами. Так, интенсивность заражения окуня плероцеркоидами широкого лентеца (Diphyllobothrium latum) достигает 62 % [Евграфов, 2005а, 2006].

2.7. Красноярское водохранилище

Формирование ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его заполнения (1967–1970 гг.) проходило за счет рыб, живших в Енисее и водоемах придаточной системы, которые вошли в зону затопления. При этом большая часть енисейских рыб обитала в речных водах (стерлядь, осетр, налим, таймень, сибирский голец, подкаменщики), и лишь некоторые из них (караси, линь, озерный гольян) населяли пойменные озера. Таймень, ленок и хариус поднимались весной из Енисея в притоки на нерест и нагул, а осенью возвращались обратно. Наиболее многочисленным промысловым видом рыб на этом участке реки был сибирский елец, вылов которого составлял около трети (до 400 ц) годового улова всех промысловых видов рыб. Неслучайно данный участок Енисея назывался ельцовым [Грезе, 1961].

Ихтиоценоз Красноярского водохранилища включает в настоящее время сибирскую миногу и 30 видов рыб (см. приложение) [Чупров и др., 2001; Вышегородцев, 2003; Задорин и др., 2004; Вышегородцев и др., 2005]. Уже в процессе заполнения этого водоема такие виды рыб, как валек, нельма, сиг-пыжьян, хариус, елец, гольян обыкновенный, гольян Чекановского, линь, пестроногий подкаменщик, каменная и песчаная широколобки, переместились в основной своей массе в притоки. Существенно сократилась в водохранилище численность ценных в промысловом отношении видов рыб – стерляди, ленка, тайменя, тугуна, которые сохранили свое присутствие лишь в зонах подпора и затопленных русел крупных притоков. Наибольшее распространение в водохранилище получили озерно-речные рыбы – щука, плотва, окунь, язь, серебряный карась, для которых сложились хорошие условия и для размножения, и для нагула [Ольшанская, 19756; Ольшанская и др., 1977].

На первом этапе существования Красноярского водохранилища в него были вселены байкальский омуль, пелядь, сибирская ряпушка (озерная форма), лещ и сазан. Из них омуль и пелядь заняли пелагиаль водохранилища: пелядь предпочитает глубины 10–20 м, омуль – более 20–30 м. Благоприятные условия нагула (в том числе за счет многочисленного Heterocope borealis) и отсутствие конкурентов на почве питания способствовали хорошему росту этих видов рыб в новых условиях. Однако полной натурализации омуля и пеляди в водохранилище не произошло в связи с неблагоприятными условиями их размножения. В последующие годы для поддержания численности популяций омуля и пеляди в водохранилище выпускалась их молодь. Но в итоге объемы учтенного ежегодного вылова омуля и пеляди не превышают 1,5 % от суммарной добычи всех промысловых видов рыб водоема. Лещ, сазан и случайный интродуцент – верховка – к условиям жизни в водохранилище адаптировались в полной мере и стали здесь многочисленными (кроме сазана). Единственный выпуск (в 1968 г.) в водохранилище личинок сибирской ряпушки положительных результатов не дал. Радужная форель, которая в водохранилище попала из рыбоводных садков, в естественных условиях встречается редко [Ольшанская, 1975в; Ольшанская и др., 1977; Вышегородцев, 2003; Долгих, Скопцов, 2005].

Особенно хорошие условия в первые годы существования Красноярского водохранилища сложились в нем для воспроизводства фитофильных рыб. Значительные площади нерестового субстрата (свежезалитая луговая и кустарниковая растительность) и благоприятные условия выживания и роста молоди (обильный корм и высокие температуры воды на мелководьях) обеспечили резкое увеличение численности плотвы, щуки, окуня, язя и некоторых других рыб, которые расселились по всей акватории водохранилища, создавая промысловые скопления в заливах и литоральной зоне плесовых участков. Так, если в Енисее до его зарегулирования на участке водохранилища вылавливалось немногим более 5 ц щуки, то в водохранилище в последний год его заполнения (1970) было добыто 510 ц этого хищника, что составило 57,5 % годового улова всех промысловых рыб. Рост численности леща в этот период шел медленно. В худшем положении оказались в водохранилище псаммо- и литофилы: пескарь, налим, пелядь, байкальский омуль, елец. Их численность была сравнительно невысокой [Ольшанская, 1975б; Ольшанская и др., 1977].

Второй, более продолжительный (1971–1990 гг.) этап формирования ихтиоценоза Красноярского водохранилища закончился после заполнения Саянского водохранилища, что обеспечило более стабильные условия размножения рыб в Красноярском водохранилище в результате уменьшения годовой амплитуды колебаний уровня воды – 11–12 м вместо 18 м в предыдущие годы. На этом этапе в Красноярском водохранилище снизилась интенсивность разложения затопленной органики, в связи с чем в воде и донных отложениях уменьшилось содержание биогенных соединений, произошел спад развития водорослей и беспозвоночных животных. Продолжавшееся поступление взвешенного вещества с речным стоком и абразия берегов явились причиной существенной перестройки грунтов ложа водоема. Продуктивные биотопы замещались свежими наносами песка и ила с малым содержанием в них органических веществ. В итоге условия нагула рыб существенно ухудшились, что привело к снижению их темпа роста и численности. Ухудшились на втором этапе и условия размножения рыб, чему способствовало отсутствие на большей части прибрежной зоны водохранилища макрофитов, наличие обширной прибойной зоны, недостаток мелководных участков, колебания уровня воды, промерзание значительной части литорали. Наиболее негативно такая ситуация отразилась на численности щуки, удельный вес которой в промысловых уловах резко сократился (до 0,25 % в 1974 г.). Однако, несмотря на ухудшение условий размножения и питания, в водоеме по-прежнему доминировали рыбы-фитофилы. Возрастала численность плотвы, окуня и особенно леща. Не выдержав конкуренции на почве питания с лещом, выпал из промысловых уловов ерш. Медленно росла численность серебряного карася и сазана при одновременном снижении или стабилизации на низком уровне численности ельца, язя и налима. В итоге ведущее место в промысле заняли плотва, окунь и лещ [Толмачев, Ольшанская, 1979; Толмачев, 1989; Вышегородцев, 2003; Вышегородцев и др., 2005].

Третий этап жизни Красноярского водохранилища – с 1991 г. по настоящее время – характеризуется стабилизацией колебаний уровня воды, увели-

чением площади мелководий, используемых рыбами в качестве нерестовых и нагульных угодий. Почти полностью исчезли из уловов виды-реофилы — елец и ерш. На уровне второго этапа стабилизировалась численность щуки и налима. В уловах доминируют окунь и лещ, за которыми следует плотва, численность которой резко снижалась в период с 1990 по 1995 г. Значительно повысилась добыча сазана и серебряного карася. Численность пеляди и омуля в промысловых уловах остается по-прежнему незначительной [Вышегородцев, 2003; Гольд и др., 2003; Вышегородцев и др., 2005; Долгих, Скопцов, 2005; Долгих, Кочергина, 2006].

Картина распределения рыб по акватории Красноярского водохранилище сложна и определяется как абиотическими, так и биотическими факторами. Абсолютное большинство видов рыб придерживается прибрежной, наиболее продуктивной зоны водоема до глубины 20–30 м. Здесь нагуливаются, размножаются и зимуют самые многочисленные из промысловых рыб водохранилища – окунь, лещ и плотва. В глубоководной зоне водохранилища рыбы или малочисленны, или отсутствуют совсем. На участках с глубинами 25–30 м в период открытой воды нагуливаются байкальский омуль и пелядь, из других рыб здесь встречаются в небольшом числе крупный окунь и налим. Налим, избегающий участков с температурой воды более 12°C, появляется в прибрежной зоне водоема весной и осенью для нагула, придерживаясь свала глубин, прилегающих близко к берегу. На участках выклинивания притоков и в низовьях самих притоков в течение всего года обитают щука, ерш, хариус, сиг, таймень, ленок, елец, серебряный карась, сазан, пескарь. Ихтиоценоз этих биотопов оказывается наиболее разнообразным, хотя абсолютная численность большинства указанных видов рыб здесь невелика. Таким образом, не будет преувеличением сказать, что жизненный цикл большинства видов рыб осуществляется в сравнительно узкой прибрежной полосе Красноярского водохранилища и низовьях впадающих в него рек. Даже нерестовые миграции рыбы совершают вдоль береговой полосы, лишь омуль и пелядь перемещаются к нерестилищам в верхних горизонтах пелагиали [Вышегородцев, 2003; Вышегородцев и др., 2005].

С июля 2004 по май 2005 г. в Красноярском водохранилище изучались особенности покатной миграции рыб в нижний бьеф [Долгих и др., 2005]. Было выявлено, что, как и в других водохранилищах [Павлов и др., 1994, 2000а, б; Еньшина, Клюня, 2006], у большинства видов рыб Красноярского водохранилища максимальный скат характерен на первом году их жизни. У окуня эта возрастная группа особей составляла среди покатников 99,4 %, из которых на долю личинок пришлось 99,1 %. У плотвы особи на первом году жизни составляли 90,7 % всех покатников этого вида, из которых на долю личинок пришлось 27,3 %. Пик покатной миграции определялся сроками выклева личинок, которые в 2004 г. пришлись на третью декаду июня. Максимальная концентрация скатывающихся личинок наблюдалась в первой половине июля и совпала с моментом холостого сброса воды через шандоры; ночью скатывалось несколько больше личинок, чем днем. В течение суток концентрация выносимых в нижний бьеф личинок составляла в среднем 149 экз./1 тыс. м³. Взрослые особи рыб выносились в это время в течение су-

ток в концентрации 0,5 экз./1 тыс. м³. Наиболее массовый вынос личинок (главным образом окуня) наблюдался до конца июля. В августе отмечено резкое (в 264 раза) сокращение интенсивности ската как молоди, так и взрослых особей рыб всех видов. Минимальная интенсивность ската наблюдалась в сентябре. В течение зимних месяцев скат рыб продолжался: в ноябре-феврале отмечен скат окуня, плотвы, ерша и ельца, при этом на долю окуня приходилось 50–60 % всех покатников. В марте-первой половине мая скат рыб через плотину ихтиопланктонными ловушками не зафиксирован.

В Енисее на участке будущего Красноярского водохранилища промысловый вылов рыб колебался от 800 до 1000 ц в год и лишь в 1942–1946 гг. достигал 2000 ц [Грезе, 1961]. В водохранилище промысел базируется на вылове плотвы, окуня, леща, налима, щуки, серебряного карася, сазана и пеляди. В 1990–2000 гг. в уловах доминировали окунь, лещ и плотва. Из 6015 ц рыбы, добытой в водохранилище в 2000 г., на долю этих трех видов приходилось 5190 ц, или 86,3 % общего вылова рыбы, в 2001 г. из общего улова в 6170 ц – 97,2 %. В 2001 г. в уловах преобладал окунь (2810 ц), за которым следовали лещ (1920 ц) и плотва (1270 ц). По сравнению с речным периодом численность окуня в водохранилище выросла более чем в 30 раз, его доля в общей добыче рыб в водохранилище в 1998–2002 гг. составляла 38,4 %. Растет численность серебряного карася: в 2002 г. было добыто 127 ц этой рыбы [Шимановская, 1977; Сулимов, Шимановская, 1989; Михалев и др., 1999; Чупров и др., 2001; Вышегородцев и др., 2005].

Из паразитов рыб Красноярского водохранилища отметим ленточных червей Ligula intestinalis и Digramma interrupta, которыми в массе заражены лещ, елец и плотва. В 2000 и 2001 гг. на отдельных участках водохранилища зараженность ельца и леща этими паразитами достигала 90–100 %, плотвы — 15–18 %. У щуки и окуня в конце 1980-х годов отмечался высокий процент (95 и 17 % соответственно) заражения лентецом широким Diphyllobothrium latum. В 2000 г. на некоторых участках водоема процент особей окуня, зараженных D. latum, составил 76 %, щуки — 60, налима — 100 %. В 2004 г. максимальный процент инвазии лентецом отмечался у щуки (90 %) и окуня (44 %) [Герман, 2000; Вышегородцев, 2003; Вышегородцев и др., 2005].

2.8. Иркутское водохранилище

В Ангаре на всем ее протяжении обитало в общей сложности около 30 видов рыб, в том числе осетр, стерлядь, ленок, таймень, сиг-пыжьян, тугун, сибирский хариус. Четыре вида широколобок и малая голомянка заходили в исток Ангары из Байкала [Подлесный, 1958]. До зарегулирования стока Ангара характеризовалась повышенной рыбопродуктивностью. Основу промыслового и любительского лова в реке составляли такие виды рыб, как стерлядь (на нижнем, «енисейском», участке), хариус, ленок, елец. Заметную роль в уловах играли сиг-пыжьян, таймень, налим, на устьевых участках притоков — щука, окунь, плотва. В верховьях реки наиболее многочисленными были хариус и елец, здесь же повсеместно встречался ленок, хотя товарный вылов его не превышал 10–50 ц в год. Максимальные уловы рыб в Ангаре и ее притоках в пределах Иркутской области отмечались в 1941–1948 гг. – от 9387 до

19 670 ц. Только силами Братского рыбозавода в Ангаре в период с 1947 по 1950 г. ежегодно добывалось от 174 до 2232, в среднем 1081 ц рыбы. При этом доля в уловах составляла: осетра - 0,2 %, стерляди - 2,1, тайменя - 7,7, ленка - 2,7, сига-пыжьяна - 3,1, хариуса - 9,7, щуки - 6,9, налима - 4,1 %. Основную роль (63 %) в промысле рыб на этом участке Ангары играли елец, плотва, окунь [Биология..., 1964; Тугарина, Гоменюк, 1967; Асхаев, Гоменюк, 1969].

В Иркутском водохранилище в настоящее время обитает 32 вида рыб и сибирская минога (см. приложение). В это число входит и шесть видов рыбакклиматизантов, из которых в уловах наиболее часто (но в небольшом числе) на средних и нижних участках водоема встречаются лещ, сазан и амурский сом. Единично отмечаются в водохранилище другие вселенцы – пелядь, радужная форель и ротан-головешка. Речной сиг в водохранилище отсутствует, попытки вселения в этот водоем байкальского (маломорского) сига успехом не увенчались. С 1968 по 1975 г. в водохранилище было выпущено 450 млн личинок байкальского омуля, который в нем также не прижился. Изредка в зоне выклинивания Ангары вылавливают омуля, приходящего сюда из Байкала [Купчинская, Купчинский, 1986, 1997; Емельянова, Тугарина, 1990; Купчинский, Купчинская, 1995, 2001].

На верхнем участке Иркутского водохранилища, где в какой-то мере сохранился режим, близкий к речному, и велико влияние олиготрофного Байкала, наиболее многочисленными из промысловых рыб являются хариус и елец. В пределах этого участка в уловах стали чаще встречаться ранее редкие или случайные каменная, песчаная и желтокрылая широколобки, белый байкальский хариус. На среднем и нижнем участках водохранилища в уловах доминирует плотва, меньшую роль в рыбодобыче играют здесь елец, окунь и щука [Купчинская, Купчинский, 1983, 1997; Купчинский, Купчинская, 2001].

В 1959 г. перспективным планом рыбохозяйственного освоения в Иркутском водохранилище предусматривался вылов 5000 ц рыбы в год. До 1964 г. добыча рыбы силами рыбозавода и рыбаков-любителей составляла 4000–5000 ц в год. В 1965 г. промысловый лов рыб в этом водоеме был прекращен и передан в ведение общества охотников и рыболовов. Постепенно вылов рыбы в водохранилище сократился (судя по имеющейся статистике) до 1000 ц в год [Тугарина, Гоменюк, 1967; Кожова, Ербаева, 1977; Исаев, Карпова, 1989; Купчинская, Купчинский, 1996, 1997].

2.9. Братское водохранилище

В Братском водохранилище при его образовании сформировался ихтиокомплекс из 26 видов местных (ангарских) видов рыб. В последующие годы в водохранилище вселяли байкальского осетра, байкальского омуля, пелядь, баунтовского сига, сига-лудогу, леща, сазана и амурскую форму серебряного карася. Из Байкала в этот водоем проникли (через Иркутское водохранилище) амурский сом и бычки – желтокрылка и длиннокрылка. В настоящее время ихтиофауна водохранилища включает сибирскую миногу и 33 вида рыб (см. приложение). Из вселявшихся видов сравнительно хорошо приспособились к новым условиям жизни лещ, сазан и амурская форма карася, но в уловах из них заметную роль играет только лещ [Лукьянчиков, 1967; Пушкина, 1980; Пушкина, Олифер, 1980а, б; Афанасьева, Поляков, 1986; Купчинский, 1987].

В Ангаре на участке зоны затопления водами Братского водохранилища средний вылов рыб в 1950–1954 гг. составлял 1735 ц, на долю плотвы приходилось около 10 % [Лукьянчиков, 1967]. В первые годы (1961–1962) заполнения Братского водохранилища в нем сложились благоприятные условия для роста и размножения щуки и некоторых других рыб-фитофилов. Одновременно наблюдалось заметное снижение основных объектов питания щуки – гольянов, пескаря, подкаменщиков. Под влиянием пресса щуки уменьшилась в водохранилище численность сига, плотвы, ельца, язя и некоторых непромысловых видов рыб. В 1963–1964 гг. численность щуки резко сократилась в результате ее гибели в летний период этих лет из-за поступления в водохранилище вод Ангары, нагретых до 18–26 °С. Ухудшились и условия размножения для щуки. В результате в последующие годы численность мирных рыб в водоеме возросла: в 1966–1967 гг. вылов плотвы увеличился в 50 раз, общий вылов рыб – в 10 раз [Пушкина, 1977, 1980; Пушкина, Олифер, 19806; Купчинская, Купчинский, 1986; Купчинская и др., 1990].

С 1974 по 1982 г., в период ежегодного снижения уровня воды в водохранилище, расчетная численность популяции плотвы сократилась в нем со 185 млн экз. в 1968–1977 гг. до 103 млн экз. в 1978–1982 гг., а расчетная численность окуня, напротив, к 1979 г. достигла максимальной величины – 325 млн экз. При последующем подъеме уровня воды расчетная численность плотвы в 1984 г. составила 239 млн экз., а окуня в том же году – 225 млн экз. В годы с наибольшей сработкой уровня выживаемость молоди плотвы была минимальной и колебалась от 0,0087 до 0,028 %; у окуня выживаемость молоди в эти годы (1974–1982) изменялась в пределах от 0,023 до 0,063 %. Однако коэффициент корреляции между величиной выживаемости молоди и значениями уровня воды по обоим видам рыб оказался недостоверным [Архипов и др., 1986]. Таким образом, налицо факт избирательного влияния уровенного фактора на рыб с несколько разной экологией размножения [Гундризер, 1963; Гольд, 1967; Мамонтов, 1977; Судаков, 1977; Кафанова и др., 1979].

Распределение рыб в Братском водохранилище можно назвать типичным для сибирских водохранилищ. Виды-реофилы в течение первых лет вышли из зоны затопления на участки выклинивания притоков, где обитают в сравнительно небольшом числе и до настоящего времени. Виды-реолимнофилы (плотва, щука, окунь, язь, лещ, карась, сазан и др.) распространены преимущественно в пределах основной акватории водохранилища [Олифер, 1971; Пушкина, 1980; Пушкина, Олифер, 19806].

Накануне образования Братского водохранилища в нем планировалось создание водоема сигово-лещового типа. Основу промысла должны были составлять сиговые – 35–38 %, или около 17–19 тыс. ц, при общем годовом улове всех рыб 38–50 тыс. ц. Осуществить эти работы в отношении сиговых и леща планировалось за 8–10 лет, осетра – за 16–18 лет. Однако необходимые рыбоводно-акклиматизационные мероприятия были проведены со значительными задержками и в полном объеме начали осуществляться лишь с введением

в строй в 1974 г. выростных прудов. За 10-летний период промысловая ихтиофауна исходного водоема из хариусово-ельцово-стерляжьей, пройдя ряд этапов, стала плотвично-окуневой, с небольшой долей ценных видов рыб. Омуль вселялся в водохранилище на стадии личинки и разновозрастной молоди с первых лет его образования и по крайней мере до 2002 г. Выпуск в водохранилище личинок пеляди был начат в 1968 г. и также продолжался до последних лет. В начале 1980-х годов в водоеме стали формироваться нерестовые стада этих рыб, что позволяло в 1988-1989 гг. заготовлять икру омуля и пеляди для инкубации ее на рыбоводных заводах с целью выпуска личинок и сеголеток в водохранилище. Подобная работа проводилась и с лещом. В результате проведения рыборазводных работ к 2002 г. было получено товарной продукции: омуля – 3240 ц, пеляди – 159 ц, леща – 670 ц. Однако в последние годы интенсивность рыборазводных работ снизилась, численность сиговых в водохранилище резко сократилась и промысел их был прекращен [Купчинский, 1987; Купчинская и др., 1990; Купчинский, Купчинская, 1995; Купчинская, Купчинский, 1996; Тугарина, Храмцова, 1996].

В период с 1969 по 1987 г. ежегодный вылов рыб в Братском водохранилище составлял от 4400 до 13 800 ц при явном преобладании в уловах во все годы плотвы и окуня (табл. 10).

В настоящее время ежегодные уловы основных промысловых рыб в водохранилище колеблются от 1710 до 8130 ц (в том числе плотвы 510–3270 ц, окуня 920–3950, леща 90–950 ц) при научном обосновании допустимого вылова около 10 000 ц. Но даже при этой проектной величине рыбодобычи вылов рыб на 1 га площади водохранилища (547 тыс. га) составляет весьма небольшую величину – 1,8 кг [Пушкина, Олифер, 1980а; Исаев, Карпова, 1989; Купчинская и др., 1990; Мамонтов и др., 2003; Мамонтов, 2005].

В 1969 г. в рыбах Братского водохранилища выявлено в общей сложности 53 вида паразита. Зараженность большинства рыб лигулами *Triaenophorus*

Таблица 10 Вылов рыб в Братском водохранилище, ц

Вид						Го	ДЫ					
рыб	1969	1970	1975	1976	1977	1978	1980	1982	1984	1985	1986	1987
Омуль	_	_	_	_	_	_	_	30	10	29	73	96
Пелядь	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	39
Щука	220	50	6	1	23	2	_	20	27	107	147	207
Плотва	4980	6400	7500	5140	530	5260	2580	1720	3900	3600	4470	4960
Елец	1010	230	240	120	80	350	_	_	120	185	109	97
Лещ	_	_	_	_	_	_	_	1	65	37	86	480
Окунь	940	1730	3820	3950	3410	4240	2320	2540	6430	7580	8540	4090
Ерш	_	–	-	–	_	_	23	_	76	102	89	15
Налим	150	230	70	120	110	24	71	106	327	235	283	189
Всего	7310	8660	11 640	9410	8920	9880	5000	4400	10 970	11 890	13 797	10 300

Примечание. Таблица составлена по данным А. М. Мамонтова [1977], Р. Г. Пушкиной и С. А. Олифер [1980а], А. И. Исаева и Е. И. Карповой [1989].

nodulosus была в среднем невысокой, но у щуки и налима этот паразит был обнаружен у 50 и 100 % особей соответственно. Отмечен случай массовой гибели ельца, пораженного *Т. nodulosus*. Неоднократно в водохранилище в летний период отмечалась массовая гибель рыб по невыявленным причинам: щуки – в 1963–1964 гг., плотвы – в 1968 и 1971 гг., окуня – в 1975 г. Общим для всех этих случаев были высокие температуры воды и штиль. Не исключено, что имели место летние заморы [Мамонтов, 1977].

2.10. Усть-Илимское водохранилище

Формирование ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища в основных своих чертах имеет значительное сходство с этим процессом в Братском водохранилище. В Ангаре на участке Усть-Илимского водохранилища обитала сибирская минога и 23 вида рыб, с преобладанием реофилов [Олифер, 1980]. В водохранилище в общей сложности обитает 28 видов рыб и сибирская минога (см. приложение). Немногочисленные рыбы-реофилы держатся на верхнем участке водохранилища и на участках впадения в него притоков. Елец встречается в водохранилище повсеместно, но также малочислен. В Ангаре этот вид рыб на участке от Братска до Усть-Илимска составлял до 60 % вылова всех промысловых рыб. Минога, осетр, стерлядь, таймень, ленок, тугун, голец-усач и пескарь в озерной части водоема почти не встречаются. Хариус в 1975–1976 гг. преобладал в уловах по всему Ангарскому отрогу, но в 1979-1980 гг. его доля в уловах на нижних и средних участках водоема сократилась до 0,1–0,3 %. Сиг в контрольных уловах в 1979–1980 гг. на нижнем участке водохранилища отсутствовал, на среднем участке встречался редко. Из рыб-лимнофилов в водохранилище малочисленны серебряный карась, озерный гольян и линь. Наиболее приспособленными к условиям жизни в водохранилище и самыми многочисленными в нем из промысловых рыб оказались плотва и окунь. Плотва в первые годы формирования водохранилища была немногочисленна, но уже с 1976 г. ее численность в водоеме стала расти. На всех участках водохранилища обитает окунь, преобладая, как и плотва, в промысловых уловах на нижнем и среднем участках [Олифер, 1977; Понкратов, 1980а, 1986; Купчинская, 1984, 1985; Купчинская, Купчинский, 1983, 1986; Биология..., 1987].

Динамика численности щуки в этом водохранилище была типичной: в 1975 г. ее удельный вес в контрольных уловах составлял лишь 5 %, в 1976 г. он вырос до 30, в 1977 г. – до 63 %. В 1978 г. увеличение численности щуки наблюдалось не только на нижнем и среднем, но и на верхнем участке водохранилища. Однако в последующие годы условия жизни щуки в водохранилище ухудшились, и ее численность стала снижаться [Олифер, 1971; Понкратов, 1980б; Купчинская, 1985].

Так же как и в Братском, в Усть-Илимском водохранилище проводились работы по акклиматизации омуля, пеляди и леща. В 1976–1980 гг. в водохранилище было выпущено 335 млн личинок байкальского омуля и 11 млн личинок пеляди, в последующие годы – 11,4 тыс. разновозрастного леща и 2,5 млн личинок байкальского белого хариуса. Омуль и пелядь в водохранилище хорошо росли и были упитанны, но условия для их размножения оказались

здесь неподходящими. Их численность в этом водоеме, как и в Братском водохранилище, может поддерживаться только в случае постоянного вселения молоди [Кожова, 1984; Понкратов, 1990; Купчинский, Купчинская, 1995; Поляков, Соколов, 2005]. Лещ к условиям жизни в Усть-Илимском водохранилище адаптировался сравнительно хорошо, но его абсолютная численность и удельный вес в уловах невелики [Купчинский, 1978, 1987; Купчинская, Купчинский, 1996, 1997].

Промысловый вылов рыбы в Усть-Илимском водохранилище в 1984 г. составил 4488 ц [Понкратов, 1986], в течение последних 10–15 лет он колебался в пределах 670–1540 ц в год, в том числе плотвы 240–950 ц, окуня 390–490 ц [Купчинская, Купчинский, 1996; Мамонтов, 2005]. Рыбопромысловая продуктивность водохранилища при вылове 4488 ц рыбы в год составляет 2,4 кг/га.

2.11. Хантайское водохранилище

При формировании Хантайского водохранилища в состав его ихтиоценоза вошло 23 вида рыб (см. приложение). В первые годы наполнения водоема в нем сложились благоприятные условия для размножения фитофильных рыб в связи с ежегодным, вплоть до 1977 г., подтоплением новых площадей, покрытых растительностью. В качестве нерестового субстрата рыбы использовали и залитые торфяники. В эти же годы в водохранилище наблюдалось активное развитие зоопланктона и зообентоса, что также способствовало увеличению численности не только рыб-фитофилов, но и рыб с осенним (сиговые) и зимним (налим) нерестом. Наиболее многочисленными рыбами на этом этапе были щука, составлявшая 80–90 % уловов, и основной в эти годы объект ее питания – девятииглая колюшка. Доля в промысловых уловах ряпушки и озерной формы сига стала заметной через 5, а пеляди – через 10 лет после наполнения водохранилища до НПУ. Чир заходит из озер в водохранилище редко. Валек отмечался в небольшом числе в притоках. Из окуневых в первые годы в водохранилище был сравнительно многочислен окунь. Елец, плотва, язь, ерш и серебряный карась в уловах присутствовали, но не играли в промысле заметной роли [Крупицкий, Мартынюк, 1977; Тюльпанов, 1977; Ледяев, 1980; Романов, 1980, 1986, 1988, 2000, 2005; Карманова, Романов, 2000; Карманова и др., 2004; Романов, Карманова, 2004, 2005].

Вылов рыб в водохранилище ведется как организациями, так и местным населением. О высокой численности рыб в водохранилище до 1987 г. свидетельствует статистика гослова, отраженная в табл. 11.

По мере разложения в водохранилище затопленной органики ухудшались условия нереста рыб-фитофилов и условия питания всех других рыб. В частности, постепенное разрушение залитых торфяников привело к дефициту нерестовых площадей щуки. Доля девятииглой колюшки в кормовом рационе этого хищника значительно уменьшилась вследствие выедания ее щукой, доля сиговых, налима и карповых, напротив, возросла. Из сиговых в водохранилище особенно быстро росла численность ряпушки. Однако уже в 1979 г. линейный и весовой рост ряпушки замедлился, возраст наступления половой зрелости ее увеличился на 1–2 года. Произошло замедление роста при увеличении общей продолжительности жизненного цикла и других про-

Таблица 11 Вылов рыб в Хантайском водохранилище, ц

Pres pres					Го	ДЫ				
Вид рыб	1976	1977	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
Ряпушка	3,0	30,0	1051	518	157	200	64	178	207	283
Сиг	153	306	166	303	536	307	275	312	229	334
Пелядь	1,0	6,0	179	163	204	184	244	169	215	471
Щука	880	1934	3151	3529	3046	3253	3216	2289	1474	1457
Плотва	26 44		_	10	30	_	_	_	10	90
Окунь	20	44	76	130	109	106	159	154	279	405
Налим	6,0	12	66	159	254	40	77	261	525	542
Итого	1069	2332	4689	4803	4309	4091	4035	3363	2930	3501

Примечание. В 1976 и 1977 гг. уловы плотвы и окуня учитывались вместе. Таблица составлена по данным М. А. Тюльпанова [1977], В. И. Романова с соавт. [2000], В. И. Романова с соавт. [2000].

мысловых рыб. Наибольшие изменения в этом отношении характерны для видов, слабо освоенных промыслом – плотвы, налима и окуня. Предельный возраст особей в популяциях этих рыб велик и составляет соответственно 17+, 20+ и 19+ лет. Самым критическим для биоценоза водохранилища оказался 1985 г., когда из-за маловодности года и большой зимней сработки уровня площадь водоема сократилась почти в два раза. С 1986 г. уровенный режим относительно стабилизировался и в 1990-е годы водохранилище заливалось, как правило, до отметки НПУ. В связи со снижением в водохранилище численности щуки освободившуюся часть ее кормовой ниши заняли окунь и налим. С 1988 г. в уловах среди промысловых рыб доминировал налим. Но в конце 1990-х годов лидером по этому показателю стал окунь. По мере увеличения плотности популяции размеры рыб этого вида уменьшались: в 1977 г. особи окуня на восьмом году жизни имели массу тела в среднем 469 г, в 1999 г. – 99 г. В настоящее время масса тела окуня даже в конце жизни составляет в среднем 446 г. Снижение темпа роста и уменьшение размеров тела характерно и для налима, печень которого у 100 % особей поражена цестодами Triaenophorus nodulosus. Из сиговых в уловах наиболее многочисленной продолжает оставаться ряпушка. Из карповых по всему водохранилищу распространены елец и плотва, однако промыслом они используются лишь в небольшой степени [Ледяев, 1980, 1992; Романов, 1982, 2004, 2005; Романов, Шаманцев, 1996; Карманова, Романов, 2000, 2003; Романов и др., 2000, 2001; Романов, Карманова, 2001, 2004; Карманова и др., 2002, 2004; Карманова, 2004].

2.12. Курейское водохранилище

Сведения о рыбах Курейского водохранилища крайне скудны. Видовой состав рыб (см. приложение) и характер их распределения в этом водоеме в общих чертах те же, что и в Хантайском водохранилище. В первые годы существования Курейского водохранилища в нем по численности преобладали сиговые (сиг, пелядь, сиг-валек) и хариус. Постепенно, по мере эвтрофика-

ции водоема, рыбы-реофилы (валек, хариус, ленок, таймень и др.) переместились в притоки, численность сиговых в водохранилище снизилась, уступив лидерство по этому показателю щуке, окуню, плотве и налиму. Прогноз трансформации ихтиоценоза Курейского водохранилища, сделанный до его возникновения [Попов, 1980а, б], подтвердился в значительной мере [Куклин, 1996; Заделенов и др., 2006].

2.13. Вилюйское водохранилище

В Вилюйском водохранилище формирование ихтиофауны произошло в основном за счет речных рыб Вилюя. Из затопленных озер в водохранилище попали только озерный гольян и золотой карась. Полупроходной нельмы, поднимавшейся на нерест в верховья Вилюя, в водохранилище не оказалось. В 1972 г. в него были выпущены личинки пеляди, с 1975 г. началась интродукция ряпушки, с 1999 г. – байкальского омуля. Ряпушка достигала крупных размеров и встречалась в уловах в пелагиали, пелядь в небольших количествах ловится до настоящего времени. Однако в связи с большими сезонными колебаниями уровня воды результативный нерест этих рыб в водохранилище невозможен, и они могут существовать в нем только при условии регулярного вселения молоди. Омуль к новым условиям не адаптировался совсем. В итоге в настоящее время ихтиоценоз водохранилища состоит из сибирской миноги и 20 видов рыб (см. приложение) [Кириллов Ф. Н., 1972, 1974, 1977, 1978; Вознюк, 1974; Кириллов и др., 1974; Тяптиргянов, Кириллов, 1975; Кириллов, Тяптиргянов, 1976; Биология..., 1979; Кириллов, Салова, 1991; Кириллов и др., 1977, 1989; Кириллов А. Ф., 1983, 1984, 1986, 1988, 1989, 1992, 2002; Кириллов, Кириллов, 1991; Кузнецов, 2005].

Вылов рыб в Вилюйском водохранилище был начат в первый год его наполнения. Промысел осуществлялся по всему водоему, но интенсивнее всего облавливались популяции осетра и щуки в зоне выклинивания речных вод Вилюя. Вследствие этого в течение нескольких лет в водохранилище практически полностью исчез осетр, существенно снизилась численность сига и щуки [Кириллов Ф. Н., 1977; Биология..., 1979; Кириллов А. Ф., 1989].

Наиболее требовательные к кислородному режиму рыбы (ленок, таймень, тугун, хариус и др.) большую часть года держатся в Вилюйском водохранилище преимущественно в зоне максимального действия речного стока, а основная акватория водоема ими используется лишь во время нагула. Озерно-речные рыбы – щука, плотва, елец, голец-усач и др. – обитают на всей площади водохранилища. Карась встречается в основном в мелководных заливах и на участках бывших озер. Наличие затопленной в процессе заполнения водохранилища древесины (значительная часть которой существует до настоящего времени) создало благоприятные условия для обитания в литорали щуки и окуня. На этих же участках нагуливается молодь мирных рыб. Благодаря сравнительно хорошо развитой кормовой базе, мелководная зона является наиболее рыбопродуктивной зоной водохранилища. Однако на эффективность нереста рыб, размножающихся весной (т. е. всех, кроме сиговых и налима) в этой зоне, отрицательно влияют колебания уровня воды – нередко выметанная икра подвергается обсыханию во время быстрых сбросов воды в

Ταбλυцα 12

Вылов рыб в Вилюйском водохранилище, ц

	1986		1											Overlighting many 12
	1985	ı	ı	I	ı	5	4740	7550	I	ı	1248	2892	5374	והטווחטא
	1984	I	I	I	30	30	5300	4500	I	ı	1470	2670	5180	
	1983	ı	I	I	43	40	5700	4700	I	I	1320	3010	5453	
	1982	ı	ı	ı	09	110	8600	3900	ı	ı	920	2190	4530	
	1981	ı	I	I	43	154	1472	2320	ı	ı	872	2814	5587	
/PI	1980	ı	ı	I	20	240	1680	800	ı	ı	780	2130	4960	
Годы	1979	ı	ı	ı	230	280	2370	1000	ı	ı	620	1980	5580	
	1978	ı	ı	ı	23	32	2272	180	ı	8	120	926	3439	
	1977	ı	ı	ı	4	06	2734	09	ı	18	28	909	3515	
	1976	ı	ı	ı	16	218	3294	100	10	36	45	351	3971	
	1975	ı	ı	ı	26	192	3782	ı	10	28	45	183	4287	
		ı	ı	ı	108	109	2948	ı	ı	2	28	117	3312	
	1973	3	ı	ı	115	99	2150	ı	ı	22	ı	460	2806	
5	рид рыо	Таймень	Пелядь	Ряпушка	Сиг	Тугун	Щука	Плотва	Елец	Карась	Намим	Окунь	Итого	

							Годы	\JbI						
Вид рыб	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Таймень	ı	ı	I	I	ı	ı	I	ı	I	I	ı	ı	ı	1
Пелядь	10	220	130	80	80	06	43	1200	20	313	45	37	4	3
Ряпушка	10	ı	ı	I	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı
Сиг	10	20	ı	10	ı	ı	ı	ı	ı	4	5	ı	ı	3
Тугун	ı	ı	ı	80	70	240	420	400	297	212	9£	57	40	20
Щука	3880	520	770	086	780	009	384	1850	1300	336	37	255	233	279
Плотва	1209	1560	1670	1510	290	280	4	23	57	23	I	10	ı	3
Елец	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	ı	Ι
Карась	ı	ı	ı	ı	ı	20	ı	ı	ı	14	5	ı	ı	I
Налим	2152	1630	1110	780	1080	220	204	23	25	196	80	2,5	7	42
Окунь	2011	870	780	910	890	610	69	870	770	33	2	27	18	25
Итого	9282	4820	4460	4350	3490	2060	1124	4500	3269	1131	178	402	302	405

Примечание. Таблица составлена по данным А. Ф. Кириллова [1989, 2002].

нижний бьеф. Численность в водохранилище ленка и тайменя невысокая, прежде всего в связи с ограниченностью для них площадей нерестового субстрата — галечно-каменистых грунтов. Кроме того, оба вида подвергаются постоянному и интенсивному вылову. По этим же причинам малочислен в водохранилище тугун, нерест которого в 1975 г. наблюдался в период со второй половины сентября до начала октября как на каменисто-галечных участках с повышенным течением, так и на песчано-галечных грунтах, где течение заметно сглаживалось отмелями. В настоящее время стайки этой небольшой по размерам (до 20 см длиной и до 100 г массой), но деликатесной рыбы иногда наблюдаются у поверхности воды в пределах верхнего участка водохранилища. В р. Вилюй выше водохранилища имеются нерестилища как тугуна, так и сига [Биология..., 1979; Кириллов А. Ф., 1989; Кириллов С. Д., 1991; Кузнецов, 2005].

Щука была многочисленной и являлась безусловным лидером в промысловых уловах в Вилюйском водохранилище в течение первых 11 лет его существования. Высокая численность этого хищника в указанный период определялась хорошими условиями размножения и питания. Первому способствовало наличие больших площадей затопленной растительности в зоне литорали, второму — увеличение в водохранилище численности мирных рыб (плотвы, окуня, карася, гольяна). В связи с постепенным, но неуклонным ухудшением условий размножения и под влиянием мощного пресса вылова, численность щуки начала сокращаться, особенно резко с 1988 г. [Кириллов, Тяптиргянов, 1976; Кириллов, 1992]. Из карповых рыб самым многочисленным видом в Вилюйском водохранилище является плотва, из окуневых — обыкновенный окунь. Широко расселился в этом водоеме налим [Кириллов, 1989, 2002; Кузнецов, 2005].

В р. Вилюй на участке ее зарегулирования годовой вылов рыб составлял всего 40–50 ц. В водохранилище добыча рыбы к 1981 г. достигла 5587 ц и сохранялась на высоком уровне до 1990 г., колеблясь от 4350 до 5964 ц в год. Заметно снизились уловы с 1991 г. (3490 ц), резко – с 1996 г. (табл. 12). Причины этого связаны не с истощением кормовых ресурсов или ухудшением условий воспроизводства рыб, которые остались на уровне прошлых лет, а с организацией и экономикой рыбодобычи на территории водохранилища. Запасы щуки, окуня и налима – основных промысловых рыб в водоеме – находятся в удовлетворительном состоянии и промыслом недоиспользуются. Запасы тугуна и пеляди подорваны интенсивным выловом. Работы по вселению в водохранилище молоди пеляди и ряпушки сведены к минимуму [Кириллов, 1989, 2002; Кузнецов, 2005].

2.14. Прогноз формирования ихтиоценоза водохранилища Алтайской (Катунской) ГЭС

Прогноз формирования ихтиоценоза Алтайского (Катунского) водохранилища сделан автором на основе проектных данных филиала ОАО «Инженерный центр ЕЭС» «Институт Гидропроект» (г. Москва], опубликованных результатах исследований, выполненных Институтом водных и экологических проблем (ИВЭП) СО РАН по программам: 1) Прогнозирование поведе-

ния ртути и других токсичных элементов в бассейне р. Катунь и водохранилищах Катунской ГЭС. Гидролого-экологические аспекты проблемы, 1989; 2) Экологические исследования и разработка системы мониторинга состояния природной среды в зоне влияния Катунских водохранилищ. Том 1. Водно-экологические исследования, 1991; 3) Малая Катунская ГЭС. Оценка воздействия на окружающую среду, 1994; а также имеющейся в научных публикациях информации по биологии рыб Катуни и верховьев Оби.

2.14.1. Характеристика р. Катуни как среды обитания рыб

Река Катунь берет начало на южном склоне хребта Катунские Белки у подножия горы Белуха. Высоты по продольному профилю реки изменяются от 2400 м у истока до 200 м БСВ в районе слияния с Бией. В Катунь впадает 14 рек длиной более 50 км, являющихся типично горными водотоками. По длине Катуни среднегодовая величина расходов воды изменяется от 2–3 (г. Белуха) до 625 м 3 /с (с. Сростки). Доля стока Катуни в стоке Оби у г. Барна-ула колеблется от 47 до 58 %, сток взвешенных веществ составляет почти 90 % [Ресурсы..., 1969; Горный Алтай, 1971; Васильев и др., 1995].

По характеру внутригодового распределения стока воды Катунь относится к рекам с весенне-летним половодьем и летне-осенними паводками. Половодье имеет гребенчатый вид, повторяя ход температуры воздуха. Начало половодья наблюдается в среднем в первой декаде апреля, его максимум наступает, как правило, в первой половине мая. Общая продолжительность половодья 80–100 дней. Сток за половодье составляет 60–70 % годового, на летне-осенний период приходится 25–40 %, на зимний – 10 % годового стока. В период с 1988 по 1990 г. включительно внутригодовое распределение стока воды в Катуни в створе у пос. Анос было следующим: январь—март 0,8, апрель 0,7, май 3,3, июнь 3,9, июль 3,1, август 2,5, сентябрь 1,4, октябрь—декабрь 1,9, годовой сток 17,6 км³ [Ресурсы..., 1969; Васильев и др., 1995].

Для вод Катуни характерна высокая мутность в течение периода открытой воды. Основная часть твердого стока формируется на участке реки от с. Тюнгур до пос. Еланда. Расходы воды и взвешенных веществ на этом участке увеличиваются по сравнению с вышележащим участком реки в два и пять раз соответственно. Среднегодовой сток взвешенных веществ у пос. Еланда составляет 1590, у с. Сростки — 1370 тыс. т, средняя мутность воды — 150 и 79 г/м³ соответственно. В 1988—1990 гг. внутригодовое распределение стока взвешенных веществ у пос. Анос было следующим: январь—март 0,003, апрель 0,014, май 0,74, июнь 1,01, июль 0,47, август 0,27, сентябрь 0,06, октябрь—декабрь 0,02, годовой сток 2,6 млн т [Ресурсы..., 1969; Васильев и др., 1995].

Для Катуни, особенно на ее верхнем и среднем участках, характерны высокие скорости течения воды (1–4 м/с), преобладание в русловом аллювии гальки, гравия и крупного песка и почти полное отсутствие илисто-глинистого материала; в русле водотока находится большое количество валунов [Ресурсы..., 1969; Васильев и др., 1995].

В течение всего года в Катуни наблюдаются сравнительно низкие температуры воды, что существенно лимитирует развитие в реке гидробионтов всех трофических уровней. В июле вода реки в районе пос. Чемал прогревается в среднем до 13,6, в августе до 13,4 °C [Ресурсы..., 1969].

В гидрохимическом отношении для вод Катуни характерна низкая минерализация (до 130 мг/л в летнюю межень), невысокое содержание биогенных элементов и органических веществ, высокая насыщенность кислородом (в среднем в летний период у Ороктойского моста, пос. Еланда и пос. Чемал 16,9, 15,7 и 14,9 мг/л соответственно).

В составе фитопланктона водоемов и болот Горного Алтая выявлено 1580 видов и 447 разновидностей и форм водорослей из 325 родов. Основу альгофлоры составляют диатомовые (Bacillariophyta) – 34,7 % от всего числа видов, зеленые (Chlorophyta) – 32 %, синезеленые (Cyanophyta) – 12,3 %, эвгленовые (Euglenophyta) – 10,6 % и золотистые (Chrysophyta) – 3,9 %. В Катуни и других горных реках Алтая автохтонный комплекс альгофлоры развит весьма слабо при явном доминировании в нем по числу видов и их развитию (численности и биомассе) диатомовых водорослей. Значительная доля фитопланктона в толще воды Катуни представлена отрывающимися от донного субстрата водорослями перифитона и фитобентоса [Сафонова, 1998, 2001].

В фитобентосе реки выявлено 284 вида также при высокой доле диатомовых водорослей (77,8 % от общего числа видов). Преобладают типичные бентосные формы (87,6 %), в том числе обрастатели (41,6 %), наиболее приспособленные к активному перемешиванию водных масс. Невысокое содержание в воде реки органических веществ подтверждается значительным удельным весом в фитобентосе индикаторов чистой воды (43 % состава индикаторной группы) и малым присутствием индикаторов загрязнения (16,9 %). Наиболее богат состав водорослей на заиленных песках и заиленных валунах (123–146 видов). Сравнительно хорошо заселены галечные грунты, обросшие мхами валуны, затопленная древесина (79–85 видов). Беден состав бентосной альгофлоры на перемываемых песках (26 видов). Общим для всех местообитаний является преобладание водорослей-обрастателей, которые лишь на заиленных валунах уступают по числу видов неприкрепленным формам [Сафонова, 1998, 2001].

Развитие фитобентоса в Катуни наблюдается с марта до июля, по мере прогрева вод реки с 0,2 до 16,2 °C, и с августа до октября – по мере снижения скорости течения и заиления грунтов. Наибольшее число видов в составе донных альгоценозов отмечается в период осенней межени, несмотря на охлаждение воды до 4–4,5 °C в октябре. Осенью отмечается и наибольшее количественное развитие бентосных водорослей. Если в конце июня биомасса фитобентоса не превышает 3,4 г/м², то в октябре на заиленных валунах она достигает 263 г/м². В июле–августе донные альгоценозы нередко почти полностью смываются водами летних паводков [Сафонова, 1998, 2001].

Невысокое содержание в водах Катуни фитопланктона и фитобентоса является одной из причин слабого развития в реке зоопланктона. Отрицательное влияние на степень разнообразия и развитие зоопланктона оказывают также высокие скорости течения, низкие температуры воды и большое количество в ней взвешенных веществ, особенно в период половодья. В конце августа 2002 г. Н. И. Ермолаевой (Новосибирский филиал Института водных и экологических проблем СО РАН) на участке проектируемого водохранилища в 30 пробах обнаружено 17 видов зоопланктеров, что примерно в

два раза меньше, чем в русловых водах верховьев Оби. По числу видов и численности в пробах преобладали коловратки, среди которых доминировал Euchlanis myersi. Характерно присутствие во всех пробах коловратки Kellicottia longispina – хорошего индикатора олиготрофности водоемов. Среди ракообразных в пробах преобладали эврибионтные виды – Bosmina longirostris, Mesocyclops leuckarti. Общая численность организмов зоопланктона составила в летних пробах 67–343, в среднем 247 экз./м³, биомасса – 4–13, в среднем 9,3 мг/м³ [Попов и др., 2003]. Невысокая степень видового разнообразия и низкие показатели развития – характерная черта зоопланктонного сообщества в большинстве водоемов Горного Алтая [Качнова, Осипова, 1981; Осипова, 1981; Шипунова, 1991; Ермолаева, 2004].

Зообентос на рассматриваемом участке Катуни представлен личинками воздушных насекомых (веснянок, поденок, ручейников, двукрылых, хирономид, симулиид), а также моллюсками, олигохетами, пиявками и обитающими в придонном слое воды гаммаридами. Наибольшая суммарная численность и биомасса организмов зообентоса в 1989 г. выявлена на каменистом субстрате – от 2 до 9 г/м²; на иловых наносах под камнями биомасса организмов равнялась 0,3–0,5 г/м²; на песчаном, постоянно перемещаемом токами воды субстрате были обнаружены единичные экземпляры беспозвоночных [Вершинин и др., 1979а, б]. В течение года наибольшая численность и биомасса бентосных животных в 1989–1990 гг. отмечались в апреле (до 40 экз./м² и до 17 г/м²), до вылета имаго насекомых. В июле—августе эти показатели составляли 0,9–4,9 экз./м² и 0,2–1,4 г/м². В целом и таксономический состав бентосных животных, и уровень их развития в реке бедны. При этом следует иметь в виду, что организмы зообентоса являются основными кормовыми объектами большинства видов рыб Катуни.

2.14.2. Рыбы р. Катунь

В водоемах бассейна Катуни обитает в общей сложности 26 видов рыб, а именно: сибирский осетр, стерлядь, ленок, таймень, нельма, сибирский хариус, щука, лещ, карась серебряный, карась золотой, пескарь, верховка, язь, елец, гольян Чекановского, речной гольян, озерный гольян, плотва, сибирский голец, сибирская щиповка, налим, окунь, ерш, судак, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик. Лещ, карась серебряный (амурская форма), верховка и судак являются видами-акклиматизантами. В пределах верхнего и среднего участков реки, включая участок будущего водохранилища, достоверно обитает 11 видов рыб: ленок, таймень, хариус, елец, речной гольян, сибирский голец, налим, окунь, ерш, пестроногий и сибирский подкаменщики [Попов, 2000, 2002а]. Из них только хариуса, ельца, налима и бычков можно отнести к сравнительно часто встречающимся (обычным) здесь рыбам. Но и их абсолютная численность невелика. В пределах нижнего участка реки – от с. Майма до устья, обитают все 26 указанных видов рыб, из которых к сравнительно многочисленным можно отнести только сибирского ельца. Обычны здесь налим, окунь, ерш и подкаменщики, а также амурский серебряный карась. Золотой карась обитает в придаточных водоемах низовьев Катуни. Менее многочисленны, но обычны в уловах рыбаков-любителей лещ, судак и плотва. В районе многоостровья и на устьевом участке Катуни обычна (но немногочисленна) щука [Журавлев, 2003]. Суммарная ихтиопродуктивность (годовой прирост ихтиомассы) сравнительно невелика даже на нижнем, наиболее развитом в гидробиологическом отношении участке Катуни и составляет около 5–15 кг/км протяженности реки, или 0,1–0,3 кг/га площади водного зеркала при ширине реки 0,5 км [Веснина и др., 1999]. Для сравнения: в Телецком озере ихтиопродуктивность составляет 0,5–1 кг/га [Гундризер и др., 1981], в Новосибирском водохранилище – 2,0–2,5 кг/га [Попов и др., 2000].

Все виды рыб Катуни, кроме ленка, тайменя, нельмы и щуки, бентофаги и питаются представителями указанных выше групп зообентоса. В питании плотвы заметную роль играет водная растительность. Молодь (сеголетки) ленка, тайменя, нельмы и щуки питается организмами бентоса и нектобентоса (гаммариды), но уже со второго года жизни их рацион состоит в основном из молоди и взрослых особей карповых и окуневых рыб, гольца и подкаменщиков. Молодь мирных рыб питается первые 2–3 недели после рассасывания желточного мешка организмами зоопланктона. Сравнительно активно рыбы питаются в условиях Катуни лишь четыре месяца в году (июнь–сентябрь), когда в реке наиболее развита их кормовая база.

Все виды рыб Катуни, кроме нельмы и налима, размножаются весной и в начале лета, в период высокого уровня воды в реке и ее придаточных водоемах. Нельма нерестится в октябре, налим - в декабре-январе. Больших по протяженности нерестовых миграций рыбы в реке не совершают. Нерестилища осетра, стерляди и нельмы расположены преимущественно в районе многоостровья в низовьях Катуни, где эти рыбы откладывают икру на галечный субстрат. На участке Катуни в зоне будущего водохранилища нерестилища ценных видов рыб не отмечены. Развитие оплодотворенных икринок у большинства рыб Катуни продолжается 10–14 суток, у тайменя – около 30, у нельмы – 160–180, у налима около 100–120 суток [Попов, 2007а]. Важными факторами, обеспечивающими успех нормального развития икры и роста личинок рыб Катуни, являются уровенный и температурный режимы. В среднемноголетнем разрезе процесс размножения рыб весной в низовьях Катуни происходит при высоких уровнях и сравнительно невысокой температуре воды (в створе с. Сростки 8-14°C). Существенное влияние, до настоящего времени практически не изученное, может оказывать на процесс размножения рыб многолетний забор песка и гравия на устьевом участке реки (в районе с. Шульгинка) [Антроповский, 1997].

Промысловый лов рыб в Катуни на всем ее протяжении не осуществляется в силу его нерентабельности из-за малочисленности рыб. Лов рыб рыбаками-любителями ведется в течение всего года с использованием главным образом удочковой и спиннинговой снасти, а также орудий пассивной добычи (в низовьях реки) – ловушек типа «вентерь».

2.14.3. О содержании в рыбах р. Катунь ртути

Важное место в свете рассматриваемого прогноза занимает проблема накопления в рыбах и других гидробионтах Катуни ртути [Васильев и др.,

1995; Попов, 2002б; Попов, Андросова, 2008]. Исследования, проведенные в конце 1980-х и в начале 1990-х годов, главным образом ИВЭП СО РАН, выявили сравнительно небольшие концентрации этого металла как в растениях, так и животных реки. Так, в 1989 г. на участке будущего водохранилища концентрация ртути в макрофитах составила 0,07-0,53 мкг/г (в среднем 0,19), в фитопланктоне -0.09-0.65 (0.14), в перифитоне -0.21-3.06 (0.35), в фитобентосе -0.11-0.98 (0,27), в зоопланктоне -0.07-1.34 (0,13), в зообентосе -0.09-1.043,56 (0,12) мкг/г сухой массы проб [Грошева, 1992]. В пересчете на сырую массу проб указанные значения концентраций в 3-5 раз меньше. В мышечной ткани хариуса из устьевых участков притоков Катуни на отрезке водохранилища содержание ртути равнялось 0,07-0,72 мкг/г (в среднем 0,25), тайменя -0.12-0.80 (0.21), окуня -0.09-0.76 (0.13) мкг/г сырой массы [Мошкин и др., 1990; Попов, 1996, 2001, 2002б]. Принятая в России допустимая остаточная концентрация (ДОК) ртути в мышечной ткани свежих рыбопродуктов (согласно СанПиН 2.3.2.560-96 и ГН 2.1.5.690-98) составляет 0,5 мкг/г сырой массы проб.

Исследованиями И. С. Островского с соавт. (1990) было выявлено, что концентрация ртути в печени тайменя и сибирского хариуса, отловленных в среднем течении Катуни летом 1989–1991 гг., не превышала в среднем 0,5 мкг/г сырой массы, а в мышцах была в 2–4 раза меньше. Больше, чем в мышцах, но меньше, чем в печени, оказалось Нд в содержимом желудков хариуса, а также в организмах зообентоса, являющихся одним из основных компонентов питания этого вида рыб. Несколько выше (до 0,85 мкг/г в пробах печени) оказалась концентрация металла в рыбах, отловленных в районе впадения в Катунь ее правого притока – р. Сумульты.

Низкая концентрация ртути (0,04–0,13 мкг/г сырой массы) в мышечной ткани рыб Катуни, в ее среднем течении, обнаружена в начале 1990-х годов [Папина и др., 1995; Эйрих, Папина, 2000]. При этом в исследованных пробах отмечена сравнительно невысокая доля (16–35 %) метилртути, что связано, по мнению авторов, с низким содержанием в реке как органических соединений, выступающих в роли лигандов ртути, так и метилирующих этот элемент бактерий, а также со сравнительно высокими значениями рН и повышенной концентрацией в воде ионов кальция. В отобранных нами в сентябре 2002 г. пробах мышечной ткани хариуса и ленка, выловленных в реке в 15 км выше проектируемого створа Катунской ГЭС, концентрация ртути равнялась в среднем 0,14 и 0,38 мкг/г сырой массы [Попов и др., 2002].

Вероятность высокого (в среднем выше ДОК) содержания в рыбах (прежде всего в мышечной ткани) Алтайского водохранилища ртути, на наш взгляд, небольшая. По опыту США, Канады и стран Европы, в рыбе водохранилищ фиксируется временное увеличение содержания этого металла, по сравнению с речными условиями, в 2–5 раз в первые 5–15 лет эксплуатации, после чего содержание ртути снижается до первоначального [Сухенко, 1989, 1995; Васильев и др., 1992; Сухенко, Васильев, 1995; Эдельштейн, 1998]. Это связано с выщелачиванием соединений ртути из затапливаемых почв и зависит, при прочих равных условиях, от площади покрытых водой почв и от величины зеркала водохранилища. Для водохранилищ с площадью зеркала ме-

нее 100 км² содержание ртути в рыбе увеличивается в 2–2,5 раза. При среднем содержании ртути в рыбе Катуни 0,2 мкг/г, в Алтайском водохранилище можно ожидать временного увеличения содержания металла в рыбе до 0,4-0,5 мкг/г сырой массы. Но нельзя полностью исключать возможность небольшого превышения ДОК содержания ртути в рыбе. Поэтому при строительстве и эксплуатации Алтайского гидроузла должен быть организован мониторинг ртути в воде, гидробионтах и рыбе. Отметим, что из всех водохранилищ Сибири превышение ДОК по ртути в мышечной ткани рыб выявлено только в верхней части Братского водохранилища, в воды которого этот элемент поступает со сточными водами химических предприятий по производству каустической соды, расположенных в городах Усолье-Сибирское и Саянск [Леонова, Бычинский, 1998; Карнаухова и др., 2000; Леонова, Андрулайтис, 2000; Леонова и др., 2000]. Сравнительно небольшие (в среднем не превышающие ДОК) концентрации ртути регистрируются нами с 1991 г. в мышечной ткани рыб Новосибирского водохранилища и его нижнего бьефа [Эйрих, Папина, 2000; Попов, 1995; Попов и др., 1995; Попов, Андросова, 2008].

2.14.4. Прогноз формирования ихтиоценоза Алтайского водохранилища

Исходя из параметров Алтайского водохранилища (табл. 13), особенностей организации и функционирования экосистем Катуни, основных черт биологии рыб этой реки и Верхней Оби в целом, в том числе Новосибирского водохранилища [Петкевич, Иоганзен, 1958; Феоктистов, 1970, 1976а; Сецко, 1976а, б; Вотинов, Касьянов, 1978; Кириллов, 1991; Соловов, 1997; Еньшина, Трифонова, 1998; Попов и др., 2000; Попов, 2000, 2005; Бабуева, 2005], с большой долей вероятности можно прогнозировать, что ихтиоценоз Алтайского водохранилища сформируется из тех видов рыб, которые обитают в пределах верхнего и среднего участков Катуни в настоящее время, а именно: ленка, тайменя, хариуса, ельца, речного гольяна, сибирского гольца, налима, окуня, ерша, пестроногого и сибирского подкаменщиков. Из них ленок, таймень и хариус будут обитать преимущественно в верхней части водохранилища и в его притоках. Гольян и голец предпочтут участки выклинивания водохранилища по притокам, с наибольшими для водохранилища температурами воды и наиболее активным произрастанием водной растительности – основы для размножения и развития кормовой базы для этих рыб. Елец, налим, окунь, ерш и подкаменщики расселятся по всей акватории водоема, но питаться и размножаться будут преимущественно в прибрежной зоне. Литораль водохранилища, включая участки выклинивания по главным притокам, будет основной зоной для нагула всех рыб водохранилища.

Нерест рыб водохранилища, кроме ленка, тайменя и хариуса, будет происходить преимущественно в пределах водохранилища, а указанные виды рыб, кроме того, могут подниматься на нерест вверх по Катуни и в ее притоки. Нерест всех весенненерестящихся рыб будет проходить в той же очередности, в какой он проходит в настоящее время, но в более поздние сроки, в соответствии с характером прогрева воды. Практически полное отсутствие мелководной зоны, ее слабый прогрев и высокие скорости течения воды в

Таблица 13

Некоторые проектные параметры водохранилища Алтайской ГЭС

Нормальный подпорный уровень (НПУ) – 490 м БСВ

Уровень мертвого объема (УМО) – 475 м БСВ

Протяженность при НПУ – 25 км

Площадь водного зеркала при НПУ – 12,1 км²

Статический объем – 0,2 км³

Полезная емкость (2 % летнего или 5 % зимнего стока реки) – 175 млн м 3

Средняя ширина – 500–700 м

Глубины: средняя – 17.4 м, максимальная – 50 м, на приплотинном участке – 35-40 м Характер донных грунтов – галечники с включением валунов с гравийно-песчаным заполнителем (20-30 %).

Характер регулирования стока – в рабочем режиме ГЭС сток не регулируется (при этом уровень воды близок к НПУ), полезная емкость используется в качестве аварийного запаса

Среднемноголетний сток реки в створе $\Gamma \Theta C - 17.2 \text{ км}^3 (\text{расход} - 530 \text{ м}^3/\text{c})$

Среднемного
летний сток половодного периода (апрель–август) – 13,2 км³, меженного периода (сентябрь–март) – 3,5 км³

Продолжительность осеннего ледохода – 11–37 сут

Средние сроки установления ледяного покрова – от середины ноября до конца декабря Особенности зимнего режима – формирование большого количества шуги, в том числе под ледяным покровом, толщиной до 4,5–5,0 м. В течение зимы размыв шуговых скоплений происходит медленно и не полностью

Толщина ледового покрова к концу зимы – в среднем 0,9–1,0 м, в суровые зимы – 1,2–1,3 м Очищение водохранилища ото льда – в среднем в середине мая

период размножения рыб (май-июнь) отрицательно повлияют на репродуктивный потенциал рыб в водохранилище. Основу питания мирных рыб водохранилища составят организмы перифитона и бентоса, в гораздо меньшей степени (главным образом молоди) — зоопланктона. Будут использоваться в пищу, особенно хариусом и ельцом, падающие на воду имаго воздушных насекомых. Хищные рыбы водохранилища будут питаться рыбами, а также крупными формами зообентоса. Условия для зимовки всех рыб водохранилища ожидаются благоприятными по параметру газового состава воды (высокому содержанию кислорода) и неблагоприятными в связи с большой степенью зашугованности русла реки под ледяным покровом.

Общая численность рыб в Алтайском водохранилище будет сравнительно низкой, но примерно в два раза большей на единицу площади водного зеркала, чем это имеет место в настоящее время в Катуни на участке будущего водохранилища. Рыбопродуктивность водохранилища вряд ли превысит 1 кг/га, в связи с чем промысловый лов рыб в этом водоеме будет нецелесообразен, а любительский, контролируемый органами рыбоохраны и санэпиднадзора (по содержанию в рыбах ртути), вполне возможен.

По мере формирования ихтиоценоза Алтайского водохранилища будет иметь место как пассивное (в результате выноса со стоком воды через плотину), так и активное (в силу миграционных свойств) попадание рыб всех видов (в том числе половозрелых особей) в нижний бьеф. В целом это явление мож-

но оценить как положительное, поскольку оно будет способствовать увеличению численности рыб в бедной по этому параметру Катуни, по крайней мере на участке до пос. Майма. Безусловно, часть особей, прежде всего молодь, будет гибнуть при прохождении через турбины ГЭС.

Следует отметить, что, в принципе, в Алтайском водохранилище могут найти благоприятные условия существования такие холодолюбивые (и ценные в товарном отношении) виды рыб, как пелядь и радужная форель, о чем свидетельствует опыт их вселения в ряд олиготрофных озер Алтая [Гундризер, 1972, 1975; Вершинин и др., 1979а, б; Собанский, 1979; Гундризер и др., 1981; Залозный и др., 2001]. Однако вселение в водохранилище рыб (как указанных, так и других), да и любых других гидробионтов следует проводить только после тщательного изучения последствий и с разрешения и под постоянным контролем научных и рыбоохранных организаций.

2.15. Прогноз формирования ихтиоценоза в Эвенкийском водохранилище

Прогноз формирования ихтиоценоза в любом проектируемом водохранилище целесообразно делать исходя из основных черт экологии видов рыб, обитающих в подлежащей зарегулированию реке, из условий обитания этих рыб в реке и в будущем водохранилище [Никольский, 1948; Шаронов, 1966; Терещенко и др., 1997, 2004].

2.15.1. Условия обитания рыб в р. Нижняя Тунгуска

Бассейн реки Ниж. Тунгуски расположен в пределах Среднесибирского плоскогорья, в зоне многолетней мерзлоты. Река берет начало на северном склоне Лено-Ангарского водораздела и впадает в Енисей на 67° с. ш. у пос. Туруханск. Длина реки 2989 км, площадь водосбора 473 000 км². Годовой сток Ниж. Тунгуски равен 118 км³, что составляет 19,7 % годового стока Енисея в устье. По величине годового стока Ниж. Тунгуска уступает из правых притоков Енисея только Ангаре (156 км³) [Плиткин, 1978]. Доля теплового стока Ниж. Тунгуски в таковом Енисея составляет 38 % в июне и 20–17 % в июлесентябре [Попов, 1983а].

Река Ниж. Тунгуска на своем протяжении делится на два характерных участка — верхний и нижний. На верхнем участке — от истока до устья р. Ниж. Кочемы — Ниж. Тунгуска течет в северном направлении по дну широкой долины, выработанной в толще осадочных песчано-глинистых пород. Ширина реки к с. Ербогачен достигает 200—300 м, в русле многочисленны небольшие перекаты и шиверы, местами встречаются пороги. От с. Наканно река поворачивает к западу и на остальном 1600-километровом участке пересекает Среднесибирское плоскогорье. Чередование твердых коренных пород с более мягкими обусловливает здесь то резкое расширение долины до 2—3 км, то превращение ее в узкое и глубокое каньонообразное ущелье, где в реке имеются пороги со скоростями течения воды 4—5 м/с. На участке между 1405 и 1192 км от устья (порог Хаку — пос. Кислокан) Ниж. Тунгуска представляет собой реку равнинного типа с обилием заливов, проток и поймен-

ных озер. К устью р. Илимпея ширина реки достигает 300–400 м, ниже последнего из своих притоков – р. Северной – 700–800 м (с глубинами от 20 до 100 м), при впадении в Енисей – около 1000 м [Ресурсы..., 1973].

Русло Ниж. Тунгуски на всем протяжении галечное или галечно-каменистое, местами скалистое. Пойма реки развита крайне слабо в виде коротких и узких участков, которые тянутся прерывистой узкой лентой вдоль реки. Притоки имеют горный характер: быстрое течение, каменистое русло, большой уклон, наличие порогов; долины их на многих участках представляют глубокие ущелья. Ряд притоков (реки Виви, Учами, Тутончана, Северная и др.) протекают через древние ледниковые озера [Ресурсы..., 1973].

Основными источниками питания Ниж. Тунгуски являются снеговое, доля которого в годовом стоке составляет более 50 %, и дождевое. Доля грунтового питания весьма незначительна. Во время весеннего половодья (майиюнь), сформированного талыми снеговыми водами и проходящего в виде одной мощной волны, уровень воды в реке резко поднимается. Амплитуда колебания уровня в верховьях реки составляет в этот период 2–4 м, в среднем течении – 10–15 м, в нижнем – 20–30 м. Период низкого летнего стока обычно наступает в августе (в отдельные годы в июле) и заканчивается в октябре. Летне-осенняя межень длится в среднем 30-60 дней и прерывается двумятремя паводками после кратковременных, но интенсивных дождей. На участке реки, ориентированном с востока на запад, паводки от летних дождей усиливаются талыми водами, приносимыми правыми притоками (реки Кочечумо, Виви, Тутончана, Северная), берущими начало в лесотундровой зоне, где таяние снега несколько задерживается в силу климатических условий. В течение года сток воды в Ниж. Тунгуске, по замерам в районе Большого порога (120 км от устья), распределяется следующим образом: весной 62,5 %, летом 19,6, осенью 12,7, зимой 5,2 %. Средняя скорость течения в межень колеблется от 0,6–0,8 м/с на плесах до 4,0–5,0 м/с на порогах [Ресурсы..., 1973].

Замерзает Ниж. Тунгуска на всем протяжении почти одновременно, в среднем по многолетним данным – между 20 и 30 октября. Период ледового режима длится 197–217 дней, при минимуме 169 и максимуме 231 день. Ледоход в верховьях реки обычно начинается 9–10 мая, в среднем и нижнем течении – на 1–2 недели позднее [Ресурсы..., 1973].

Воды Ниж. Тунгуски большую часть года прозрачны. Концентрация взвешенных веществ в воде незначительная на всем протяжении реки и изменяется от 0,1 до 40 мг/л, при максимальном значении до 176 мг/л во время весеннего половодья. Среднемесячные температуры воды в реке (у пос. Кислокан) составляют: в мае 0,8 °С, июне 12,0, июле 19,1, августе 15,8, сентябре 7,2 °С. Минерализация вод реки на устьевом участке в период открытой воды колеблется в пределах 73–119 мг/л, зимой – 318–328 мг/л. У пос. Тура сумма минеральных ионов в воде в зимние месяцы достигает 1500 мг/л в связи с выходом на этом участке реки сильно минерализованных подземных вод [Домышева, 1981]. Характерным для реки является высокое содержание в воде гумусовых веществ, о чем свидетельствуют показатели перманганатной и

бихроматной окисляемости – от 1,6 до 17,9 мг O_2 /л и от 15 до 64,9 мг O_2 /л соответственно. Отношение перманганатной окисляемости к бихроматной изменяется в пределах 10–35 в летний и 49–77 в весенний периоды в связи с преобладанием летом легкоокисляемых органических веществ, а весной – трудноокисляемых, поступающих с водосбора. Величина водородного показателя (рН) изменяется в пределах 6,45–8,05, с наименьшими значениями в период весеннего половодья. Содержание в воде кислорода сравнительно высокое на всем протяжении реки весной, летом и осенью (7–12,5 мг/л), но снижается на многих участках зимой (до 0,5–0,9 мг/л) и лишь на незамерзающих перекатах достигает 7 мг/л [Ресурсы..., 1973; Кузьмина, 1986].

Для всех групп гидробионтов Ниж. Тунгуски характерно сравнительно небольшое видовое разнообразие и развитие (численность и биомасса). В составе фитопланктона в реке выявлено 230 видовых и внутривидовых таксонов истинно планктонных и 41 – бентосных водорослей. Среди планктонных водорослей хлорококковые представлены 85 видами и внутривидовыми формами, золотистые – 43, диатомовые – 48, синезеленые – 19, десмидиевые – 13, вольвоксовые -5, желтозеленые -4, эвгленовые -2, зигнемовые -2, улотриксовые – 1 [Кузьмина, 1986]. В период ледового режима в пробах из нижнего участка реки обнаружены преимущественно диатомовые водоросли, которые преобладают по биомассе в альгоценозе и в течение всего периода открытой воды, за исключением конца сентября, когда по этому параметру лидируют золотистые. Максимальные значения развития фитопланктона в 1979–1981 гг. отмечены в конце августа – 2,3 млн кл./л и 1,63 г/ m^3 , с наибольшим удельным весом диатомовых (более 1 млн кл./л) и золотистых (также более 1 млн. кл./л). 31 июля 1979 г. в Ниж. Тунгуске у пос. Тура численность планктонных водорослей равнялась 5.9 млн кл./л, бентосных -0.5 млн кл./л [Кузьмина, Леонова, 1983; Кузьмина, 1986]. В июле 2003 г. в составе альгоценоза реки у пос. Тура преобладали диатомовые (65 % от общего числа таксонов), зеленые (28 %) и синезеленые (5 %), вклад пиррофитовых водорослей был незначителен. В пробах, отобранных на этом участке 30 июля, численность клеток фитопланктона составила 2,1 млн кл./л, биомасса -0,593 мг/л [Глущенко, Прокушкин, 2005].

Зоопланктон Ниж. Тунгуски, включая притоки и озера, представлен 79 видами, из которых 36 коловратки, 19 копеподы и 24 кладоцеры. Преобладают в реке холодолюбивые реофильные виды, с небольшой долей лимнофильных форм, попавших в реку из озер. Суммарная численность зоопланктеров в реке составляет в июне 6 тыс. экз./м³, в июле -20, в августе -18 тыс. экз./м³, биомасса соответственно 65, 25 и 10 мг/м³. В притоках численность зоопланктона летом колеблется от 0,8 (р. Нимдэ) до 22,4 тыс. экз./м³ (р. Иритка), биомасса - от 0,45 (р. Нимдэ) до 282 мг/м³ (р. Ейка). В пойменных озерах численность зоопланктона достигает 833 тыс. экз./м³, биомасса -9881 мг/м³ [Шевелева, Шишкин, 1984]. Основу зообентоса реки составляют личинки поденок, ручейников, тендипедид, веснянок, симулиид, моллюски, амфиподы, олигохеты. Численность и биомасса донных и придонных (амфиподы) организмов в русле реки невелика и составляет в июне—сентябре 300-1500 экз./м² и 0,3-1,2 г/м² [Коновалова, Попов, 1983].

Рыбы в бассейне Ниж. Тунгуски (русле реки, ее притоках и соединяющихся с реками озерах) представлены 30 видами. Это сибирский осетр, стерлядь, ленок, обыкновенный таймень, арктический голец, сиг-пыжьян, чир, пелядь, сибирская ряпушка, тугун, обыкновенный валек, нельма, сибирский хариус, щука, серебряный карась, золотой карась, сибирский пескарь, язь, сибирский елец, гольян Чекановского, озерный гольян, речной гольян, плотва, сибирский голец-усач, сибирская щиповка, налим, обыкновенный ерш, речной окунь, пестроногий подкаменщик, сибирский подкаменщик; из круглоротых в реке отмечена сибирская минога [Попов, 1980а, 1983а, б, 1990]. Для сравнения укажем, что в бассейне Енисея обитают два вида миног (тихоокеанская и сибирская) и 46 видов рыб, в том числе 8 вселенцев [Куклин, 1999; Попов, 2007а, б], в бассейне Подкаменной Тунгуски – минога и 22 вида рыб [Заделенов и др., 2006], в бассейне р. Курейки, в глубоких проточных озерах плато Путорана и в бассейне р. Хантайки – сибирская минога и по 23 вида рыб [Попов, 1980б, в; Сиделев, 1981; Разнообразие..., 1999; Романов, 2004].

Почти все виды рыб Ниж. Тунгуски являются туводными и больших по протяженности миграций (нагульных и нерестовых) не совершают. Но некоторые виды рыб представлены в Ниж. Тунгуске не только местными, сравнительно небольшими по численности стадами, но и заходят в низовья реки из Енисея. Это относится к стерляди, преимущественно неполовозрелые особи которой в числе до нескольких десятков тысяч поднимаются ежегодно на нагул до пос. Ногинск (300 км от устья), нельме, молодь которой изредка вылавливается на нижнем 600-километровом участке реки, чиру, нерестовое стадо которого численностью до 10 тыс. экз. поднимается в Ниж. Тунгуску на нерест на расстояние до 200–250 км от устья, сигу и сибирской ряпушке, которые также заходят в низовья Ниж. Тунгуски на нерест, но в небольшом числе и не каждый год [Попов, 1983б].

Распределение туводных рыб в Ниж. Тунгуске весьма неравномерное. Например, ленок, таймень и хариус могут отсутствовать на участках реки с замедленным течением и сравнительно высокими температурами воды летом. Напротив, щука, гольяны, плотва и щиповка редки или отсутствуют совсем на порожистых участках с быстрым течением. Осетр, стерлядь, нельма, чир, пелядь и ряпушка встречаются в основном в пределах нижнего участка Ниж. Тунгуски. Арктический голец известен только в глубоком (192 м) олиготрофном оз. Виви, из которого вытекает одноименный правый приток Ниж. Тунгуски; в реках Виви и Ниж. Тунгуска эта рыба не встречается. Валек обитает в притоках горного типа и в Ниж. Тунгуску выходит изредка и в небольшом числе. Караси, особенно золотой, живут только в пойменных мелководных озерах. На участках Ниж. Тунгуски с невысокими скоростями течения и хорошо прогревающимися водами предпочитают селиться пескарь, озерный гольян, окунь [Попов, 19836; Коновалова, Попов, 1983].

По типу питания большинство видов рыб Ниж. Тунгуски относится к бентофагам. К типичным хищникам следует отнести только тайменя, нельму, щуку и налима, но и у них, особенно у молоди, в желудочно-кишечном тракте нередко встречаются беспозвоночные животные и даже остатки гидрофитов. Типичные планктофаги, основу рациона которых составляет зоопланк-

тон, в Ниж. Тунгуске, как и в целом в водоемах Сибири [Попов, 2007а], отсутствуют. Наибольшая активность питания у рыб Ниж. Тунгуски наблюдается в летние месяцы [Коновалова, Попов, 1983].

По характеру размножения все виды рыб Ниж. Тунгуски являются полицикличными, т. е. нерестятся со времени наступления половой зрелости и до конца жизни. Однако, как и в других реках Субарктики Сибири [Решетников, 1980; Попов, 2007а], у таких рыб Ниж. Тунгуски, как осетр, стерлядь, арктический голец, всех представителей семейства сиговых, налима, нерест может быть неежегодным, что связано с длительным восстановлением у них генеративной системы в условиях слаборазвитой кормовой базы и краткого периода активного нагула. Следует отметить и другую особенность в биологии указанных видов рыб Ниж. Тунгуски – растянутость полового созревания одного поколения на несколько лет, что также снижает их репродуктивный потенциал.

Нерест у всех рыб Ниж. Тунгуски единовременный, в том числе у порционно нерестящегося на юге Сибири ерша [Петлина, 1967]. Почти все виды рыб реки размножаются весной – в начале лета, но арктический голец и сиговые нерестятся осенью, нередко подо льдом, а налим – в декабре—феврале. Вскоре после освобождения Ниж. Тунгуски от ледяного покрова, часто еще во время ледохода, приступает к размножению щука. Вслед за щукой нерестятся такие виды рыб, как елец, язь, плотва, ерш, окунь и др. Преимущественно в июле выметывают икру караси, пескарь, гольяны, голец-усач, сибирская щиповка. Осенью, по мере снижения температуры воды, первым начинает нереститься тугун, затем нельма, пелядь, сиг и чир [Богданов, 1997].

В качестве нерестового субстрата рыбы Ниж. Тунгуски используют растительность или откладывают икру непосредственно на донный грунт: песчаный, песчано-галечный или каменистый, который может быть в разной степени заиленным. К рыбам первой группы — фитофилам — относятся щука, караси, язь, озерный гольян, плотва, голец-усач и окунь. Большинство из них выметывает икру как на вегетирующую, так и на отмершую растительность. Преимущественно на каменистый грунт откладывают икру ленок, таймень, сиг, хариус, оба вида подкаменщиков. К псаммолитофилам, выметывающим икру на песчано-галечный (или галечно-песчаный) грунт, относятся осетр, стерлядь, арктический голец, чир, пелядь, сибирская ряпушка, валек, нельма, пескарь, елец, гольян Чекановского, речной гольян, щиповка, налим и ерш. Елец и ерш могут выметывать икру и на растительность.

Количество откладываемых (выметываемых) самкой икринок в течение одного сезона размножения колеблется у рыб Ниж. Тунгуски от нескольких десятков и сотен (подкаменщики) до нескольких тысяч, десятков и сотен тысяч: до 3,5 тыс. – у щиповки, до 3–8 тыс. – у речного гольяна, до 9 тыс. – у арктического гольца, до 10–11 тыс. – у тугуна, до 16 тыс. – у ленка, до 20–22 тыс. – у валька и хариуса, до 30 тыс. – у гольца-усача, до 30–50 тыс. – у ельца и ерша, до 85 тыс. – у озерного гольяна, до 100 тыс. – у стерляди, до 150–160 тыс. – у окуня и плотвы, до 160–170 тыс. – у чира, до 200–210 тыс. – у сига, до 300 тыс. – у щуки, золотого карася, язя, до 400 тыс. – у серебряного карася, до 600 тыс. –

у нельмы. Самка осетра выметывает за сезон размножения до 1 млн икринок, налима – до 3,0–5,5 млн икринок [Попов, 2007а].

У тех рыб Ниж. Тунгуски, которые нерестятся весной и в начале лета в условиях сравнительно невысоких температур воды (щука, елец, язь, плотва и др.), развитие оплодотворенных икринок длится 10-15 суток. У осетра и стерляди, размножающихся летом при более высоких температурах воды, инкубационный период короче и обычно составляет 4-7 суток. Таймень, ленок и хариус размножаются в притоках Ниж. Тунгуски в условиях относительно низких температур воды, в связи с чем период эмбрионального развития у них длительный и при температуре воды 8-9 °C составляет: у хариуса 20-25 суток, у тайменя -15-49, у ленка -28-38 суток. У рыб Ниж. Тунгуски, нерестящихся осенью, оплодотворенные и развивающиеся икринки находятся в интервале температур от близкой к 0 до 4 °C в течение нескольких месяцев, вплоть до вскрытия ледяного покрова. В отличие от рыб, нерестящихся весной, у рыб этой экологической группы заметное повышение температуры воды в период инкубации приводит, как правило, к гибели развивающейся икры [Черняев, 1982].

Для всех представителей ихтиофауны Ниж. Тунгуски характерна сравнительно невысокая численность, причины чего указаны выше. Из промысловых рыб наиболее многочисленными являются хариус, ленок, налим, на участках с наличием пойменных водоемов – щука, язь, елец и окунь. Осетр в середине XX в. добывался в пределах нижнего 400-километрового участка реки в количестве около 100 экз. в год, отдельные особи имели массу тела 50 кг (Q); в настоящее время осетр в уловах крайне редок [Попов, 1980а, 19836]. В целом промысловый лов рыб в Ниж. Тунгуске в последние годы практически отсутствует. Общий возможный вылов рыбы, рассчитанный по величине кормовых ресурсов, составляет около 600 ц, в том числе на участке от пос. Тура до устья реки – не более 50 ц [Попов, 1980а, 19836].

2.15.2. Прогноз формирования ихтиоценоза Эвенкийского водохранилища

В 1988 г. «Ленгидропроектом» им. С. Я. Жука было подготовлено ТЭО строительства Туруханской ГЭС на р. Ниж. Тунгуске, однако проект не был реализован. В настоящее время работы в этом направлении возобновлены и прорабатываются два варианта ТЭО: 1) сооружение плотины на 59 километре от устья реки, 2) сооружение плотины на 120 километре от устья реки. Необходимые для целей настоящей работы проектные параметры Эвенкийского водохранилища (по второму варианту) отражены в табл. 14.

К приведенной в табл. 14 информации следует добавить, что при средней ширине водохранилища 3–5 км по всей его длине будет наблюдаться чередование расширенных и суженных участков. Суженные участки ложа представляют собой каньонообразные долины с крутыми, часто отвесными склонами. В целом по морфометрическому строению водохранилище относится к русловому типу.

Расчетная температура в поверхностном слое воды на разных участках водохранилища указана в табл. 14. Дополнительно отметим, что в июне, пос-

Некоторые проектные параметры Эвенкийского водохранилища

Установленная мощность ГЭС – 12 млн кВ

Расположение подпорных сооружений – 120-й км от устья р. Ниж. Тунгуска

Нормальный подпорный уровень (НПУ) – 200 м БСВ

Уровень мертвого объема (УМО) – 188 м БСВ

Объем при НПУ – 409.4 км^3

Объем при $УМО - 308,4 \text{ км}^3$

Площадь водного зеркала при НПУ – 941 тыс. га

В том числе площадь затапливаемых земель – 868 тыс. га

Площадь водного зеркала при УМО – 740 тыс. га

Площадь мелководий с глубинами до 2 м – 37 тыс. га

Протяженность при НПУ – 1215 км

Ширина: преобладающая – 3–5 км, на отдельных участках – до 10 км, на участках сужения – 1–1,5 км; на нижнем 200-километровом участке – в среднем 3 км

Глубина: средняя – 44 м, максимальная – 187 м; на нижнем 200-километровом участке – в среднем 90 м

Коэффициент водообмена – 0,3

Характер донных грунтов – галечники с включением валунов с гравийно-песчаным заполнителем и разной степенью заиления

Характер регулирования стока – многолетнее, годовое, суточное

Сроки замерзания, вскрытия и очищения ото льда соответственно: верхняя зона — 15–20.X, 19.V, 29.V; средняя зона — 20.XI, 05.VI, 10.VI; у плотины — 28.XI, 15.VI, 20.VI. В нижнем бъефе до устья реки и на 20–40 км по Енисею прогнозируется полынья

Толщина ледового покрова к концу зимы – в среднем 120–130 см, в теплые зимы – 60–80 см, в холодные зимы – до 180 см

Температура воды в июне–июле в поверхностном слое: в зоне выклинивания – 16–19 °C, в средней зоне – 11–15, у плотины – 8–15 °C

ле очищения водохранилища ото льда, вода прогревается в верхней зоне (пос. Кислокан) до 12 °C, в средней зоне – до 5 и у плотины – до 2 °C. Осенью наблюдается обратная картина: в верхней зоне температура воды составляет в сентябре 7,2, в октябре – 0,3 °C, в средней зоне – 10 и 5, у плотины – 11 и 7 °C соответственно. В придонном 60–80-метровом слое температура воды в течение года меняется мало, в летний период при НПУ она будет равна 3,5–4,5 °C, зимой – 2,5 °C. Летом разность температур воды в поверхностном слое и на глубине достигает 7–12 °C.

Гидрохимический режим водохранилища прогнозируется с относительно невысокой минерализацией вод: в средний по водности год сумма ионов составит от 85–90 мг/л в период половодья и до 125–154 мг/л в период зимней межени. Содержание биогенных элементов в воде водохранилища по сравнению с рекой увеличится. От 85 до 92 % органических веществ и до 96 % нитратного азота будут поступать в водохранилище с речным стоком. Концентрация кислорода в воде водохранилища на большей части его акватории ожидается достаточной для гидробионтов (включая рыб) в летний период, но в период ледового режима, а на больших глубинах и летом, содержание этого элемента может снижаться до критических значений на участках с большой

массой растительности, залитой водами. Летним заморам будет благоприятствовать расслоение водных масс в зонах температурного скачка, препятствующее перемешиванию воды. Как отмечалось выше (см. разд. 1.1), в Хантайском водохранилище обширные зимние заморы и насыщение воды сероводородом на глубоководных участках зафиксированы в 1983—1985 гг., т. е. через пять-семь лет после образования этого водоема [Гидрохимические... исследования..., 1986].

Основные гидробиологические характеристики Эвенкийского водохранилища будут близки к таковым других глубоких водохранилищ Сибири, особенно северным. В фитопланктоне водохранилища по количественному развитию будут преобладать диатомовые и золотистые водоросли, летом в верхнем слое пелагиали при кратковременном прогреве воды – некоторые виды синезеленых. Поступление в воду экстрагированной из залитых торфяников и болотных почв органики гумусового происхождения вызовет усиленное развитие криптофитовых и динофитовых (Rhodomonas, Gymnodinium) водорослей. В заливах водохранилища в первые годы после его наполнения в августе-сентябре будет наблюдаться «цветение» воды в результате активного развития синезеленой водоросли Aphanizomenjn flos-aquae. В литорали водохранилища существенную роль в продуктивности альгоценоза будут играть бентосные формы указанных групп водорослей и водоросли перифитонных ценозов. В первые годы после наполнения водохранилища до НПУ биомасса летнего фитопланктона будет достигать в пелагиали 2-3 г/м 3 . Высшая водная растительность в Эвенкийском водохранилище будет развита крайне слабо. Лишь в заливах она будет представлена немногочисленными видами гидрофитов с невысокими показателями фитомассы.

Зоопланктон в Эвенкийском водохранилище будет формироваться преимущественно за счет озерных форм. Из рачков в открытой части водохранилища будут преобладать Daphnia longispina, Bosmina obtusirostris, в заливах — зарослевые Sida crystalline, Diaphanosoma brachyurum; из коловраток массовое развитие ожидается у Polyarthra major, Conochilus unicornis. Биомасса зоопланктона летом в открытой части водохранилища составит 300— 500 мг/м³, в заливах водохранилища и в прибрежной зоне она будет заметно выше [Шевелева, Шишкин, 1984]. В Курейском водохранилище, близком по совокупности абиотических характеристик к Эвенкийскому, численность зоопланктона в летний период 1989 г. (завершение наполнения водохранилища до НПУ) составила 4,1 тыс. экз./м³, биомасса — 157 мг/м³, в 1991 г. — 14,3 и 171,7, в 1992 г. — 32,5 тыс. экз./м³ и 314,5 мг/м³; во все указанные годы по численности доминировали коловратки, по биомассе — кладоцеры [Клеуш, 1996].

Бентосные зооценозы в Эвенкийском водохранилище будут заметно различаться по таксономическому разнообразию, численности и биомассе в зависимости от глубин и характера грунтов. Существенное отрицательное влияние на организмы зообентоса будет оказывать уровенный режим водохранилища. По аналогии с ангарскими, Красноярским и Саяно-Шушенским водохранилищами [Ербаева и др., 1984, 1998; Гольд и др., 1985; Вышегородцев и др., 2005] в Эвенкийском водохранилище в пределах верхней литорали (от уреза воды до глубины 4–5 м) будут преобладать амфиподы и личинки тенди-

педид и, в меньшей степени, личинки веснянок, поденок, ручейников. Нижняя литораль (в пределах изобат 5–14 м) будет заселена преимущественно личинками тендипедид. В бентосе профундали будут преобладать олигохеты. Летом биомасса зообентоса составит в среднем 3–5 г/м² в прибрежной зоне и 1–1,5 г/м² – на глубине 15–20 м. В Хантайском водохранилище в августе 1973 г. в прибрежной зоне на глубине 5 м численность бентосных организмов составляла в среднем 67 экз./м², биомасса – 0,62 г/м²; в среднем по водохранилищу биомасса зообентоса равнялась 3 г/м² [Тюльпанов, 1975]. В Красноярском водохранилище в летний период 1979–1981 гг. на глубине 15–20 м отмечена максимальная численность бентосных животных – в среднем 22 тыс. экз./м²; на глубине 20–25 м этот показатель равнялся всего 0,9 тыс. экз./м² [Скопцова, 1983].

В целом по степени видового разнообразия и уровню развития (численности и биомассе) организмов планктона и бентоса Эвенкийское водохранилище сформируется как олиготрофный, малокормный для рыб водоем.

В состав ихтиофауны Эвенкийского водохранилища на первом этапе его формирования войдут все виды рыб, указанные выше для р. Ниж. Тунгуска, кроме тугуна, нельмы, золотого карася и гольяна Чекановского. Однако сравнительно быстро видовой состав ихтиоценоза в нем заметно изменится: рыбы-реофилы переместятся в зоны выклинивания притоков и лишь в небольшом числе будут встречаться в самом водохранилище, рыбы-лимнофилы (карась, озерный гольян и др.) предпочтут мелководные участки заливов, а рыбы-лимнореофилы составят основу ихтиоценоза водохранилища.

Из семейства осетровых в верхней зоне водохранилища будет встречаться в небольшом числе стерлядь и, возможно, осетр, как это наблюдается в Новосибирском водохранилище [Еньшина, Трифонова, 1998]. Из семейства лососевых в притоках и верхней зоне Эвенкийского водохранилища будут обитать ленок и таймень; арктический голец в водохранилище будет отсутствовать. Из семейства сиговых наиболее широко распространенным в Эвенкийском водохранилище, особенно в первые 10–15 лет, будет сиг и, возможно, ряпушка и пелядь, как это наблюдалось в Хантайском и Курейском водохранилищах [Куклин, 1996; Романов, Карманова, 2004]. Чир будет встречаться в небольшом числе в заливах, валек - в притоках. Численность сиговых рыб в Эвенкийском водохранилище ожидается сравнительно невысокой. Причин этого несколько: сравнительно бедная кормовая база, ограниченность участков с оптимальными условиями нереста и развития молоди, ухудшение условий дыхания в связи с невысокой степенью проточности воды в водохранилище, особенно зимой. В условиях водохранилища неизбежна гибель заметной доли икринок сиговых при сработке уровня воды до УМО (и ниже) и осушении (и частичном промерзании) донных грунтов, как это отмечалось в Вилюйском водохранилище [Кириллов, Тяптиргянов, 1975] и многих озерах Якутии [Венглинский, 1998].

Многочисленным видом рыб в Эвенкийском водохранилище в 10–15 первых лет его существования будет щука. Из семейства карповых в этом водоеме будут обитать язь, елец, гольяны и плотва, но наиболее многочисленной из них будет плотва, что является результатом высоких адаптивных спо-

собностей этого вида рыб к условиям жизни в сибирских водохранилищах. Серебряный карась, пескарь и гольяны будут в небольшом числе встречаться на мелководных участках Эвенкийского водохранилища, в условиях повышенных, по сравнению с основной акваторией, температур воды. Немногочисленным в водохранилище будет и язь, который малочислен и в других водохранилищах Сибири, а в Вилюйском и Колымском отсутствует.

Из семейства окуневых в Эвенкийском водохранилище, как и во всех других сибирских водохранилищах [Мамонтов, 1977; Купчинская, 1984; Биология..., 1987; Клеуш, 1996; Куклин, 1996; Вышегородцев и др., 2005; Евграфов, 2006; Попов, 2008], будет широко распространен обыкновенный окунь, малочисленным – обыкновенный ерш. Из семейства тресковых в этом водохранилище будет сравнительно многочислен налим – холодолюбивая рыба, широко распространенная на территории Сибири и предпочитающая селиться в реках и олиготрофных озерах с каменистым, галечно-каменистым и песчаным дном [Попов, 2007а].

По нашему мнению, основными промысловыми видами рыб в Эвенкийском водохранилище будут щука, плотва, окунь и налим, в качестве второстепенных – сиг, елец, ерш, возможно, ряпушка. По мере разложения в водохранилище затопленной растительности и ухудшения условий для нереста рыб-фитофилов заметно снизится в уловах доля щуки. Рыбопродуктивность водохранилища также будет снижаться. В первые 5–10 лет вылов рыб составит из расчета 1,5–2 кг на гектар площади водоема при НПУ, в последующие годы он снизится до 1–1,5 кг/га [Попов, 2009а].

Глава 3

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИХТИОФАУНЫ И ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ

Данная глава начинается с краткого изложения сведений о составе ихтиофауны и особенностях распространения рыб на территории Сибири в целом, что позволит более наглядно представить то место, которое занимают рыбы водохранилищ Сибири в общей ихтиологической картине этой географической страны. Во второй части главы содержится характеристика ихтиофауны водохранилищ Сибири по семействам и фаунистическим комплексам, приведены сведения по экологии наиболее многочисленных промысловых видов рыб этих водоемов. Завершает главу анализ влияния на рыб и их вылов уровенного режима водохранилищ.

3.1. Состав ихтиофауны и особенности распространения рыб на территории Сибири

В настоящее время в водоемах Сибири обитают 2 вида миног и 96 видов и подвидов пресноводных костных рыб [Попов, 2007а, б, 2009б; Ророу, 2009]. Арктический голец Salvelinus alpinus (Linnaeus, 1758) представлен в водоемах плато Путорана, Таймыра, Забайкалья и северо-восточной Сибири многочисленными локальными популяциями, некоторым из которых присвоен видовой статус. Нами, вслед за многими авторами [Савваитова и др., 1980; Романов, 1985, 2004, 2005; Савваитова, 1989, 1991; Алексеев и др., 1997, 1999, 2000; Павлов, 1997; Васильева, 1999, 2004; Осинов и др., 2003; Самусенок и др., 2006], эти популяции гольца рассматриваются в составе полиморфного комплекса Salvelinus alpinus.

В качестве самостоятельного вида нами, как и рядом других авторов [Бодали и др., 1994; Васильева, 1999, 2004; Неронов и др., 2002; Богуцкая, Насека, 2004; Суханова, 2004], рассматривается омуль из оз. Байкал, в качестве подвида — сиг-пыжьян, для которого, как и для других представителей вида *Coregonus lavaretus*, характерна высокая биологическая пластичность и сложная внутривидовая структура [Шапошникова, 1977; Решетников, 19796, 1980, 1995, 2000; Пичугин и др., 1995; Василье-

ва, 1999]. Однако в ряде работ [Пирожников и др., 1975; Вилер, 1983; Богуцкая, Насека, 2004] сиг-пыжьян фигурирует в статусе вида *C. pidschian* (Gmelin, 1789).

В ранге вида в список рыб Сибири нами включен сиг Правдина C. pravdinellus Dulkeit, 1949, обитающий в бассейне Телецкого озера вместе с телецким сигом и чаще всего фигурирующий в современной ихтиологической литературе как подвид C. lavaretus pravdinellus. В статусе вида этот сиг был описан Д. Дулькейтом [1949], но затем А. Н. Гундризером [1973] понижен до подвидового ранга. Правомерность возврата ему видового статуса подтверждается существенными различиями в морфологии и экологии обитающих совместно телецкого сига (обычно включаемого в состав подвида С. lavaretus pidschian) и сига Правдина и их полной репродуктивной изоляцией (гибриды не известны). Этой же точки зрения на статус сига Правдина придерживаются Н. А. Бочкарев и Е. И. Зуйкова [Бочкарев, 1996, 1998, 2000а, б; Бочкарев, Зуйкова, 2006], осуществившие тщательные многолетние исследования морфологии и экологии сигов Телецкого озера. В статусе вида включен сиг Правдина в сводку Н. Г. Богуцкой и А. М. Насеки [2004] и монографию А. С. Голубцова и Н. П. Малкова [2007]. В этом же ранге фигурирует в сводке Н.Г.Богуцкой и А.М.Насеки [2004] и телецкий сиг *C. smitti* Warpachowski, 1901; нами этот сиг включен в список рыб Сибири в качестве подвида [Попов, 2007а, 2009а, б]. В качестве политипического вида принимается в настоящей работе сибирский хариус Thymallus arcticus (Pallas, 1776), для которого, как и для лососевых и сиговых рыб, выявлена высокая степень изменчивости морфологических признаков [Романов, 2004, 2005; Зиновьев, 2005а, б; Голубцов, Малков, 2007].

Не включены нами в список рыб Сибири кета Oncorhynchus keta (Walbaum, 1792) и горбуша O. gorbuscha (Walbaum, 1792), поскольку достоверные сведения о их размножении в водах Сибири отсутствуют; европейская корюшка, или снеток Osmerus eperlanus (Linnaeus, 1758), вселенная в 1930-х годах и обитающая до настоящего времени только в оз. Большой Кисегач Челябинской области [Мухачев, 2002]; белый толстолобик Нуроphthalmichthys molitrix (Valenciennes, 1844), спорадически проникающий из рыбоводных хозяйств в речную систему Оби [Колосов, Скалон, 2004]; амурский язь Leuciscus waleckii (Dybowski, 1869), указание на присутствие которого в оз. Арахлей и Степном водохранилище (Забайкалье) встречено нами только в работе Кухарчука (1991); вьюн Misqurnus sp., отмеченный О. В. Трифоновой (ЗапСибНИИ водных биоресурсов и аквакультуры, устное сообщение) в одном из озер в Красноозерском районе Новосибирской области (отловленные особи до вида не определены); канальный сомик Ictalurus punctatus (Rafinesque, 1818), выращиваемый в Беловском водохранилище [Колосов, Скалон, 2004], и бычок-цуцик Proterorhinus marmoratus (Pallas, 1814), на поимки которого вблизи Абалакского осетрового рыборазводного завода, расположенного на Нижнем Иртыше, указывает И. С. Мухачев [2002, 2006].

Для сравнения укажем, что в бассейнах азиатских рек, расположенных южнее, обитает существенно большее число видов рыб. Например, в бассейне Амура – 139, в том числе 108 видов-аборигенов [Новомодный и др., 2004],

Хуанхэ – 150, Сицзян – 239, Янцзы – 401 [Чен Юфен и др., 2002]. Основная причина относительно небольшого видового разнообразия ихтиофауны Сибири – холодный климат, который определяется прежде всего ограниченным притоком солнечной энергии и охлаждающим воздействием Северного Ледовитого океана. Факторами, ограничивающими видовое разнообразие ихтиофауны Сибири, являются также: 1) сравнительно невысокая степень разнообразия биотопов; 2) наличие заморных явлений (дефицита кислорода) во второй половине зимнего периода во многих реках и озерах, особенно в бассейне Оби; 3) существенное или полное промерзание многочисленных небольших по площади и объему воды озер, расположенных в высокогорьях на юге и в лесотундре и тундре на севере Сибири. Сказанному не противоречит высокое видовое разнообразие рыб Байкала (61 вид и подвид без учета ихтиофауны притоков), для которого характерна биотопическая мозаичность по вертикали и по горизонтали, широкий диапазон температуры воды, высокая теплоемкость, прозрачность и насыщенность воды кислородом, большое число (более 300) притоков, с водами которых в озеро поступает не только тепло, но и значительное количество биогенов. С высоким разнообразием экологических ниш и их уникальностью на больших глубинах в значительной степени связан и эффект эндемичности не только рыб, но и многих других гидробионтов Байкала [Кожов, Мишарин, 1958; Кожов, 1962; Биоразнообразие..., 1999; Сиделева, 2004].

Из 96 видов рыб, населяющих водоемы Сибири, 80 являются аборигенами и 16 – интродуцированными в водоемы региона человеком или попавшими в них в той или иной степени случайно. Больше всего вселенцев среди карповых – 6 видов и амурская форма серебряного карася Carassius auratus (Linnaeus, 1758), затем следуют лососевые (форели) и сиговые (сиг-лудога Coregonus sp. и рипус C. albula (Linnaeus, 1758)). К сравнительно широко расселившимся и относительно многочисленным в водоемах Сибири можно отнести только 2 вида – леща Abramis brama (Linnaeus, 1758) и судака Sander lucioperca (Linnaeus, 1758), являющихся промысловыми рыбами в бассейне Оби [Терентьева, Мухачев, 2006; Экология..., 2006], а лещ еще и в бассейне Енисея [Куклин, 1999]. К промысловым рыбам следует отнести также сазана Cyprinus carpio (Linnaeus, 1758), распространенного в водоемах на юге Западной Сибири и в бассейне Байкала, амурского сома Silurus asotus (Linnaeus, 1758), встречающегося в бассейне Ангары и на Селенгинском мелководье Байкала, и амурского серебряного карася (озера степной и лесостепной зон Западной и Средней Сибири) [Андриенко и др., 1989; Неронов и др., 2002; Терентьева, Мухачев, 2006]. Распространение остальных рыб-вселенцев носит более локальный характер; к сравнительно многочисленным из них можно отнести верховку Leucaspius delineatus (Heckel, 1843) и ротана Perccottus glenii (Dybowski, 1877) [Бабуева, 2001а, б; Болонев и др., 2002; Мухачев, 2002; Пронин и др., 2005; Терентьева, Мухачев, 2006]. Китайская медака Oryzias sinensis (Chen, Uwa et Chu, 1989) в низовьях Иртыша, куда она проникла из водоемов Казахстана [Атлас..., 2003б; Васильева, 2004], малочисленна. Попытки экологически необоснованной интродукции в водоемы Сибири целого ряда других видов рыб успехом не увенчались. Например, в 1958 г. в Новосибирское водохранилище в качестве эксперимента было выпущено 3 тыс. экз. черного амура Mylopharyngodon piceus (Richardson, 1846), 77 тыс. экз. обыкновенного толстолобика Hypophthalmichthys molitrix и 1 тыс. экз. китайского пестрого толстолобика Aristichthys nobilis (Richardson, 1846). Ни один из этих видов рыб в водохранилище не прижился [Иоганзен, Петкевич, 1968].

3.2. Состав ихтиофауны и особенности экологии некоторых промысловых видов рыб водохранилищ Сибири

В водохранилищах Сибири (включая Алтайское и Эвенкийское) в настоящее время обитает сибирская минога и 45 видов и 2 подвида рыб (см. приложение). Отсутствует в составе ихтиоценозов сибирских водохранилищ полупроходная японская (тихоокеанская) минога Lethenteron camtschaticum (Tilesius, 1811), ручьевая форель* Salmo trutta (Linnaeus, 1758), арктический голец, арктический омуль Coregonus autumnalis (Pallas, 1776), сиг Правдина, сиг-лудога* С. sp., муксун С. muksun (Pallas, 1814), монгольский хариус Thymallus brevirostris (Kessler, 1879), малоротая корюшка Hypomesus olidus (Pallas, 1814), азиатская зубатая корюшка Osmerus mordax (Mitchill, 1815), уклейка* Alburnus alburnus (Linnaeus, 1758), белый амур* Ctenopharyngodon idella (Valenciennes, 1844), пескарь Солдатова Gobio. soldatovi Berg, 1914, алтайский осман Потанина Oreoleuciscus potanini (Kessler, 1879), карликовый алтайский осман O. humilis (Warpachowski, 1889), гольян Лаговского Rhyncocypris lagowskii (Dybowski, 1869), обыкновенный чукучан Catostomus catostomus (Forster, 1773), большеротый буффало* Ictiobus cyprinellus (Valenciennes, 1844), китайская медака* Oryzias sinensis (Chen, Uwa et Chu, 1989), малая южная колюшка* Pungitius platygaster (Kessler, 1859), все представители отряда скорпенообразных, кроме семи видов.

Из общего числа видов и подвидов рыб, обитающих в сибирских водохранилищах, 33 вида и подвиды являются аборигенами и 12 – целенаправленными или случайными (амурская форма серебряного карася, верховка, амурский чебачок, ротан-головешка) вселенцами [Кириллов, 1989; Купчинский, Купчинская, 1995; Купчинская, Купчинский, 1996; Купчинский и др., 1996а, б; Попов и др., 2000; Вышегородцев, 2003; Романов, Карманова, 2004; Бабуева, 2005; Долгих, Скопцов, 2005; Вышегородцев и др., 2005; Кузнецов, 2005; Мамонтов, 2005; Романов, 2005]. Из лососевых рыб только в Красноярское и Иркутское водохранилища вселялась радужная форель, из сиговых рыб – в эти же, а также в Братское и Усть-Илимское водохранилища – байкальский омуль, в Новосибирское, Красноярское, ангарские и Вилюйское – пелядь, в иртышские – европейская ряпушка, в Вилюйское – сибирская ряпушка. Из карповых рыб лещ интродуцирован в иртышские, Новосибирское и все енисейские (кроме Курейского и Хантайского) водохранилища, сазан – в иртышские, Новосибирское, Красноярское, Иркутское и Братское. Из семейства сомовых амурский сом вселялся в Братское и Иркутское водохранилища, где он играет довольно заметную роль в уловах рыбаков-любителей. Из окуневых рыб лишь судак завезен в иртышские и Новосибирское водохра-

^{*} Звездочкой помечены виды-вселенцы.

нилища. Из случайных вселенцев верховка попала в Новосибирское и Красноярское водохранилища, где она многочисленна, амурский чебачок – в иртышские водохранилища. Ротан-головешка, в естественных условиях широко обитающий в бассейне Амура, проник из Байкала в Иркутское водохранилище, где он встречается повсеместно, но везде малочислен. Весьма вероятно, что в дальнейшем ротан заселит все ангарские водохранилища. Не исключено проникновение ротана и в Новосибирское водохранилище из ряда пойменных озер в верховьях Оби.

Из промысловых рыб-акклиматизантов самым многочисленным является лещ, особенно в Бухтарминском, Новосибирском и Красноярском водохранилищах [Сецко, 1997; Терещенко и др., 1997, 2004; Куклин, 1999; Попов и др., 2000; Вышегородцев и др., 2005]. В Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах заметную роль в промысле играет и судак [Феоктистов, 1970, 1976а, б; Феоктистов и др., 1996; Селезнева, Трифонова, 2007]. Сазан во всех водохранилищах, где он обитает, или редок (Усть-Каменогорское) или малочислен. О высоких адаптивных способностях леща свидетельствует и факт широкого расселения его в Оби – от самых верховьев реки до Обской губы [Исмуханов, Сецко, 1983; Терещенко и др., 2004; Терентьева, Мухачев, 2006; Экология..., 2006]. Однако сравнительно многочислен лещ только в пределах Средней Оби [Госькова, Гаврилов, 1997; Мухачев, 2006; Попков, Рузанова, 2008; Трифонова, 2008]. Судак также встречается на всем протяжении Оби, но везде, кроме Бухтарминского и Новосибирского водохранилищ, сравнительно малочислен [Экология..., 2006].

Из семейства сиговых ни один из видов рыб, вселенных в водохранилища Сибири, в полной мере адаптироваться к новым реолимнофильным, условиям не смог и, по сути дела, стадии натурализации, главные критерии которой – успешная репродукция и увеличение численности популяции [Никольский, 1974а, б], не достиг. Одна из основных причин этого – сравнительно высокие летне-осенние температуры воды в верхнем слое пелагиали и во всей толще мелководной литорали, что приводит к развитию у нагуливающихся самок сиговых (возможно, и самцов) физиологически неполноценных половых продуктов [Черняев и др., 1990; Черняев, 1995]. Эти же виды рыб (в основном пелядь), вселенные в олиготрофные высокогорные озера на юге Сибири, в которых летние температуры воды не превышают 10-12 °C, успешно размножаются [Гундризер, 1972, 1973; Гундризер, Попков, 1991; Гундризер, Иоганзен, 1995; Залозный и др., 2001]. Лишь европейская ряпушка (рипус) сравнительно многочисленна в Бухтарминском водохранилище. Весной и летом наибольшие концентрации рипуса сосредоточены в горной части этого водоема, где рипус держится ниже границы термоклина в придонных слоях воды на глубине 20-40 м, совершая вертикальные миграции вслед за перемещающимся планктоном. Осенью производители рипуса подходят к берегам на нерест, при этом большая часть нерестового стада перемещается в горно-долинную зону водоема. Поздней осенью часть половозрелого рипуса мигрирует вверх по течению в нижний участок озерно-речной зоны (до устья р. Курчум). После нереста рипус остается на зимовку там же, где и нерестился, рассредоточиваясь подо льдом по всей акватории пелагиали и прибрежья. Основным объектом питания рипуса в Бухтарминском водохранилище являются ледниковоморские мизиды. В число промысловых рыб водохранилища рипус вошел быстро – через три-четыре года после вселения. Однако возможности дальнейшего роста его численности в этом водоеме ограничены: в озерной части – повышенной температурой воды в летний период и отсутствием условий для нормального размножения, в глубоководной – численностью и доступностью мизид [Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007].

Следует заметить, что положительный опыт акклиматизации рипуса в Бухтарминском водохранилище и частичный успех вселения сиговых в некоторые другие водохранилища Сибири (омуля и пеляди – в Красноярское и ангарские, сибирской ряпушки – в Вилюйское) позволяют говорить о возможности товарного выращивания некоторых сиговых (прежде всего пеляди и ряпушек) в ряде сибирских водохранилищ при условии регулярного вселения посадочного материала и, возможно, кормовых организмов этих рыб [Кудерский, 2001].

Общая картина распространения рыб-аборигенов в водохранилищах Сибири такова. Из семейства миноговых (рыбообразные) во всех водохранилищах обитает лишь один вид — сибирская минога, которая, в отличие от тихоокеанской миноги, является туводной и не совершает в течение жизни нерестовых миграций большой протяженности [Гундризер и др., 1984; Атлас..., 2003а; Попов, 2007а]. Сведения по биологии сибирской миноги в водохранилищах Сибири крайне скудны и отрывочны. Изучение этого вида представляет существенный интерес как в теоретическом плане, например, с точки зрения эволюции иммунной и других систем водных позвоночных животных [Лукьяненко, 1974; Сравнительная физиология..., 1977], так и в практическом — в связи с необходимостью выявления роли миноги в жизни промысловых видов рыб в сибирских водохранилищах.

Семейство осетровых представлено в сибирских водохранилищах двумя видами – сибирским осетром и стерлядью. Осетр во всех водохранилищах редок или крайне редок, а в Саянском, Курейском и Хантайском водохранилищах он отсутствует вовсе. Будучи типичным реофилом, осетр уже в первые годы формирования водохранилищ переместился в зоны выклинивания основной реки и крупных притоков, но и здесь встречается преимущественно молодь этого вида, нагуливающаяся на каменистых, галечных и песчаных участках.

В Иртыше сибирский осетр был представлен двумя биологически обособленными формами: типичной полупроходной (обь-иртышская) и типичной туводной. Жилая форма была приурочена к Верхнему Иртышу, оз. Зайсан и Черному Иртышу. Четких границ между этими формами не установлено [Иоганзен, 1946, 1947, 1948а, б, 1951; Вотинов, 1958, 1963; Ерещенко, 1969а; Рыбы..., 1986]. Зайсанский туводный осетр поднимался на нерест в Черный Иртыш, речной нерестился (вместе с полупроходным) в Иртыше и его притоках ниже оз. Зайсан. Часть местного речного осетра заходила на нерест в притоки Иртыша — Бухтарму и Курчум. Участок Иртыша от устья Бухтармы до Усть-Каменогорска, носивший название Быстрый Иртыш, служил для

осетра главным образом местом зимовки. По словам старожилов, здесь насчитывалось до 10 зимовальных ям, которые периодически облавливались. Для нереста осетра этот участок не имел существенного значения [Дрягин, 1949; Ерещенко, 1969а, 1970]. По данным В. И. Ерещенко [1969а, 1970], наиболее многочисленным в верхнем течении Иртыша был полупроходной осетр, а местные стада этого вида имели в промысле второстепенное значение. В связи с постройкой на Иртыше в 1950 г. плотины Усть-Каменогорской ГЭС мигрирующий осетр оказался изолированным от половины нерестилищ в Верхнем Иртыше. Они оставались только на отрезке реки от Семипалатинска до плотины ГЭС. С вводом в действие в 1987 г. Шульбинской ГЭС были затоплены нерестилища и этого участка. Выше зоны выклинивания Усть-Каменогорского водохранилища условия для нереста осетра оставались благоприятными до 1960 г. С созданием в этом году Бухтарминского водохранилища все нерестилища, расположенные по Белому и Быстрому Иртышу, попали в зону затопления, оказались на значительной глубине (30–70 м) и утратили свое былое значение [Петкевич, 1952, 1953; Ерещенко, 1969а; Вотинов и др., 1975; Вотинов, Касьянов, 1978; Рубан, 1999].

В Бухтарминском водохранилище в первые годы его существования осетр встречался повсеместно, но везде в небольшом числе. На нерест поднимался в Черный Иртыш, но ярко выраженного хода не наблюдалось. Зимовал на ямах в Черном Иртыше и в водохранилище, уход с зимовальных ям отмечался во время таяния льда или несколько раньше [Чабан, 1965а, б, 1966]. Предполагалось, что с образованием Бухтарминского водохранилища туводный осетр будет заходить на нерест в р. Бухтарму выше участка выклинивания, где условия для нереста осетра благоприятны. Однако этот прогноз не оправдался, основную причину чего усматривают в загрязнении реки отходами Зыряновского свинцового комбината [Ерещенко, 1969а]. Постепенно из состава ихтиофауны Бухтарминского водохранилища осетр исчез; лишь изредка встречается этот вид в уловах из Усть-Каменогорского водохранилища [Ерещенко, 1972а, б; Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007].

В Новосибирском водохранилище осетр держится в пределах верхнего участка, в контрольных уловах молодь этого вида в возрасте до 6 + и длиной до 50 см составляют около 70 %, доля половозрелого осетра и особей в преднерестовом возрасте (от 9 лет и старше) составляет от 2,7 до 11,7, в среднем 6,6 % [Трифонова, 1998]. В Красноярском водохранилище осетр встречается в пределах всей акватории водоема, но везде единично; молодь вылавливают преимущественно в зоне выклинивания рек Енисей, Туба и Абакан [Вышегородцев, 2003; Вышегородцев и др., 2005].

Из ангарских водохранилищ осетр обитает в небольшом числе только в Братском. Попытки акклиматизировать в этом водохранилище осетра из Байкала успехом не увенчались [Мамонтов, 1977]. В Вилюйском водохранилище осетр держится преимущественно в зоне Вилюйского переменного подпора, где условия дыхания и питания для него наиболее благоприятны [Кириллов, 1972; Биология..., 1979; Рубан, 1999].

Стерлядь известна в водохранилищах, созданных на Оби и Енисее, но в Иркутском, Курейском и Хантайском стерляди нет. В Восточной Сибири

этот вид рыб отсутствует вообще [Новиков, 1966; Кириллов Ф. Н., 1972; Кириллов А. Ф., 2002]. В Иртыше стерлядь была сравнительно многочисленным видом [Чабан, 1959, 1965а, б; Рыбы..., 1986], но из водохранилищ, созданных на этой реке, постепенно исчезла [Ерещенко, Тютеньков, 1968; Ерещенко, 1972а, б; Куликов, 2007]. В Новосибирском водохранилище стерлядь встречается преимущественно в его верхней зоне, где на участках затопленного русла нередко многочисленна. Ежегодно нерестится в районе сел Чингисы и Дресвянка. Массовая зимовка стерляди в водохранилище отмечается не каждый год. В отдельные годы молодь стерляди в верхней и, частично, средней зонах водохранилища бывает настолько многочисленна, что препятствует ведению нормального тралового промысла рыб. Например, это имело место летом 1995 г., когда за один час траления в трал попадало более 1000 особей молоди стерляди [Трифонова, Новоселов, 1997; Еньшина, Трифонова, 1998; Еньшина, 2002; Еньшина и др., 2001]. В Саянском, Красноярском и ангарских водохранилищах стерлядь встречается в небольшом числе в притоках [Мамонтов, 1977; Чупров и др., 2001; Вышегородцев и др., 2005].

Из семейства лососевых в ихтиофауне всех водохранилищ присутствуют ленок и таймень, но первый отсутствует в иртышских и Новосибирском водохранилищах, а второй – в Шульбинском. Являясь, как и осетровые, типичными реофилами, ленок и таймень обитают не в пределах основной территории водохранилищ, а лишь в олиготрофных притоках, но и здесь крайне малочисленны, в том числе по причине их вылова [Чабан, 1965а, б; Ерещенко, 1972а, б; Трифонова, 1998; Куликов, 2007].

Семейство сиговых представлено в сибирских водохранилищах в общей сложности девятью видами, из которых к аборигенам относятся сиг-пыжьян, чир, пелядь, сибирская ряпушка, тугун, обыкновенный валек и нельма. Из них во всех сибирских водохранилищах, кроме иртышских, Новосибирского и Иркутского, обитает сиг-пыжьян. Чир и, в качестве аборигенов, пелядь и ряпушка известны только в Курейском и Хантайском водохранилищах, в которые они вселились из затопленных озер. Тугун обитает только в Саянском, Красноярском и Братском, валек — в притоках верхнеенисейских и таймырских водохранилищ. Нельма в настоящее время встречается в небольшом числе только в Новосибирском водохранилище, преимущественно на наиболее глубоких участках верхней части водоема [Конева, 1972; Сецко, 1976а, б; Котов, Визер, 2000; Бабуева, 2005].

До зарегулирования стока Иртыша в верховьях этой реки обитали полупроходная форма нельмы, которая поднималась из Оби в Черный Иртыш на нерест, и туводная «зайсанка», которая нагуливалась и зимовала преимущественно в оз. Зайсан и дельте Черного Иртыша, а для размножения поднималась в Черный Иртыш [Вотинов, 1969; Вотинов, Касьянов, 1978; Рыбы..., 1986]. После зарегулирования Иртыша плотинами ГЭС, в Усть-Каменогорском водохранилище осталась в небольшом числе полупроходная нельма, которая постепенно из состава ихтиофауны этого водоема исчезла.

В Бухтарминском водохранилище сохранилось стадо «зайсанки», также немногочисленное, однако и эта популяция постепенно исчезла. По сведени-

ям К. В. Смирнова [Рыбы..., 1986], в начале 1940-х годов в оз. Зайсан размеры нельмы в уловах не превышали 100 см длины и 7,5 кг массы. В Бухтарминском водохранилище в первые годы его существования отлавливали особей нельмы массой до 8 кг, максимальный возраст рыб в 1964 г. равнялся 5+. В последующие годы нельма в этом водоеме заметно помельчала, по всей видимости, в результате вылова старшевозрастных групп: в мае 1973 г. в уловах из ставных неводов длина тела рыб колебалась от 27 до 67 см, масса тела – от 0,2 до 5,3 кг [Рыбы..., 1986].

Половозрелой нельма в Бухтарминском водохранилище становилась раньше, чем полупроходная, – в 4+ и 5+ при длине 56–65 см. В первой половине 1980-х годов нерестовое стадо нельмы в водохранилище было представлено самками в 5+ и самцами в 5+ и 6+. Повторно нерестящиеся рыбы встречались редко [Рыбы..., 1986]. Нерестилась «зайсанка» в основном в Черном Иртыше в пределах территории КНР: впервые созревающие и, частично, неполовозрелые особи нельмы начинали подниматься вверх по реке с середины мая, нерестовый ход другой части производителей начинался в конце августа-начале сентября и был сильно растянут во времени - иногда до конца декабря. Незначительная часть туводной нельмы нерестилась в Черном Иртыше в пределах границ России во второй половине октября, реже в начале ноября при температуре воды 4-6°C. Икра выметывалась на каменистогалечниковые грунты на глубине 1–3 м, одна самка откладывала от 92 до 116 тыс., в среднем 99 тыс. икринок. Инкубация икринок продолжалась 5-6 месяцев – с конца октября–начала ноября до апреля. Выклюнувшиеся в первой половине апреля личинки скатывались в водохранилище на нагул [Рыбы..., 1986].

Условия нагула нельмы в оз. Зайсан и затем в Бухтарминском водохранилище были благоприятными, в результате чего нельма росла в этих водоемах быстро. В оз. Зайсан сеголетки в сентябре—октябре достигали длины 15—22 см и массы 50—100 г, в возрасте 1+ средняя длина рыб составляла 32 см, масса -320 г, в 2+-41 см и 800 г, в 3+-50 см и 1000—1300 г; половозрелая нельма в 5+ имела среднюю длину тела 59 см, массу тела 2420 г, в 6+-65 см и 2875 г, в 7+-71 см и 4250 г, в 8+-75 см и 5303 г [Смирнова, 1945].

В оз. Зайсан личинки нельмы переходили к экзогенному питанию на 10-й день после выклева. Мальки длиной 14—25 мм и массой 10—100 мг потребляли преимущественно зоопланктон. Молодь длиной от 115 до 160 мм и массой от 12 до 35 г наряду с беспозвоночными поедала молодь окуня, плотвы, язя, ельца и других рыб. Крупные формы беспозвоночных бентоса играли заметную роль в питании нельмы до ее трехлетнего возраста [Смирнова, 1945]. В водохранилище взрослые особи нельмы потребляли в пищу в основном плотву, ельца, молодь язя. В 1973 г. в озерной части водохранилища нельма питалась преимущественно молодью окуня и плотвы. В последующие годы заметную роль в питании взрослой нельмы стала играть молодь леща. Зимой взрослая нельма и ее молодь нагуливались в основном в озерной части водохранилища [Рыбы..., 1986].

В Оби нельма до образования водохранилища поднималась в сравнительно большом числе на нерест из Обской губы в истоки реки (в реки Бия, Катунь, Чарыш). После образования водохранилища на участке Оби выше 120

него сформировалось стадо туводной формы этого вида рыб. Но в водохранилище нельма, как молодь, так и взрослые особи, встречается сравнительно редко, преимущественно вдоль правого берега, в бывшем русле Оби. Максимальное количество нельмы – 2 ц – было выловлено в водохранилище в 1967 г. [Конева, 1972].

В Оби на приплотинном участке Новосибирской ГЭС скопления нельмы наблюдались до 1992 г. Весной здесь преобладала молодь с массой тела до 3 кг, осенью – половозрелые особи, пришедшие с низовий реки на нерест. В 1992 г. рыбоводы Сибирской рыбоводно-акклиматизационной станции получили от 50 половозрелых самок нельмы 2,5 млн икринок с целью их оплодотворения и инкубации. С 1993 г. заметного по численности подхода нельмы к плотине не наблюдается. Причины этого – снижение общей численности обского стада нельмы и сокращение ее нерестовой площади в приплотинной зоне [Петрова, 1971; Конева, 1972; Губин, 1986; Сецко, 1997; Терещенко, Трифонова, 1997; Попов и др., 2000].

В целом из всех сиговых рыб, встречающихся в водохранилищах Сибири, к наиболее многочисленным, играющим хотя и небольшую, но все-таки заметную роль в промысловых уловах, следует отнести только европейскую ряпушку в Бухтарминском [Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007], омуля—в Братском [Тугарина, Храмцова, 1996] и сибирскую ряпушку—в Хантайском водохранилищах [Романов и др., 2000].

Причин низкой численности сиговых в водохранилищах Сибири несколько: ухудшение условий дыхания при повышении температуры воды летом и особенно в период ледового режима (в том числе по причине снижения уровня воды и замедления стоковых течений), созревание физиологически неполноценных половых продуктов, ограниченность или полное отсутствие соответствующего нерестового субстрата, снижение уровня воды и осущение мелководных участков в период нереста производителей и инкубации икры, гибель икры в результате ее заиления, вымерзания и поедания, конкуренция сиговых с другими рыбами на почве питания [Тугарина и др., 1977; Решетников, 1979а, 1980; Кириллов А. Ф., 1983, 1987; Кириллов С. Д., 1991; Кляшторин, 1982; Романов, 1986; Черняев и др., 1990; Кондратьев, 1991; Купчинский и др., 1996а, б]. Например, ограниченность кормов, которыми омуль питается в Байкале, не позволила ему стать многочисленной рыбой в Красноярском водохранилище [Вышегородцев и др., 2005]. В ангарских водохранилищах увеличение численности омуля и пеляди лимитируется ограниченностью нерестилищ и площадей для нагула молоди этих рыб. В Братском водохранилище основные нерестилища омуля и пеляди приурочены к р. Белой, которая в течение многих лет использовалась для молевого сплава леса, в результате чего многие участки ее заилены и загрязнены. В 1990 г. в реке наблюдалось резкое падение уровня воды, что также оказало негативное влияние на воспроизводство омуля и пеляди в этом водохранилище [Мамонтов, 1996, 1998, 2005]. Следует отметить, что не только в водохранилищах, но и во многих озерах Субарктики Сибири происходит массовая гибель икры лососевых и сиговых рыб в результате падения в них уровня воды и промерзании грунтов в течение зимы [Володин, 1993; Венглинский, 1977, 1998]. В притоках Байкала по этой же причине промерзает до 60 % площади нерестилищ байкальского омуля [Сорокин, Сорокина, 1991].

В свете сказанного становится понятным и тот факт, что многочисленные попытки акклиматизации сиговых в мелководных и хорошо прогреваемых озерах (и тем более с повышенной минерализацией вод, например, в оз. Чаны) на юге Сибири успехом не увенчались [Галактионова, 1974; Воскобойников и др., 1986; Кондратьев, 1991; Ростовцев и др., 1999; Поляков, Бузмаков, 2005; Попов и др., 2005; Дубинин, Гончаров, 2008], но эти же виды рыб, вселенные в сравнительно глубокие олиготрофные озера Горного Алтая и Саян, в которых летние температуры воды не превышают 10–12 °С, а содержание кислорода в течение всего года высокое, активно питаются и размножаются, хотя и малочисленны в связи со скудной для них в этих водоемах кормовой базой [Гундризер, 1972, 1973; Вершинин и др., 19796; Гундризер и др., 1981, 2001; Гундризер, Попков, 1991; Гундризер, Иоганзен, 1995; Залозный и др., 2001; Поляков, Бузмаков, 2005].

Следует отметить, что сиговые рыбы не смогли успешно адаптироваться и не достигли, за редким исключением, промысловой численности и в водохранилищах европейской части России. Основные причины этого те же, что и в сибирских водохранилищах: неблагоприятный уровенный режим, недостаток соответствующих нерестилищ, пресс хищных рыб-аборигенов, высокая степень трофности водоемов и др. [Янковская, 1982].

Из семейства хариусовых в притоках всех водохранилищ Сибири обитает сибирский хариус. Будучи ярко выраженным реофилом, хариус еще в большей степени, чем сиговые, не переносит повышения температуры воды и снижения в ней концентрации кислорода [Кляшторин, 1982; Константинов, Зданович, 1996; Голованов, 1997; Тугарина, 2001]. Лишь в верхней зоне Иркутского водохранилища хариус в небольшом числе нагуливается и зимует [Тугарина, Гоменюк, 1967; Тугарина, 1977].

Семейство щуковых представлено в сибирских водохранилищах обыкновенной щукой. Как отмечалось в предыдущей главе, в первые годы существования сибирских водохранилищ условия жизни в них для этого хищника складывались благоприятно. На залитой в половодье растительности щука успешно нерестилась, на хорошо прогреваемых участках мелководий происходил интенсивный нагул ее молоди. Увеличение в водохранилищах численности некоторых видов карповых и окуневых рыб создавало благоприятные условия для питания щуки, взрослые особи которой потребляли в пищу молодь и своего вида. В результате существенно улучшился рост щуки. Так, в Усть-Илимском водохранилище абсолютные приросты длины и массы тела щуки речного (1970 г.) и водохранилищного (1975 г.) поколений различались во всех возрастных группах в 1,5–3,8 раза [Купчинская, 1978, 1985; Понкратов, 19806].

Нерестится щука в водоемах Сибири раньше всех других видов рыб, в большинстве случаев – за несколько дней до или сразу за распалением льда. Как и в других частях ареала [Попова, 1971], сроки нереста щуки определяются температурой воды и уровнем паводка. Вымет половых продуктов происходит в прибрежной зоне при температуре воды 3–6 °C.

В водоемах европейской части России щука начинает выметывать икру при температуре воды не ниже 4 °С [Дрягин, 1949; Доманевский, 1958; Махоткин, 1977]. Например, в днепровских водохранилищах начало нереста щуки отмечено при температуре воды 6 °С, в низовьях Волги – при 6,2–10 °С [Владимиров и др., 1963]. В Каховском водохранилище щука подходит к нерестилищам одной из первых, обычно еще в марте, при температуре воды в русловой части водоема 1–2 °С, за три-четыре недели до начала его наполнения. Однако нерест щуки начинается гораздо позднее. Единичные самки начинают выметывать икру в начале периода наполнения, массовый икромет наблюдается только тогда, когда в мелководной, осущаемой зимой зоне затопляются наиболее возвышенные участки. Последние самки щуки с текучей икрой встречаются на нерестилищах при температуре воды не выше 19–20 °С. При такой же температуре воды отмечено окончание нереста щуки в Цимлянском и Волгоградском водохранилищах [Владимиров и др., 1963].

Щука нерестится на небольших глубинах. В днепровских водохранилищах массовый нерест этого вида наблюдался на самых мелких, только что залитых прибрежных участках заливов на глубинах до 40–50 см, наиболее интенсивно он протекает у самого берега на глубине 5–30 см. По мере повышения воды производители переходят на все новые и новые свежезалитые мелководные участки, покрытые мягкой луговой растительностью. На глубине свыше 50 см встречались единичные экземпляры самок с текучими половыми продуктами. Содержание растворенного в воде кислорода на местах массового нереста и инкубации икры изменялось в пределах 7,5–12,5 мг/л с колебаниями температуры в течение суток на 5–6 °C, рН воды на нерестилищах равнялась 7,8–8,4 [Владимиров и др., 1963]. В Рыбинском водохранилище массовый нерест щуки отмечен на глубине от 5 до 40 см, где течение воды или отсутствовало, или не превышало 0,1–0,15 м/с [Захарова, 1955].

Важно отметить, что инкубация икры щуки происходит не в толще воды, а на дне среди кустов и различных остатков прошлогодней растительности, на которую икринки первоначально выметываются, но, будучи слабоклейкими, вскоре осыпаются и продолжают развиваться среди размытых корешков и других частей растений. Например, в Рыбинском водохранилище щука откладывает икру на осоку, мхи, луговые травы и размытые корни разных растений, но икринки быстро осыпаются и до конца развития свободно лежат на дне [Захарова, 1955]. Считают [Владимиров и др., 1963], что адаптивный смысл вымета икры на растительность состоит в лучшей ее сохранности от выедания рыбами и хищными беспозвоночными, в том числе в связи с большим сходством цвета икринок и цвета прошлогодней растительности, уменьшением заиления икринок, использованием растительности в качестве субстрата для прикрепления вылупившихся личинок и убежища в процессе их последующего развития, хорошо развитой здесь кормовой базой молоди щуки.

Поведение щуки во время нереста в водоемах Сибири изучено слабо, в связи с чем небезынтересно отметить, что, например, в днепровских водохранилищах нерест у этого вида рыб носит групповой характер. В период вы-

мета икры на площади 100 м² в размножении одновременно принимают участие до 25 производителей щуки. Рыбы плавают группами, каждая из которых состоит из одной самки и двух-пяти самцов. В случае, если температура воды на нерестилище повышается до 18–20 °С, нерест щуки на мелководьях прекращается и она уходит на глубины с более низкими температурами воды. С понижением температуры воды в прибрежной зоне к вечеру того же дня производители вновь возвращаются на эти участки и продолжают нерест. Наблюдается он и в ночное время суток. Самки щуки сразу после вымета икры покидают нерестилища, а самцы в значительном числе остаются в их пределах, в результате чего в период массового нереста наблюдается преобладание самцов над самками [Владимиров и др., 1963].

В условиях Сибири в наиболее ранние сроки щука нерестится в озеровидной («зайсанской») части Бухтарминского водохранилища: в 1962 г. начало этого процесса отмечалось 8–10 апреля, к 15–16 апреля у большей части производителей вымет половых продуктов завершился. Икра откладывалась на глубине 25–50 см на прошлогодние стебли полыни, злаков и на песчаное дно. Инкубация икры длилась 11–13 суток. Несмотря на то что нерест щуки в 1962 г. прошел дружно, потомство было малочисленным в связи с начавшимися сразу после нереста штормами: уровень воды то резко падал, осущая икру, то поднимался на 1–1,5 м. Вода была взмученной, сильный волнобой содействовал заилению той части икры, которая находилась на дне. Температура воды в период шторма снизилась с 9 до 4 °С. Большое количество икры щуки было съедено окунем, часть погибла от сапролегнии [Солонинова, 1969].

В Красноярском водохранилище нерест щуки начинается в середине мая, сразу после освобождения водоема ото льда, на небольших глубинах в прибрежной зоне при температуре воды 4–6 °С. В северной части этого водоема щука приступает к размножению на 10–15 дней позже, чем в южной, обычно в начале июня. Продолжительность нереста зависит от температуры воды: при быстром ее прогреве он проходит за 5–7 дней, при медленном – растягивается на две недели и более [Вышегородцев и др., 2005].

В Братском водохранилище нерест щуки начинается в конце апреля при температуре воды ниже $1\,^{\circ}$ С и заканчивается в конце мая при температуре воды $6{\text -}10\,^{\circ}$ С; массовый нерест проходит в течение $3{\text -}4$ суток, чаще всего в первой декаде мая [Мамонтов, 1977].

В условиях Хантайского водохранилища первый пик массового нереста щуки отмечался в конце мая–начале июня в притоках при температуре воды 6–11 °C (в это время водохранилище покрыто льдом), второй пик – в конце июня–начале июля в прибрежной зоне водохранилища при температуре воды 6–14 °C, обычно в местах впадения ручьев на глубине 15–70 см [Ледяев, 1992].

В Вилюйском водохранилище начало нереста щуки наблюдается в последних числах мая при температуре воды $1.7\,^{\circ}$ С; в это время бо́льшая площадь водохранилища покрыта льдом; массовый нерест происходит по открытой воде при температуре воды $2.5-6.7\,^{\circ}$ С на глубине $1-2\,^{\circ}$ м [Кириллов, Тяптиргянов, 1976; Кириллов, 1992].

Выклев личинок у щуки и их переход на экзогенное питание обычно совпадают с началом активного развития в водохранилищах зоопланктона и зообентоса – основной пищи молоди щуки в первые дни жизни; по достижении 18–22 мм длины личинки щуки начинают потреблять в пищу не только беспозвоночных, но и личинок рыб [Никонов, 1965; Котляревская, 1969; Солонинова, 1969; Тугарина, 1969а, б; Мамонтов, 1977; Новоселов, 1984; Кириллов, 1992; Ледяев, 1992; Матковский, 1997]. Последнее было отмечено и в Куйбышевском водохранилище, в котором личинки щуки указанных размеров активно питались личинками сазана [Махоткин, 1977]. Скорость переваривания пищи у молоди щуки зависит от ее физиологического состояния, температуры воды и размеров жертвы. При температуре воды 11–17 °С время переваривания рыб (карповых и окуневых) составляет двое суток, при 18 °С и выше – сутки [Убаськин, 1978].

Спектр питания взрослой щуки в водохранилищах Сибири, как и в водоемах этого региона в целом, в основном состоит из рыб. Так, в Иркутском водохранилище летом щука активно поедает песчаную широколобку и гольяна, в меньшей степени плотву, окуня, желтокрылку, щуку, щиповку, леща. В Братском водохранилище помимо названных рыб в желудках щуки обнаружены елец, налим, ерш, единично крупнозубая бурозубка [Купчинская, 1972; Тугарина, Купчинская, 1977]. В Хантайском водохранилище щука питается наиболее активно в июле—октябре, наименее активно — в зимний период. Основу пищевого рациона щуки в этом водоеме в течение всего года составляют сиговые рыбы [Ледяев, 1992]. В Вилюйском водохранилище щука в зимние месяцы (октябрь—январь) довольно активно потребляет в пищу молодь окуня, налима, сига, в меньшей степени — плотву и молодь щуки [Суханова, 1983; Кириллов, 1989].

В северных водохранилищах – Хантайском и Вилюйском – период высокой численности щуки длился дольше, чем в водохранилищах на юге Сибири, что, возможно, связано с более растянутым в условиях вечной мерзлоты процессом разложения залитой органики и высвобождения биогенов, от количества которых зависит развитие водорослей и организмов последующих трофических уровней, формирующих кормовую базу рыб [Ледяев, 1980, 1992; Кириллов, 1992; Романов, Карманова, 2004; Кузнецов, 2005].

Основная причина снижения численности щуки во всех водохранилищах Сибири одна и та же – ухудшение условий ее размножения. Постепенно в этих водоемах произошло сокращение площади нерестовых участков в результате разложения затопленной растительности и заиления грунтов в литорали под влиянием активно развивающихся процессов абразии. Вторым по порядку, но не меньшим по значимости, является фактор колебания уровня воды. Весной, в период нереста щуки, в случае быстрого снижения уровня воды отложенная в прибрежной зоне, на сравнительно небольшой глубине, икра оказывается вне воды. Напротив, при быстром повышении уровня воды икра попадает на глубины, неблагоприятные для ее инкубации. Промерзание грунтов в литорали водохранилищ в процессе зимней сработки уровня приводит к угнетению или полному прекращению развития здесь макрофитов [Гундризер, 1971; Фортунатова, Попова, 1973; Тугарина, 1977; Биология..., 1979; Кириллов и др., 1989, Купчинская, Купчинский, 1997; Чупров и др., 2001; Попов, 2007а].

Следует отметить, что и в естественных водоемах обитание щуки нередко лимитируется прежде всего условиями ее размножения. Например, отсутствует щука в оз. Таймыр, для которого характерны сезонные колебания уровня воды (с амплитудой 4,6–7,3 м), промерзание к концу зимнего периода до 75 % площади дна водоема и, как следствие названных факторов, крайне слабое развитие водной растительности. В оз. Лабаз, расположенном в бассейне р. Хеты, в 250 км южнее оз. Таймыр, в котором сезонные колебания воды выражены в гораздо меньшей степени, чем в оз. Таймыр, и водная растительность имеется, хотя и слабо развита, щука в небольшом числе живет [Романов, Тюльпанов, 1985]. Обитает щука и во многих других проточных озерах Таймыра, в которых хотя бы в небольшой степени произрастают гидрофиты [Разнообразие..., 1999; Богданов и др., 2006].

Также отметим, что «феномен щуки» имел место и в большинстве водохранилищ, созданных на реках европейской части России [Яковлева, 1962; Небольсина, 1974, 1976; Стрельников и др., 1984]. Например, высокая численность щуки наблюдалась в Цимлянском водохранилище, в котором и приплод и общий рост численности щуки был высоким и в первый год наполнения водоема, и в течение ряда последующих лет, несмотря на интенсивный вылов этого хищника [Лапицкий, 1970]. В Волгоградском водохранилище в первые годы его рыбохозяйственного освоения удельный вес щуки в промысловых уловах колебался в пределах от 13 до 19 % годового улова всех видов рыб, в Цимлянском – от 4–41, в Куйбышевском – 62, в Каховском – 30, в Камском – 67 % [Шаронов, 1966]. Интересно, что иначе складывалась в Цимлянском водохранилище ситуация у другого хищника – судака, который в первый год наполнения этого водоема также дал высокий приплод, но темп роста его молоди (сеголетков) был ниже скорости роста его жертв (мирных рыб), в результате чего условия питания и выживания молоди судака резко ухудшились, и рост численности его в этом водоеме происходил медленно. Лишь в последующие годы, когда у одних видов мирных рыб снизился темп роста, а у других (ерш, уклея, пескарь) появились урожайные поколения молоди, а также когда стали многочисленными вселенные мизиды, т. е. когда кормовая база судака заметно улучшилась, численность его в этом водоеме стала расти. Этот пример демонстрирует и другое – важную роль в ихтиопродуктивности водохранилищ не только промысловых видов рыб, но и их жертв, чаще всего непромысловых, так называемых сорных видов рыб [Лапицкий, 1970].

Причины снижения численности щуки в европейских водохранилищах в принципе те же, что и в сибирских. Например, в Куйбышевском водохранилище щука нерестится только на мелководных участках, в связи с чем даже при незначительном понижении уровня воды икра ее обсыхает почти полностью [Махоткин, 1977]. Многочисленные поколения щуки в этом водохранилище наблюдались только в течение первых восьми лет его существования [Шаронов, 1966].

Из семейства карповых в сибирских водохранилищах обитает в общей сложности 14 видов рыб. Из них лещ, сазан, верховка и амурский чебачок – вселенцы, остальные виды – аборигены. Лещ, будучи сравнительно теплолюбивой рыбой, отсутствует в таймырских и якутских водохранилищах. Серебряный карась известен во всех водохранилищах кроме Вилюйского и Колымского. Обыкновенный карась изредка вылавливается в Бухтарминском, Новосибирском и Красноярском и сравнительно многочислен в Вилюйском и Колымском. Сазан акклиматизировался в иртышских, Новосибирском, Красноярском, Иркутском и Братском водохранилищах, но сравнительно многочислен (годовой улов до 100 ц) этот вид только в Бухтарминском [Куликов, 2007] и Новосибирском [Бабуева, 2001б, 2005]. Увеличению численности сазана в сибирских водохранилищах препятствуют его теплолюбивость, высокая чувствительность к снижению кислорода в зимний период, конкуренция на почве питания с другими рыбами-бентофагами, прежде всего с плотвой. Даже в некоторых волжских водохранилищах, например Цимлянском, увеличение численности сазана возможно только при условии предварительного выращивании его молоди в нерестово-выростном хозяйстве [Лапицкий, 1970].

Только в Бухтарминском, Шульбинском, Новосибирском, Красноярском, Братском и Усть-Илимском водохранилищах обитает линь, который вылавливается здесь изредка на тихих, хорошо прогреваемых и заросших растительностью участках. В зимний период линь находится в малоподвижном состоянии и способен выживать при снижении в воде концентрации кислорода до 0,5 мг/л и ниже и уменьшении рН до 4,6 [Кафанова, Монич, 1953; Монич, 1953]. Однако в озерах с регулярными зимними заморами линь отсутствует или весьма малочислен [Атлас..., 2003б; Попов, 2007а].

Верховка сравнительно многочисленна в Новосибирском водохранилище, где держится в летний период у поверхности воды на хорошо прогреваемых участках с замедленным течением воды [Бабуева, 2005]. В Красноярском водохранилище она малочисленна и вылавливается только в прибрежной зоне [Вышегородцев и др., 2005]. Пескарь, елец, озерный и речной гольяны известны во всех сибирских водохранилищах, а гольян Чекановского изредка встречается только в ангарских. Все эти виды рыб кроме озерного гольяна – реофилы, и обитают преимущественно в зонах выклинивания и на участках пелагиали с хорошо выраженными стоковыми течениями. Елец сравнительно многочислен только в верхней зоне Иркутского водохранилища [Купчинская и др., 1983; Купчинская, Купчинский, 1997; Мамонтов, 2005], где, как отмечалось выше, хорошо выражены стоковые течения, холодная и прозрачная вода. Язь во всех водохранилищах весьма малочислен, а в Вилюйском и Колымском отсутствует [Биология..., 1979; Кириллов, 1989; Кузнецов, 2005].

Для леща наиболее благоприятные условия сложились в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах, в которых этот акклиматизант является наиболее многочисленным из всех промысловых видов рыб.

В Бухтарминском водохранилище лещ распространен повсеместно, но наибольшие его концентрации во все сезоны года сосредоточены в озерной части водоема. В весенний период многоводных лет большая часть произво-

дителей леща заходит на нерест в устьевые пространства рек. Наибольшие нерестовые концентрации сосредоточиваются в дельте и нижнем течении р. Черный Иртыш, в северо-западной зоне бывшего оз. Зайсан, в устье р. Буконь. В маловодные годы нерестовые концентрации леща отмечаются по всей прибрежной зоне. Поскольку в горной и горно-долинной частях водохранилища прогрев воды начинается позже, крупные особи леща поднимаются отсюда на нерест в реки; оставшаяся небольшая часть производителей нерестится в прибрежной зоне водохранилища.

Летом и осенью распределение нагуливающегося леща в Бухтарминском водохранилище зависит от характера мозаичности и кормности донного субстрата; крупные и мелкие особи рыб держатся на разных участках. Днем лещ находится вблизи дна, в темное время суток – в толще воды. В озерном и озерно-речном участках водохранилища лещом осваивается 100 % площади, в глубоководной части он держится преимущественно в пелагиали – днем на глубине 5–15 м, вечером частично поднимается к поверхности вслед за зоопланктоном, который в глубоководной зоне играет значительную роль в питании леща. Питание взрослого леща зоопланктоном вынужденное, поскольку на донных биотопах лещ кормится только до глубины 30 м. Другие рыбы-бентофаги во взрослом состоянии к такому расширению спектра питания не приспособлены и по этому параметру лещу проигрывают. На зимовку значительная часть молоди и взрослого леща мигрирует из глубоководных зон водохранилища в верхнюю зону, где рассредоточивается по наиболее глубоким участкам [Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007].

Лещ в Бухтарминском водохранилище оказался далеко не в свободной трофической нише, поскольку до его вселения в составе ихтиофауны оз. Зайсан, а затем и водохранилища уже были рыбы-бентофаги. Конкуренция на почве питания между лещом и бентофагами из рыб-аборигенов особенно обострялась при снижении уровня и сокращении площади водохранилища, поскольку плотность населения рыб увеличивалась, а биомасса кормовых организмов в расчете на единицу ихтиомассы снижалась. В этой ситуации и проявились преимущества леща, которые позволили ему стать лидирующим по численности видом.

Из адаптивных преимуществ леща, по сравнению с другими рыбами Бухтарминского водохранилища, следует отметить и более высокие способности его к воспроизводству: высокую плодовитость, растянутость нереста во времени на 1,5–2 месяца (в озерно-речной части водоема лещ нерестится в апреле—мае, в озерной — в мае, в глубоководной — в мае—июне). Последнее свойство позволяет популяции леща уменьшить отрицательное влияние колебаний уровенного и температурного режимов. У таких рыб водохранилища, как щука и язь, в неблагоприятных условиях нереста до 60–80 % производителей остаются с невыметанными половыми продуктами. В отличие от других фитофилов, лещ нерестится как в прибрежной зоне, так и на глубине до 2,5–3 м, часто откладывая икру не на растительность, а на песчаный грунт. Молодь леща обладает высоким темпом линейного роста, что позволяет ей, в совокупности с высокотелостью, быстрее выйти из-под пресса хищников: молодь леща почти не встречается в составе пищи судака, в то время как плотва составляет в рационе этого хищника более 50 % [Куликов, 2007].

По состоянию на 2004 г. лещ в Бухтарминском водохранилище представлен особями в возрасте до 13 лет, с максимальной длиной 40 см и массой 1335 г. От 60 до 70 % рыб в популяции имеют массу до 500 г, а рыбы с массой боле 1400 г в уловах не встречаются. В 1+ длина особей леща равняется в среднем 9,8 см, масса 19 г, в 3+-16 см и 84 г, в 5+-22 см и 211 г, в 7+-28 см и 449 г, в 9+-32 см и 707 г, в 11+-36 см и 1024 г, в 13+-38 см и 1230 г. Основу промысловых уловов составляют рыбы в возрасте 2-6 лет (более 78 %), имеющие длину от 12 до 26 см и массу от 50 до 500 г. Половозрелым лещ становится впервые в 4 года, в массе – в 5-6 лет (84-94 % популяции), в 7 лет все особи популяции половозрелы. В 2002-2004 гг. индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) у рыб в возрасте 5 лет колебалась от 31 до 49 тыс. икринок, в 6 лет - 29-69, в 7 лет - 49-89, в 8 лет - 64-107, в 9 лет - 92-140, в 11 лет -106–142, в 12 лет – 120–136, в 13 лет – 168 тыс. икринок. В годы наиболее высокой численности леща в водохранилище наблюдалось замедление его темпа роста, снижалась жирность и упитанность особей. В результате интенсификации промысла рыб в озерной части водохранилища в 2001–2004 гг., в 2005 г. отмечено некоторое снижение численности леща и омоложение его стада – до 60–80 % его уловов составляли особи в возрасте 4–8 лет. При высокой плотности леща в водохранилище возрастает экстенсивность заражения его Liqula intestinalis: в 1996 г. инвазированные этим паразитом рыбы составляли $3{\text -}6~\%$, в 2000~г. - в среднем $7{,}7~\%$ от численности всей популяции и $10{\text -}13\%$ - от доли рыб длиной до 22 см [Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007].

В Новосибирском водохранилище лещ также составляет основу рыбного промысла. Продолжительность жизни леща в этом водоеме достигает 16 лет, при этом половозрелыми рыбы становятся довольно рано – единично в 2+, в массе в 3+-4+. Одна самка леща в зависимости от ее размеров и массы тела выметывает от 54 до 713 тыс. икринок. Лещ в водохранилище имеет сравнительно благоприятные условия для размножения. Его нерест начинается в третьей декаде мая и продолжается до середины июня и происходит на участках водоема с температурой воды 14 °C – в начале и 16–18 °C – в конце этого срока. В годы с холодной весной нерест леща растягивается и продолжается не 7-10 дней, как обычно, а 20-25 дней. К началу нереста леща уровень воды в водохранилище заметно повышается, а его колебания в период весенне-летнего наполнения водоема заметного отрицательного влияния на воспроизводство этой рыбы не оказывают. Обычно лещ выметывает икру на свежезалитую и незаиленную растительность на затишных участках водоема на глубине от 0,2 до 1,5-2,0 м. Но в маловодные годы при низком уровне залития поймы лещ нерестится на сравнительно больших глубинах и откладывает икру даже на заиленный песчано-гравийный грунт. Правда, в этом случае, как правило, происходит гибель значительной части отложенной икры. Существенно возрастает эффективность нереста леща при использовании искусственного нерестового субстрата типа «полотно» и «перемет». Лещ, как молодь, так и взрослые особи, в водохранилище хорошо обеспечен кормами. При этом заметную долю в пищевом рационе леща занимают вселенцы – байқальские гаммариды и дальневосточные мизиды. Основным конкурентом леща на почве питания является плотва, однако индекс пищевого сходства между ними сравнительно невысок: в многоводные годы он составляет от 5 до 9 %, в маловодные годы – до 22–47 %. Не является серьезным конкурентом для леща и малочисленная, обитающая преимущественно в пределах верхнего участка водохранилища стерлядь [Бабуева, 1969, 1999, 2005; Сецко и др., 1969; Визер и др., 1997; Селезнева, Трифонова, 2002; Визер, 2008; Еньшина и др., 2008]. Отметим, что в пойменно-речной системе Средней Оби (Томская область) сходство пищи сеголетков леща с плотвой и ельцом составляет 64 %, с язем — 31, с окунем — 69 %; в р. Чулым (правый приток Средней Оби) сходство состава пищи леща и стерляди составляет от 65 (у молоди) и до 28 % (у взрослых рыб). В целом лещ и в этом районе Оби оказался на почве питания более конкурентоспособным видом, нежели местные рыбы-бентофаги [Попков, Рузанова, 2008; Трифонова и др., 2008].

Подробный анализ формирования видового состава рыб в Новосибирском водохранилище в связи с вселением в него леща и судака содержится в работе В. Г. Терещенко с соавт. [2004].

В глубоких и холодных верхнеенисейских и ангарских водохранилищах лещ, хотя и является промысловым видом, но не так многочислен, как в Бухтарминском и Новосибирском. В Красноярском водохранилище он встречается по всей акватории водоема, но наиболее устойчивые скопления образует в верхней части водоема. Так же как окунь и плотва, лещ в этом водохранилище большую часть года обитает в прибрежной зоне, но в отличие от них лещ освоил и более глубокие участки – до 10–15 м. Отдельные крупные экземпляры леща отлавливаются на глубинах до 35 м. Обитает лещ и в большинстве крупных притоков этого водохранилища. Кормовая база леща в Красноярском водохранилище менее богатая, чем в Новосибирском, в связи с чем рост леща в Красноярском водохранилище замедлен: средняя масса рыб в 7 + за последние 25 лет снизилась в 3.5 раза, рыбы длиной более 25 см и массой свыше 700 г в последние годы в уловах редки. Отмечено у леща из этого водоема и снижение плодовитости: в начале 1980-х годов ИАП составляла в среднем 145 тыс. икринок, в конце ХХ в. – 65 тыс. икринок [Ольшанская и др., 1977; Вышегородцев и др., 2005; Долгих, Скопцов, 2005].

Из ангарских водохранилищ лещ довольно многочислен только в Братском, но и в нем значительно уступает по удельному весу в промысловых уловах плотве и окуню. Основные причины, ограничивающие рост численности леща в водохранилищах ангарского каскада, те же, что и в Красноярском водохранилище – неблагоприятные условия размножения и питания [Биология..., 1987; Надобнов, Корнакова, 1986; Купчинский, 1987; Купчинский, Купчинская, 1995; Мамонтов, 1977, 2005].

Высокая степень приспособления леща к условиям обитания проявляется не только в некоторых сибирских водохранилищах, но и в пределах естественного ареала этого вида в целом. Например, в Цимлянском водохранилище в годы с низким уровнем воды и, как следствие этого, ухудшением условий размножения для большинства рыб-фитофилов (в том числе щуки, сазана, синца), поколения леща были более многочисленными. Не оказали существенного отрицательного влияния на леща в этом водоеме и такие факторы,

как зимние заморы и паразитарные заболевания; при недостатке основной пищи – зообентоса рацион взрослого леща расширялся за счет включения в него зоопланктона [Лапицкий, 1970]. Немаловажную роль в увеличении эффективности питания леща играет строение его ротового аппарата, позволяющего поедать беспозвоночных, живущих не только на поверхности, но и в толще донных отложений. По наблюдениям Ю. В. Герасимова и С. А. Поддубного [1999], проведенным с помощью водолазной техники, крупный (с массой тела более 900 г) лещ способен извлекать организмы инфауны не только из мягкого субстрата, но и из слоя серого песчанистого или серого ила, оставляя в них углубления в форме воронки диаметром 6–7 см и глубиной 4–5 см.

Многочисленным и основным промысловым видом является лещ и в других водохранилищах Волги, а также Днепра и Дона, в которых резкое увеличение его численности наблюдалось уже в первые годы их заполнения, что было связано с благоприятными условиями размножения и выживания молоди этой рыбы. Появление мощных по численности поколений в первые годы формирования ихтиоценозов возникших водохранилищ в значительной степени предопределило дальнейший успех адаптации леща к новым условиям обитания [Стрельников и др., 1984].

Из рыб-аборигенов из семейства карповых наиболее приспособленной к условиям жизни в водохранилищах Сибири является, бесспорно, сибирская плотва. В Бухтарминском водохранилище плотва была, наряду с окунем, наиболее многочисленным промысловым видом рыб до 1977 г. включительно, в Усть-Каменогорском, наряду с окунем и ершом, – в первое десятилетие существования этого водоема [Ерещенко, 1972а; Исмуханов, 1980; Куликов, 2007].

В Новосибирском водохранилище плотва лидировала, наряду с окунем, по численности до 1967 г. включительно, но затем в процессе конкуренции с лещом численность плотвы существенно снизилась, и ее вылов с начала 1990-х годов и по настоящее время заметно уступает не только вылову леща, но в отдельные годы и язя и налима [Благовидова и др., 1977; Сецко, 1976б, 1986, 1997].

Сравнительно многочисленна плотва и во всех остальных сибирских водохранилищах. В Красноярском водохранилище удельный вес плотвы в промысловых уловах в 2001 г. равнялся 20 % (1,3 тыс. ц) [Вышегородцев и др., 2005]. В Братском и Усть-Илимском водохранилищах плотва является основным, наряду с окунем, промысловым видом рыб [Лукьянчиков, 1967; Мамонтов, 1977; Купчинская, Купчинский, 1986]. В Хантайском водохранилище в первые десятилетия его существования плотва была сравнительно малочисленна, но к настоящему времени является одним из наиболее распространенных и самым многочисленным из карповых видом рыб (хотя и не используется в должной мере промыслом) [Карманова, 2004; Карманова и др., 2004]. О высоких адаптивных свойствах плотвы свидетельствует и факт ее обитания на севере Таймыра, например, в упомянутом выше оз. Лабаз [Романов, 1985].

В сибирских водохранилищах плотва живет до 12-15 лет, половозрелой становится рано – впервые в 2+-3+, в массе – на один-два года позже (в Хантайском водохранилище в 6+-7+). Плотва нетребовательна к нерестовому

субстрату и, являясь фитофилом, откладывает икру на затопленную отмершую растительность, кустарники и ветви поваленных деревьев, стоящие в воде мелкоячеистые сети. При наличии подходящего субстрата плотва может нереститься не только в прибрежных, но и на открытых участках на глубине до 5 м, и не только на растительном, но частично и на каменисто-галечном субстрате. Обычно нерест ее начинается при прогреве воды до 5–7 °С и продолжается в течение 5–7 дней, но в годы с неблагоприятными условиями он растягивается до 15–17 дней (при этом температура воды к концу нереста возрастает до 14–16 °С). Молодь выклевывается из икры в зависимости от температуры воды через 8–10 суток. После вылупления эмбрионы (длиной 4–5 мм) висят, приклеившись к субстрату, а при его отсутствии – к поверхностной пленке воды, либо лежат на дне [Куликова, 1972; Судаков, 1977; Карасев, 1987; Кафанова и др., 1979; Кириллов, Салова, 1991].

В оз. Зайсан нерестовая миграция плотвы отмечалась с 20–25 апреля, на 4–5 день после нерестового хода щуки; оба вида выходили для размножения на полои. Нерест плотвы в озере продолжался до 10–15 мая при температуре воды 10–20°С. В дельте Черного Иртыша разгар нереста в 1953 г. наблюдался 28-30 апреля [Мартехов, 1959]. В Бухтарминском водохранилище массовый нерест плотвы в 1961 г. отмечен 20–22 апреля при температуре воды 10–12 °C. В последних числах апреля нерест в основном закончился. Икра откладывалась на отмершую растительность (стебли тростника, листья и стебли гидрофитов) на глубине от нескольких сантиметров до полуметра. Первые выклюнувшиеся личинки были обнаружены 3 мая. В 1962 г. массовый нерест плотвы в районе устья р. Буконь наблюдался 22–24 апреля при температуре воды 14– 17 °C. Единичные самцы с текучими молоками и редкие самки с невыметанной икрой встречались на нерестилищах до 15 мая. Кладки икры обнаруживались на затопленных ветвях тальника на глубине до 1,5 м, в связи с чем волнение водной массы мало влияло на развитие икры. В первых числах мая начался интенсивный выклев личинок; в конце первой недели этого месяца стайки мальков плотвы обнаруживались по всей площади устья р. Буконь и на разливе водохранилища [Солонинова, 1969].

В Новосибирском водохранилище массовый нерест плотвы происходит при температуре воды 7–14 °C: в верхней части водоема с 10 по 15 мая, в средней части с 15 по 20 мая, в нижней части с 20 по 25 мая [Сецко, Феоктистов, 1976]. В р. Оби на приплотинном участке Новосибирской ГЭС плотва начинает нереститься в последних числах мая, к середине июня личинки превращаются в мальков, которые имеют длину тела в среднем 32 мм и массу тела в 120–900 раз больше массы личинок [Горцева, Еньшина, 2008].

В верхней части Красноярского водохранилища нерест плотвы начинается в конце мая и продолжается до 15–20 июня, на среднем участке – на 1–2 недели позже. Основные нерестилища расположены на глубине 1–3 м в местах со слабым течением, на разливах рек, впадающих в водохранилище, и в прибрежной зоне заливов [Чупров и др., 2001]. В Братском водохранилище плотва приступает к размножению в первой половине июня при температуре воды 5–10 °C, на глубине 1–3 м. В годы с затяжной весной и поздним распалением льда нерест растягивается до конца июня—начала июля [Мамонтов,

1977]. В Усть-Илимском водохранилище нерест плотвы происходит со второй половины мая до середины июня [Биология..., 1987]. В Вилюйском водохранилище начало нереста плотвы совпадает с весенним паводком и поднятием уровня воды на 2–5 м в конце мая–первых числах июня [Кириллов, 1991, 2002; Кириллов, Салова, 1991].

Плодовитость плотвы в сибирских водохранилищах колеблется в широких пределах и у наиболее крупных самок достигает 150 тыс. икринок. В оз. Зайсан ИАП плотвы длиной 11–12 см составляла 1,3–6,8 тыс. икринок, у рыб длиной 27–28 см – 63,7–130,8 тыс. икринок [Мартехов, 1959]. В Новосибирском водохранилище ИАП плотвы в 3+ при массе тела 74 г составляет 8,5 тыс. икринок, в 7+ при массе 150 г – 15,3, в 9+ при массе 170 г – 21,2 тыс. икринок [Феоктистов, 1972]. В Усть-Илимском водохранилище ИАП плотвы в 5+ равняется 22 тыс. икринок, в 8+ – до 42 тыс. икринок. Продолжительность инкубации икры при температуре воды 10-15 °C составляет 12-14 суток [Олифер, 1980; Биология..., 1987].

Сибирская плотва — эврифаг, на протяжении всей своей жизни питается организмами зоопланктона, зообентоса, водорослями и гидрофитами. Большую роль в питании плотвы во всех водохранилищах Сибири играет детрит. С ростом рыб роль зоопланктона в питании снижается, а зообентоса, растительности и детрита повышается. В летние дни плотва нередко поднимается в поверхностные слои воды и питается воздушными насекомыми. Как правило, ведущими компонентами пищи плотвы являются наиболее массовые в данном водоеме и в данное время года организмы. Питается плотва и зимой, хотя и не так активно, как в период открытой воды. Неприхотливость в выборе кормов способствует снижению конкуренции плотвы на почве питания с другими видами рыб Сибири, ведущими сходный образ жизни [Тугарина, Купчинская, 1977; Штейнберг, 1983, 1987].

В Бухтарминском водохранилище основу питания сеголетков плотвы длиной 2-4 см составляют ракообразные планктона (100 % по частоте встречаемости и 87,3 % по массе), из которых 58 % приходится на долю кладоцер. Остальную часть рациона занимают мелкие личинки хирономид и водяные клопы, небольшая доля пищи приходится на диатомовые водоросли. Молодь плотвы длиной 4-10 см также предпочитает животный корм. Летом в озерной части водохранилища на долю животной пищи двухлеток приходится 49.7%, в том числе личинок хирономид – 26%, ручейников – 14.7, имаго воздушных насекомых – 4,6 %; макрофиты составляют в пищевом комке 27 %, детрит – 20 %, водоросли – 3,2 %. В горно-долинной части водоема 55,2 % рациона плотвы приходится на байкальских гаммарид, 10,8 – личинок поденок, 7,9 – личинок ручейников, 0,9 – личинок тендипедид, 15,2 % – водоросли. В кишечнике взрослой плотвы из этого водохранилища преобладают макрофиты, фито- и зоопланктон, соотношение долей которых меняется в зависимости от сезона года и мест нагула. В озерной части водоема весной и летом основу питания составляют детрит (43-48 % по весу) и макрофиты (13-25 %). Кроме того, весной заметную роль в питании взрослой плотвы на этом участке играют моллюски (19 % по весу) и личинки хирономид (8,3 %). Осенью количество макрофитов в рационе плотвы снижается (до 0,8 % по массе пищевого комка), и возрастает роль моллюсков (65,2%). В горно-долинной части этого водохранилища во все сезоны года заметную роль в питании плотвы играют рачковый зоопланктон (24–34 % пищевого комка) и водоросли (16,6–38,3 %), весной и летом – также и макрофиты. Наиболее интенсивно плотва питается в Бухтарминском водохранилище осенью (индекс наполнения желудочно-кишечного тракта 56,8 %), менее интенсивно – летом (47,4 %) и весной (31,6 %). Различия в питании плотвы с лещом и сазаном существенные как в качественном, так и в количественном отношениях [Прусевич, 1978].

В Вилюйском водохранилище спектр питания плотвы включает растительность и беспозвоночных животных планктона и бентоса, в небольшой степени рыб, а также попавших в воду муравьев, шмелей, жуков-плавунцов [Вознюк, 1974; Биология..., 1979; Тяптиргянов, Кириллов, 1975; Кириллов, 1991].

Следует отметить, что плотва широко распространена почти во всех водохранилищах европейской части России, во многих из которых она многочисленна и входит в число основных промысловых видов рыб [Стрельников и др., 1984]. Как правило, в этих водохранилищах плотва образует две экологические формы – тугорослую прибрежную и быстрорастущую пелагическую, что расширяет возможности питания и размножения плотвы [Стрельников и др., 1984].

В Куйбышевском водохранилище плотва является одной из самых нетребовательных к нерестовому субстрату рыб, икру выметывает при температуре воды 9–10 °С в прибрежной зоне, но часть особей уходит на икромет в открытую часть водохранилища, нередко используя те же нерестилища, что и лещ (в 1962 г. икра плотвы была обнаружена на искусственных нерестилищах леща на глубине 7 м) [Махоткин, 1977]. В Рыбинском водохранилище численность плотвы резко возросла в первые 5–6 лет его существования. В последующие годы рост численности плотвы в этом водоеме сохранялся на высоком уровне благодаря вселению моллюска дрейссены, которым плотва начала активно питаться [Поддубный, 1966]. В Горьковском водохранилище плотва наиболее многочисленна в нижнем озеровидном участке водоема [Кожевников, 1965, 1978]. В Саратовском водохранилище наиболее благоприятные условия для нереста плотвы складываются в годы с интенсивным и равномерным подъемом уровня воды и ее прогревом, отсутствием штормов [Мельникова, 1991].

Из семейства окуневых самым многочисленным видом рыб во всех водохранилищах Сибири является речной окунь, который в ископаемом состоянии встречается на территории Северной Азии с верхнетретичного времени (миоцена) [Лебедев, 1959; Яковлев, 1961]. Окунь является озерно-речной рыбой и в пределах ареала обитает не только в реках и пресных озерах, но и в распресненных прибрежных участках морей и в озерах с соленостью до 7-10~г/л. Однако лучше всего окунь приспособлен к жизни в прибрежной, заросшей гидрофитами зоне средних по глубине (2,5–4,0 м) мезотрофных пресноводных озер. Устойчив к закислению воды (снижению рН до 4–5) и уменьшению в ней концентрации кислорода (нижний порог выживания окуня колеблется от 0,5 до 1,0 мг O_2/Λ) [Привольнев, 1947; цит. по: Строганов, 1962; Гольд, 1967; Попова и др., 1993].

В сибирских водохранилищах окунь встречается повсеместно: в заливах, небольших бухточках, зонах выклинивания притоков, на плесах в прибрежной полосе, реже в глубоководной пелагиали. В глубоководных водохранилищах он является одним из основных промысловых видов рыб. В Бухтарминском водохранилище окунь был многочисленным видом в течение первых 10–15 лет его существования. И до настоящего времени окунь в этом водоеме встречается повсеместно, и его доля в промысловых уловах существенна [Исмуханов, 1980; Куликов, 1986, 2007]. Сравнительно многочислен окунь и в Новосибирском водохранилище, но промыслом используется слабо, поскольку в основном держится на закоряженных мелководных участках левобережья, куда рыболовные суда с большой осадкой (1 м и более) заходить не могут; сетной лов окуня ведется преимущественно рыбаками-любителями [Попов и др., 2000].

Продолжительность жизни окуня составляет 12-15 лет и более. В Бухтарминском водохранилище максимальный возраст рыб в уловах 11–14 лет. Его размеры в этом водоеме в 2003-2004 гг. равнялись: в 2+-11 см длины и 27 г массы, в 4+-18 см и 125 г, в 6+-25 см и 330 г, в 8+-29 см и 580 г, в 10+-34 см и 900 г, в 11+-37 см и 1230 г, в 14+-42 см длины и 1645 г массы [Кириченко, Жаркенов, 2005]. В Красноярском водохранилище окунь в 3+ имеет 14,5 см длины и 75 г массы, в 6+-25 см и 356 г, в 9+-35 см и 900 г [Вышегородцев и др., 1988], в Братском: в 1+-10 см и 22 г, в 3+-18 см и 167 г, в 5+-27 см и 500 г, в 9+-27 см и 526 г [Мамонтов, 1977; Скрябин, 1977]. В Курейском водохранилище окунь доживает в небольшом числе до 22+ и достигает 33 см длины и более 900 г массы [Андриенко, Богданов, 1989]. В Хантайском водохранилище в первые годы его существования возраст окуня не превышал 8+-10+, но к концу столетия в уловах из этого водоема стали встречаться особи окуня в возрасте до 19+. Однако, как и у многих других рыб этого водохранилища, размеры окуня в одних и тех же возрастных группах постепенно снижались. Например, в 1977 г. особи окуня в 6+ имели 469 г массы, а в 1999 г. – только 99 г [Романов и др., 2000; Михайлов, 2001; Карманова, 2004]. В Вилюйском водохранилище окунь живет до 18 + и достигает 37 см длины и 1000 г массы [Биология..., 1979].

Важным адаптивным преимуществом окуня по сравнению со многими другими рыбами является присутствие в одном и том же водоеме как крупной, так и карликовой форм, которые отличаются друг от друга основными местами обитания, скоростью роста, возрастом наступления половой зрелости, характером питания. Так, в Красноярском водохранилище окунь мелкой формы (максимальная масса тела рыб редко достигает 100 г) населяет прибрежное мелководье, нерестится в начале третьего года жизни при достижении массы 20–30 г, питается беспозвоночными планктона и мелкого бентоса, растительностью. Окунь крупной формы обитает как в мелководной зоне, так и в пелагиали до глубины 10–20 м, половозрелым становится в 4+ при массе 70–100 г, питается зообентосом и рыбой (в том числе своего вида); к концу жизни отдельные особи окуня этой формы достигают 50 см длины и 2,0–2,5 кг массы [Вышегородцев и др., 1988, 2005].

Половозрелым окунь в водохранилищах Сибири становится рано — в 2+-4+ при длине 8-12 см. Нерестится после очищения водохранилищ от ледяного покрова. Хорошо переносит колебания весенних температур воды, вызываемых нагоном ледяных полей на нерестовые участки. Диапазон температур, при которых наблюдается нерест окуня, колеблется от 2,5 до 9,5 °C. Икра откладывается в виде студенистых лент на затопленные кустарники, валежник и травянистую растительность на глубине 1-1,2 м, примерно в 50 см от поверхности воды. Каждая лента имеет длину 12-70 см, ширину 3-7 см, клейкостью не обладает и держится в толще воды, будучи обмотанной вокруг стеблей растений. В случае отсутствия затопленной растительности окунь нередко выметывает ленты с икринками на песчаные и даже заиленные участки грунта. В целом окунь в значительный степени является индифферентным к нерестовому субстрату видом рыб.

В пойменных водоемах в верховьях Иртыша в 1961 г. нерест окуня наблюдался 25–27 апреля при температуре воды 10–12 °C. Самцы с текучими половыми продуктами встречались до 15 мая. Кладки икры были обнаружены в нескольких пойменных озерах на глубине 50–70 см на отмерших корнях и стеблях тростника и на затопленных ветвях кустарников. Первые личинки в пойменных водоемах были обнаружены 3 мая, с 5 по 18 мая стайки мальков отмечались во многих озерах [Солонинова, 1969]. В Бухтарминском водохранилище самцы окуня половозрелыми становятся в возрасте 1–2 лет при длине тела 9–11 см, самки – в 2–3 года при длине 11–13 см. В 1962 г. массовый нерест окуня в устье р. Букони отмечался с 16 по 24 апреля, в 1963 г. – с 28 апреля по 2 мая [Солонинова, 1969].

В верхней части Красноярского водохранилища окунь нерестится в конце мая—начале июня, вскоре после нереста щуки, при температуре воды 7—9 °С. Отдельные «текучие» самки окуня встречаются до середины июня. В средней и нижней частях водохранилища нерест происходит на 1–2 недели позже, чем в верхней части, при температуре воды 8–12 °С [Вышегородцев и др., 1988, 2005]. В Братском водохранилище в период его наполнения нерест окуня заканчивался лишь в первых числах июля [Мамонтов, 1977].

В Вилюйском водохранилище нерест окуня начинается в первых числах июня в освободившихся ото льда заливах и длится 15-20 дней при температуре воды от $2.6~^{\circ}$ С (в начале нереста) и до $9.2~^{\circ}$ С (в последующие дни); икра откладывается на глубине $1.0-1.2~^{\circ}$ M, но при наполнении водохранилища она оказывается постепенно на глубине $4-5~^{\circ}$ M; значительная часть икринок гибнет в результате суточных колебаний температуры воды [Биология..., 1979].

ИАП окуня в Бухтарминском водохранилище у рыб в 5 лет составляет в среднем 2,8 тыс. икринок, в 6 лет – 30–66, в 8 лет – 70–99 тыс. икринок; отмечены существенные колебания плодовитости рыб в одних и тех же возрастных группах в разные годы [Кириченко, Жаркенов, 2005]. В Саянском водохранилище ИАП окуня колеблется в пределах 59–94 тыс. икринок, в Красноярском – 48–86, в Братском – от 4 тыс. у рыб длиной 13 см до 158 тыс. длиной 37 см, в Хантайском – 19–49, в Вилюйском – 6–98, в среднем – 36 тыс. икринок. Продолжительность инкубации икринок у окуня около двух недель. У выклюнувшихся личинок (длиной около 5 мм) стадия покоя, в отличие от карповых, отсутствует, и они почти сразу становятся активными [Мамон-

тов, 1977; Вышегородцев и др., 1988; Кириллов А. Ф., 1989; Кириллов С. Д., 1991; Романов и др., 2001].

Окунь — эврифаг, спектр его питания включает организмы зоопланктона, зообентоса, рыб. Молодь окуня в первые недели после рассасывания желточного мешка питается водорослями и зоопланктоном, в качестве дополнительной пищи — мелкими животными бентоса и нектобентоса (амфиподы). Молодь рыб в пищевом рационе окуня начинает встречаться по достижении им 30 мм длины. По мере роста окуня роль беспозвоночных в его питании уменьшается, а роль рыбной пищи увеличивается. Однако, как правило, беспозвоночные присутствуют в пище и взрослого окуня. В период нереста окунь не питается, но сразу же по окончании его начинает активно кормиться. Зимой окунь питается, хотя и менее интенсивно, чем в другие сезоны года. Нередко активизация питания окуня наблюдается задолго до распаления льда [Тугарина, 1969а, б; Купчинская, 1972; Штейнберг, Соловьева, 1975; Тугарина, Купчинская, 1977; Вышегородцев и др., 1988; Андриенко, Богданов, 1989; Кириллов, 1989; Романов и др., 2001].

Обыкновенный ерш, так же как и окунь, является озерно-речной рыбой, но в бессточных или слабопроточных озерах он или редок, или отсутствует совсем. Обитает ерш во всех сибирских водохранилищах, но сравнительно малочислен в них. Обычно держится стаями в придонных слоях воды на участках с песчано-илистым или глинистым, реже — каменисто-галечным дном на глубине до 18 м, избегая не только быстрого течения, но и хорошо прогреваемых участков. Ерш устойчив к дефициту кислорода и выживает при снижении в воде его концентрации до 0,8-0,6 мг/л. Продолжительность жизни ерша в сибирских водохранилищах составляет 6+-10+, но и в старших возрастах особи ерша не достигают больших размеров. Так, в Бухтарминском водохранилище ерш в 5+ имеет в среднем 13 см длины и 32 г массы [Куликов, 2007], в Новосибирском водохранилище в 6+-11 см и 37 г [Петлина, 1967; Попов и др., 2000]. В Красноярском водохранилище в уловах обычно встречается ерш длиной до 15 см и массой до 20–25 г [Вышегородцев и др., 1988, 2005].

Половозрелым ерш становится в 2+-4+, нерест у него двухпорционный. Первая порция икринок выметывается в конце апреля (в Бухтарминском водохранилище) – первых числах мая при температуре воды 4–9°C, вторая порция – в июне–начале июля при температуре 15–20 °C. Икра откладывается в зависимости от ситуации на нерестилищах на отмершую, часто покрытую налетом ила растительность, на затопленные кустарники, коряги, пряди мха, на песчаные и каменистые грунты на глубине 0,6-2,5 м. Плодовитость у ерша невысокая и не превышает в двух порциях 50-55 тыс. икринок [Писанко, 1966; Мамонтов, 1977; Вышегородцев и др., 2005]. Основная пища взрослого ерша – организмы зообентоса и нектобентоса (амфиподы), в меньшей степени ерш питается водорослями планктона и перифитона, гидрофитами. В северных водохранилищах в желудках ерша нередко встречаются остатки рыб [Ледяев, 1980; Кириллов, 1989; Карманова, 2004]. Ерш весьма чувствителен к загрязнению воды и повышенному содержанию в ней органических веществ, что является одной из причин его малочисленности в водохранилищах Сибири.

Судак обитает в иртышских водохранилищах, из которых сравнительно многочислен в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах.

В Бухтарминском водохранилище судак встречается повсеместно, но в отличие от щуки предпочитает открытые, свободные от растительности участки водоема. Наибольшие концентрации судака отмечаются в «зайсанской» части водохранилища. В горной и горно-долинной частях водоема преобладает неполовозрелый судак. После распаления льда судак активно нагуливается в прибрежной мелководной зоне водоема. Основные места его нереста – дельта Черного Иртыша и устье р. Буконь. Нерест судака происходит на глубинах до 4 м, в связи с чем весенняя сработка уровня оказывает на его воспроизводство меньшее влияние, чем на других рыб. ИАП судака из этого водоема составляет в среднем: в 3+-49 тыс. икринок, в 5+-341–645, в 7+-660–1333, в 8+-926 тыс. икринок [Куликов, 1986].

В летнее время судак постоянно перемещается по акватории Бухтарминского водохранилища в поисках пищи, образуя наибольшие скопления в пелагиали озерной и на глубоководных участках озерно-речной зон, преимущественно в местах скопления мирных рыб, которыми питается. Но нагуливается судак и в прибрежной мелководной зоне и в пределах устьев рек, особенно в периоды «жора» (май, октябрь). В осеннее время основная часть стада судака сосредоточена в пелагиали «зайсанской» и озерно-речной зон водоема [Куликов, 2007]. Важной адаптивной чертой экологии судака в этом водохранилище является лабильный характер его питания: в случае малочисленности молоди мирных рыб основной пищей сеголетков и даже 2–3-летков судака становятся каспийские мизиды [Козляткин, 1974].

Под влиянием промысла в Бухтарминском водохранилище наблюдается омоложение популяции судака: в уловах 1996 г. средняя длина рыб равнялась 50.5 см, масса — 1850 г, в 2004 г. — 30.7 см и 443 г. В 2004 г. неполовозрелые особи судака составляли до 30-40 % промысловых уловов. В контрольных уловах 1996 г. доминировали особи судака длиной 40-56 см (62 %), в 1998 г. эта размерная группа составляла 44.9 %, в 2004 г. преобладали рыбы длиной 26-40 см и массой до 500 г. Крупный судак в водохранилище встречается все реже [Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007].

Также следует отметить факт заболевания судака из Бухтарминского водохранилища фибросаркомой, имеющей, предположительно, вирусную этиологию [Ихтиопатология, 1977] и проявляющуюся не только в возникновении опухолей в кожном покрове, но и в аномалии развития зародышей и личинок рыб [Горюнова, 2005]. В водоемах Казахстана это заболевание в массовых масштабах проявилось в 1970–1980-х годах. Кроме судака фибросаркома встречается изредка в водоемах Средней Азии у маринки [Ихтиопатология, 1977]. В Бухтарминском водохранилище доля больных (преимущественно половозрелых) фибросаркомой особей судака в начале 1980-х годов достигла в уловах 60 %. В последующие годы интенсивность заболевания снизилась до 35–40 % в связи с подъемом в водохранилище уровня воды и соответствующим уменьшением плотности стада судака. Почти полностью исчезли в водоеме пораженные этим заболеванием особи судака после активного вылова его в 2001–2006 гг. [Куликов, 2007].

В Новосибирском водохранилище половозрелый судак встречается преимущественно в пелагиали, где держится во все сезоны года разреженно и лишь в преднерестовый и нерестовый периоды скапливается на участках размножения. Молодь судака в летний период нагуливается на мелководных и закоряженных участках, где кормится молодь и других рыб. В октябре молодь судака скатывается в наиболее глубокую русловую часть водохранилища, а рыбы старших возрастов мигрируют в среднюю и нижнюю зоны водоема, где и зимуют. Во время весеннего паводка и летом значительная часть молоди судака выносится вместе с молодью других видов рыб через турбины и водосливы ГЭС в нижний бьеф. Взрослые особи судака скатываются из водохранилища не только случайно, но и целенаправленно, пытаясь уйти из водоема в период его наибольшего прогрева (до 20 °С и выше) и «цветения» в нем воды [Феоктистов, 1966, 1970, 1976а, б; Сецко, 1976в; Селезнева и др., 2006].

До середины 1970-х годов судак в Новосибирском водохранилище имел хорошие годовые приросты длины и массы тела, но затем его рост замедлился: в 1988 г. длина особей в 1+ составляла 19 см, масса 100 г, в 4+-43 см и 1100 г, в 8+-54 см и 2000 г, в 10+-60 см и 2700 г. Половозрелым судак становится в условиях водохранилища в 2+-3+ при достижении 32-41 см длины и 450-1200 г массы. Его нерест начинается обычно во второй декаде мая при температуре воды 8 °C и продолжается 7-15 суток. Икра откладывается на глубине 1,5-7,0 м, преимущественно на слабо заиленные остатки затопленных кустарников, на прикорневые части и корни тростника. Условия паводка не влияют существенно на сроки и продолжительность нереста судака в этом водоеме. Рыбы в 3+ откладывают от 87 до 609, в среднем 440 тыс. икринок, в 4+-101-956 (628), в 5+-495-1136 (857) тыс. икринок.

Питается молодь (сеголетки) судака в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах беспозвоночными планктона, но уже к концу первого лета жизни переходит на питание ракообразными нектобентоса и молодью рыб. Пища взрослого судака состоит в основном из молоди и взрослых рыб небольших размеров, из которых по частоте встречаемости и удельному весу в желудочно-кишечном тракте хищника преобладают верховка, плотва, молодь леща и судака. В Новосибирском водохранилище в середине 1980-х годов в питании судака в верхней части водоема в июне-июле значительную роль играли стерлядь (74 % по частоте встречаемости) и судак (21 %), ерш и плотва составляли около 5 %. В средней зоне водохранилища в этот период года в пище судака по частоте встречаемости преобладали плотва (40 %) и стерлядь (30%), молодь судака составляла 10%. Осенью (сентябрь-октябрь) на этом участке водоема в желудках судака чаще встречались плотва (80 %), лещ (60 %) и ерш (20 %). В нижней части водохранилища в пище судака преобладала собственная молодь. Размеры жертв судака были следующими: стерляди -20-105 мм, судака -70-170, плотвы -20-198, леща -100-140, ерша – 48–95 мм [Губин, 1986]. Молодь своего вида судак особенно активно поедает в средней и нижней зонах водохранилища. Активно питается судак в этом водоеме и ракообразными-акклиматизантами – байкальскими бокоплавами и, особенно, дальневосточными мизидами [Феоктистов, 1973а, б, 1976а, б; Феоктистов и др., 1996; Визер, 2006].

В отличие от Бухтарминского и Новосибирского водохранилищ, сравнительно хорошо изучен характер размножения судака в Каховском и некоторых других днепровских водохранилищах [Владимиров и др., 1963]. Нерест судака в условиях этих водоемов начинается в последней декаде апреля при температуре воды 9-12 °C и заканчивается в последней декаде мая при 18-20 °C. В пойменных водоемах среднего и нижнего течения Днепра судак нерестится в более ранние сроки – с середины апреля до середины мая. Местами нереста судака в днепровских водохранилищах служат участки с разреженными зарослями тростника, рогоза и других макрофитов. Самка откладывает икру в предварительно приготовленное ею гнездо: с помощью грудных и хвостового плавников она размывает грунт, обнажая корешки макрофитов или растительные остатки. Готовое гнездо имеет форму диска диаметром обычно 40-60 см, но иногда до 1,5 м. В гнездах любого диаметра икра обнаруживается только в его центральной части, представляющей собой небольшое углубление с густой сетью промытых корешков растений. Центральная часть гнезда окаймлена хорошо промытым грунтом, нередко с многочисленными в нем пустыми раковинами моллюсков. Охраняет кладку икры самец судака, который в течение всего периода инкубации икры не питается, находится в непосредственной близости у гнезда, чистит его от ила и аэрирует движениями плавников и тела, отгоняет тех рыб, которые пытаются проникнуть в гнездо с целью откладки в него своей икры или поедания икры судака.

Икру судак в днепровских водохранилищах откладывает на глубине от 0,5–0,7 до 1,5–2,0 м, при наличии подходящего субстрата – на глубине до 10–15 м. В годы с высоким уровнем воды нерест судака происходит на несколько больших глубинах, чем в годы с низким уровнем, когда часть нерестилищ судаком не используется. Поскольку нерест судака происходит обычно в период повышения уровня воды, то оплодотворенные икринки развиваются на значительно больших глубинах, чем те, на которых они были отложены. Гибель кладок икры судака в случае снижения уровня воды наблюдается редко [Владимиров и др., 1963]. Однако именно уровенный режим является одним из основных лимитирующих факторов размножения и увеличения численности популяции судака в Каховском водохранилище [Захарченко, 2006].

В Куйбышевском водохранилище судак в массе нерестится при температуре воды 8–16 °С, икру откладывает на незаиленных участках на глубине 3–4 м, но иногда икра отмечалась в русловой части водохранилища на глубине 32 м, куда она была занесена течениями [Шаронов, 1963а; Махоткин, 1977].

Об адаптивных возможностях судака в зависимости от условий обитания свидетельствуют данные по его росту и плодовитости. Так, темп роста судака в благоприятных условиях в дельте Волги в два раза выше, чем в менее благоприятных условиях в Сямозере. В первом случае судак достигает средней длины тела (60 см) в 6-летнем возрасте, во втором случае – в возрасте 15 лет. В водоемах Волго-Каспийского региона жизненный цикл судака состоит из 8–9 лет, а в Сямозере – 24 лет (при этом размеры рыб достигают 115 см длины и 7 кг массы). В дельте Волги судак становится половозрелым в

2–3 года, в районе Саратова в возрасте 3–4 лет, у Казани в 4–5, в озерах Карелии в 6–9 лет, в Куйбышевском водохранилище в 4–5 лет. Плодовитость (ИАП) судака длиной 56–60 см в самом южном из волжских водохранилищ – Волгоградском – составляет 540 тыс. икринок, в Куйбышевском 450, в Рыбинском 350 тыс. икринок [Кузнецова, 1955; Зырянова, 1960; Шаронов, 1963а; Танасийчук, 1973, 1974].

Из семейства тресковых во всех сибирских водохранилищах обитает налим — холодолюбивая рыба, широко распространенная на территории Сибири и предпочитающая селиться в реках и олиготрофных озерах с каменистым, галечно-каменистым и песчаным дном. В небольшом числе налим выходит на нагул из устьевых участков сибирских рек в морские воды с соленостью до 12 ‰. Известен в составе пресноводной ихтиофауны Новосибирских островов [Тюльпанов, 1967а, б; Криницын, 1989].

В иртышских водохранилищах налим обитает преимущественно на глубоководных участках [Чабан, 1959; Ерещенко, 1972а, б; Кириченко, Жаркенов, 2005; Куликов, 2007]. В Оби на участке Новосибирского водохранилища налим был распространен повсеместно и являлся одним из промысловых видов рыб. В водохранилище обитает преимущественно в верхней зоне, где условия для нагула и размножения налима сравнительно хорошие. Однако в целом налим в этом водохранилище малочислен и его роль в промысле незначительна. В период с 1959 по 1965 г. ежегодно гословом добывалось от 0,3 (0,01%) до 143 ц (3,2%), с 1966 по 1975 г. — в среднем 57 (1,5%), с 1976 по 1987 г. — 31 (0,5%), с 1988 по 1992 г. — 148,6 (1,4%), с 1993 по 1998 г. — 35 ц (0,5%) налима [Сецко, 1976а, б; Благовидова и др., 1977; Губин, 1986; Попов и др., 2000; Бабуева, 2005].

Малочислен налим и во всех остальных сибирских водохранилищах, кроме северных – Курейского, Хантайского и Вилюйского. В Хантайском водохранилище налим с 1988 г. занял место щуки как лидера промысла, но в последующие годы численность налима в этом водоеме постепенно снижалась, по всей видимости, в связи с увеличением трофности водоема [Карманова и др., 2004]. В Вилюйском водохранилище максимальный вылов налима – от 3000 до 5000 ц в год – отмечался с 1979 по 1989 г. И в настоящее время налим в этом водоеме многочислен, хотя промыслом изымается в сравнительно небольшом количестве [Кириллов А. Ф., 1988, 1989; Кириллов С. Д., 1991].

При температуре воды выше 15 °C налим становится вялым и прячется в различного рода убежища, при 24–27 °C может наблюдаться массовая гибель рыб. Например, такое явление имело место летом 1968 г. в Новосибирском водохранилище в связи с повышением в нем температуры воды до 24 °C [Сецко, 1976]. В глубоких водохранилищах Сибири в период прогрева мелководий половозрелый налим уходит на глубину, но здесь для него возникает проблема питания, поскольку, как отмечалось выше, плотность и беспозвоночных, и рыб в сибирских водохранилищах на глубине 20 м и более резко уменьшается. В Новосибирском водохранилище в период повышения в нем температуры воды до 20 °C и выше часть взрослых особей налима подходит к плотине и скатывается через гидроагрегаты ГЭС в нижний бьеф, при этом значительная доля особей гибнет или травмируется [Селезнева и др., 2006].

Для налима характерна большая продолжительность жизни — до 25—30 лет, при этом многие особи достигают 100—110 см длины и 10—15 кг массы. Молодь налима сравнительно хорошо растет не только в период открытой воды, но и в период ледового режима водоемов. Так, в Оби в конце июля сеголетки налима имеют в среднем 4,3 см длины и 0,8 г массы, а молодь (1+) в мае следующего года — в среднем 16 см длины и 41 г массы [Тюльпанов, 1966]. В Хантайском водохранилище выявлены значительные колебания размеров налима в одной и той же возрастной группе. Например, у налима в 8+ длина тела колеблется в пределах 337—465 мм, в 14+ — 390—855 мм, в 17+ — 642—883 мм, лимиты массы тела рыб составляют в этих возрастах 279—645, 295—4323 и 1885—4743 г соответственно [Карманова и др., 2004].

Половозрелым налим в водохранилищах Сибири становится частично в 2+, в массе в 3+-5+. Осенью при понижении температуры воды до 12-8 °C у половозрелых особей налима начинается ускоренное созревание половых продуктов. К концу декабря основная часть самцов готова к нересту, у самок это состояние наступает на 15-30 дней позже. Общая продолжительность преднерестового созревания гонад у самцов длится 3,5-4, у самок 4-5 месяцев. Массовый нерест налима в большинстве водоемов Сибири происходит в январе, но в целом для региона период размножения налима растянут с конца ноября до середины марта.

В Усть-Каменогорском водохранилище налим нерестится обычно в январе-феврале, в течение от 15–20 до 45–50 суток, в зависимости от сложившихся в водоеме условий. Икра выметывается на глубине 0,5–2,0 м на илисто-каменистые или галечные грунты [Рыбы..., 1989]. В Вилюйском водохранилище налим нерестится с середины февраля до середины марта [Кириллов, 1988]. Важно отметить, что в водоемах Сибири, по крайней мере во многих из них, одна и та же особь половозрелого налима, особенно самок, нерестится не каждый год, что снижает репродуктивный потенциал популяций этого вида. Коэффициент половой зрелости у особей налима, пропускающих в данном году нерест, близок к таковому неполовозрелых особей и не превышает в течение всего года 0,2–0,8 %. Возможно, что в водоемах с особенно неблагоприятными условиями жизни налим после очередного нереста отдыхает не один год, а большее число лет [Тюльпанов, 19676; Сорокин, 1976].

Для размножения налим выбирает участки водоема с каменистыми, галечными или песчаными грунтами с прозрачной водой, часто в местах выхода подземных ключей или впадения в основное русло реки ручьев. Нередко в условиях водохранилищ налим поднимается на нерест в притоки. Вымет половых продуктов происходит на глубине до 2 м при температуре воды около 0 °С и содержании в ней кислорода не менее 6–9 мг/л. Икра налима очень мелкая (0,75–0,92 мм в ястыке и 1,05–1,30 мм в воде после вымета), не клейкая, развивается на субстрате на участках водоема с небольшим течением, нередко покрывается легким налетом ила, который смывается с икринок слабым движением воды. В противном случае та или иная часть икринок гибнет в результате дефицита кислорода. Поскольку в икре налима содержится большая жировая капля и плавучесть икринок близка к нейтральной (+0,12), даже сравнительно небольшое течение воды (около 4 см/с) способствует подъему икры в толщу воды и смыву с нее налета ила. Поток скоростью

8 см/с сносит икру вниз по течению, резко увеличивая вероятность ее гибели. Но даже при благоприятных условиях инкубации коэффициент выживаемости икры налима до стадии выклева личинок составляет (в условиях притоков Байкала) лишь 0,15–0,20 %. Большое количество икры налима гибнет в результате ее поедания мирными и хищными (включая налима) рыбами, некоторыми водными беспозвоночными [Тюльпанов, 1966, 1967б, Петкевич, Никонов, 1969; Биология..., 1979; Кириллов, 1989].

Развитие оплодотворенных икринок налима происходит при температуре воды около 0 °C и длится, в зависимости от условий инкубации, 2-3 месяца. Выклев личинок наблюдается при температуре воды 0,5–4°C, перед началом и в процессе распаления льда на озерах и водохранилищах или ледохода на реках. В момент выклева длина личинок равняется 3-5 мм, масса - менее миллиграмма. Сразу после выклева личинки подвижны, держатся вертикально, совершая постоянные движения вверх и вниз в толще воды в процессе ската по течению. Через 3–4 дня личинки начинают активно плавать в горизонтальной плоскости у поверхности воды, опускаясь на дно при опасности. В случае раннего выклева из икринок скат личинок с нерестилищ происходит подо льдом и во время ледохода. При спаде паводковых вод много мальков налима остается в отшнуровавшихся от реки пойменных водоемах, где впоследствии они погибают или поедаются птицами. Молодь налима в период первой в своей жизни зимовки обладает высокой устойчивостью к дефициту кислорода и, по наблюдениям в одной из проток р. Селенги, оставалась живой при снижении в воде концентрации кислорода до весьма критического для большинства сибирских рыб уровня – 0,72 мг/л. Спасительным оказалось то, что молодь налима сосредоточилась непосредственно под нижней кромкой льда, где кислорода было больше, чем в толще воды. Но, по всей видимости, данный случай является лишь исключением, в большинстве подобных ситуаций молодь налима в массе гибнет, чему также способствует не только низкое содержание в воде кислорода, но и, нередко, отравляющее действие повышенной концентрации сероводорода и метана в результате разложения органических веществ в анаэробных условиях [Сорокин, 1966, 1967, 1976; Сорокин, Сорокина, 1991].

Налим обладает наибольшей плодовитостью среди всех видов рыб Сибири. В Оби рыбы массой тела 250 г выметывают в среднем 88 тыс. икринок, массой 1800-2500 г -1,3 млн икринок; у самки в 8+ длиной 80 см и массой 5800 г в яичнике массой 609 г оказалось 4 млн икринок, у самки в 10+, 83 см и 6700 г в яичнике массой 740 г -5,5 млн икринок. В Усть-Каменогорском водохранилище ИАП налима у рыб массой 1,0-1,5 кг равняется в среднем 541 тыс., массой 5-6 кг -3,6 млн икринок [Рыбы..., 1989]. Плодовитость енисейского налима колеблется в пределах от 100 тыс. до 3 млн икринок. В Вилюйском водохранилище налим в 4+ выметывает в среднем 138 тыс., в 6+-210, в 8+-617, в 9+-777 тыс. икринок [Кириллов, 1988, 1989].

Следует отметить, что неблагоприятные или недостаточно благоприятные условия размножения налима – основная причина, лимитирующая рост его численности в водохранилищах Сибири, как, впрочем, и в водохранилищах европейской части России, например, волжских [Поддубный, 1963; Махоткин, 1977; Гордеев, Ильина, 1978].

Налим всеяден. Нередким явлением для налима является каннибализм. Личинки налима начинают поедать мелкие организмы зоопланктона и водоросли перифитона незадолго до окончания питательных веществ желточного мешка. По мере роста рацион личинок пополняется детритом и организмами зообентоса, прежде всего личинками насекомых (хирономид, веснянок, поденок и др.). Уже в конце первого года жизни налим питается, наряду с беспозвоночными, молодью рыб. Взрослые особи налима питаются рыбой и организмами бентоса и нектобентоса (амфиподы). Активно поедает налим икру рыб и их молодь. Известны факты обнаружения в желудке одного налима до 80–120 сеголетков и годовиков карповых, окуневых и сиговых рыб. У крупных особей налима в желудке встречаются лягушки и мышевидные. В Новосибирском водохранилище в середине 1980-х годов в питании налима в летний период значительную роль играла стерлядь (до 80 % по частоте встречаемости), в сентябре—октябре, при понижении температуры воды до 10–12 °C — молодь щуки, леща, ерша, окуня и судака [Губин, 1986].

В Иркутском водохранилище в питании налима важную роль играют желтокрылка и песчаная широколобка, а также амфиподы, разнообразие которых в пище налима возрастает летом [Тугарина, 1969а, б]. В рационе налима из Братского водохранилища отмечены рыбы, личинки хирономид, мшанки Cristatella mucedo со статобластами [Мамонтов, 1977]. В Вилюйском водохранилище в первые годы его существования взрослый налим питался исключительно рыбой, в последующем в его пищевом рационе стали встречаться и беспозвоночные, изредка – мышевидные. Зимой основным кормом налима в этом водоеме является молодь окуня [Кириллов, 1988, 1989]. Обычно налим питается наиболее активно в осенне-зимний и весенний периоды, и менее активно – в летние месяцы при прогреве воды до 14 °С и выше.

3.3. Фаунистические комплексы рыб водохранилищ Сибири

Представляет определенный интерес анализ состава ихтиофауны сибирских водохранилищ с точки зрения фаунистических комплексов. Как известно [Берг, 1933, 1949, 1962; Никольский, 1947а, 1953, 1956, 1980; Пирожников, 1959], под фаунистическим комплексом понимается группа видов животных, связанная общностью географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне, к абиотическим и биотическим условиям которой виды, слагающие комплекс, приспособились в процессе своего становления. Г. В. Никольский [1947а, с. 221] писал, что фаунистические комплексы являются основой для зоогеографии, призванной решать на современном этапе ее развития «...вопросы генезиса фауны, установление закономерностей ее формирования и динамики, и на основе этого понимание ее современного облика и установление дальнейших путей изменения».

В ихтиофауне сибирских водохранилищ можно выделить восемь фаунистических комплексов (табл. 15).

К древнему верхнетретичному фаунистическому комплексу относятся стерлядь и осетр, а также сибирская минога. Все три вида являются ярко выраженными реофилами и в связи с этим в водохранилищах весьма малочисленны, а некоторые из них в том или ином водохранилище отсутствуют.

Таблица 15 Число видов рыб в водохранилищах Сибири по фаунистическим комплексам

					Водо	храни	мще				
Фаунистический комплекс	Бухтар- минское	Усть-Каме- ногорское	Новоси- бирское	Саяно-Шу- шенское	Красно- ярское	Иркут- ское	Братское	Усть- Илимское	Курей- ское	Хантай- ское	Вилюй- ское
Древний верхне- третичный	1	2	3	2	3	2	3	3	1	1	2
Бореальный предгорный	5	5	5	7	7	7	7	7	7	7	6
Бореальный равнинный	11	11	11	9	11	11	11	11	10	10	8
Арктический пресноводный	2	2	3	3	6	4	5	4	6	6	5
Понтокаспийский	2	2	3	1	3	1	2	2	_	_	_
Пресноводный амфибореальный	2	2	2	_	1	1	1	_	_	_	-
Китайский равнинный	_	_	_	_	_	2	1	_	_	_	_
Байкальский автохтонный	_	_	_	_	_	5	4	2	_	_	_

К рыбам предгорного бореального комплекса относятся ленок, таймень, обыкновенный валек, сибирский хариус, речной гольян, сибирский голецусач, пестроногий и сибирский подкаменщики. Эти рыбы также являются реофилами и живут на участках водохранилищ с высоким содержанием в воде кислорода. Нерестятся они весной, икру откладывают на каменистый или галечный грунт, по характеру питания являются преимущественно бентофагами. Таймень — хищник, а для ленка характерен смешанный тип питания, наряду с рыбами он потребляет в пищу и животных бентоса. Существенную роль в питании рыб этого комплекса играют падающие на поверхность воды насекомые. Среди рыб комплекса присутствуют «вооруженные» шипами формы — подкаменщики. Исторически этот комплекс сформировался в предгорных, главным образом текучих водоемах умеренных (бореальных) широт Евразии.

В состав бореального равнинного комплекса из рыб водохранилищ Сибири входит 13 видов: щука, караси, сибирский пескарь, язь, сибирский елец, озерный гольян и гольян Чекановского, плотва, сибирская щиповка, ерш, окунь и чукучан. Это или озерные (караси, озерный гольян, плотва), или озерно-речные рыбы, широко распространенные (кроме чукучана) в водоемах бореальной зоны Евразии. Среди видов комплекса есть рыбы, способные жить в водоемах с малым количеством кислорода в воде (караси, озерный гольян). В целом все виды этого комплекса менее оксифильны, чем виды бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов. Также все названные виды рыб размножаются весной, являются сравнительно теплолюбивыми и питаются наиболее интенсивно в летний период.

Арктический пресноводный комплекс в сибирских водохранилищах представлен шестью видами-аборигенами (сиг-пыжьян, чир, тугун, нельма, налим и девятииглая колюшка) и пятью видами-акклиматизантами (радужная форель, байкальский омуль, пелядь, европейская ряпушка, сибирская ряпушка). Это холодолюбивые и оксифильные рыбы, размножаются осенью и зимой (налим), лишь колюшка нерестится в начале лета. Основу питания взрослых особей почти всех рыб этого комплекса составляют организмы зообентоса и нектобентоса. Облигатным хищником является только нельма. Налим всеяден, хотя и предпочитает питаться рыбой. У рыб этого комплекса отсутствует «вооружение» – шипы или колючки. В водохранилищах Сибири рыбы арктического пресноводного комплекса малочисленны, лишь налим в некоторых из них сравнительно многочислен.

Из понтокаспийского фаунистического комплекса в иртышских водохранилищах присутствуют лещ и линь, в Новосибирском и Красноярском – лещ, линь и верховка, в Саянском – только лещ. Это рыбы-лимнофилы и предпочитают медленно текущие и хорошо прогреваемые воды, но не переносят дефицита кислорода. Половозрелыми они становятся рано, размножаются в конце весны или летом, фитофилы. Лещ и линь откладывают в сезон размножения одну порцию икры, верховка – две, а возможно, и три. Питаются зоопланктоном и зообентосом. В водохранилищах Сибири лещ многочислен в Бухтарминском и Новосибирском, верховка – только в Новосибирском, а линь везде редок.

Из рыб, относимых к пресноводному амфибореальному комплексу, в иртышских и Новосибирском водохранилищах обитают судак и сазан, а в Красноярском и ангарских (кроме Усть-Илимского) водохранилищах – только сазан. Оба вида рыб являются теплолюбивыми, оксифильными. Икру откладывают преимущественно на растительность. Основная пища сазана – беспозвоночные планктона и бентоса, судака – рыбы и ракообразные нектобентоса. Сазан во всех указанных водохранилищах редок, судак в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах является одним из промысловых видов рыб, хотя, как отмечалось выше, величина его вылова в этих водоемах всегда существенно меньше, чем леща.

Из рыб, которых относят к китайскому равнинному комплексу, в Иркутском водохранилище обитают ротан-головешка и амурский сом, в Братском – только сом. Оба вида рыб являются представителями амурской ихтиофауны, в ангарские водохранилища проникли из Байкала, куда также попали случайно. Оба вида по образу жизни являются лимнофилами, размножаются в летние месяцы в условиях высокой температуры воды (от 15 до 20 °C – ротан и от 12–17 до 26 °C – сом). Для ротана характерен порционный нерест. Он хорошо переносит дефицит кислорода в воде и выдерживает почти полное высыхание и промерзание водоемов, зарываясь в ил. Спектр питания сома состоит из рыб, ротан поедает организмы зоопланктона и зообентоса, а также икру и молодь рыб. И сом и, особенно, ротан могут в дальнейшем расселиться во всех ангарских водохранилищах и стать в них (прежде всего ротан) многочисленными.

Наконец, пять видов рыб проникли в ангарские водохранилища из Байкала и относятся к байкальскому автохтонному комплексу. В Иркутском водохранилище обитают все пять видов: песчаная, каменная, желтокрылая, длиннокрылая широколобки и малая голомянка. В Братское водохранилище из Иркутского попали только широколобки, а в Усть-Илимское из Братского - только песчаная и каменная широколобки. Все относящиеся к этому комплексу рыбы являются холодолюбивыми, оксифилами, ведут постоянно донный образ жизни, и лишь голомянки (большая и малая) всю жизнь проводят в толще воды. Размножение у всех видов комплекса происходит при низких температурах воды. Плодовитость у этих рыб невысокая, но многие бычки, в том числе широколобки, охраняют икру и потомство от хищных беспозвоночных и рыб. Основная пища донных бычков, к которым относятся все названные выше широколобки, – организмы зообентоса, нектобентоса (амфиподы) и, частично, молодь рыб. Голомянки питаются крупными формами зоопланктона и, в небольшой степени, молодью рыб, в том числе своего вида. В ангарских водохранилищах широколобки являются конкурентами на почве питания ряда других, в том числе промысловых рыб. Но и сами широколобки являются объектами питания ангарских рыб.

Таким образом, по числу видов в сибирских водохранилищах преобладают рыбы бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов. Доля видов арктического пресноводного комплекса существенна только в енисейских и Вилюйском водохранилищах. Во всех водохранилищах, кроме расположенных в северных широтах Сибири, заметна доля представителей понтокаспийского и пресноводного амфибореального комплексов, что до некоторой степени является отражением общей тенденции проникновения в водоемы Сибири видов рыб из водоемов более южных широт [Мухачев, 2002; Попов, 2007а, 2009б]. Последнее относится и к факту обитания в Иркутском и Братском водохранилищах представителей китайского равнинного комплекса.

В. Н. Яковлевым [1964] было высказано мнение, что сравнительно быстрая натурализация некоторых вселенцев (лещ, сазан, сом и др.) произошла в связи с наличием свободных экологических ниш в зоне распространения в Сибири рыб бореального комплекса. Однако, на наш взгляд, речь должна идти не столько о занятии свободных ниш, сколько о частичном вытеснении аборигенов вселенцами. Наглядный пример этому – увеличение численности леща с одновременным сокращением численности плотвы в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах. В этих же водохранилищах судак оказывает ограничивающее влияние на рост численность окуня [Феоктистов и др., 1996; Терещенко и др., 2004; Бабуева, 2005; Куликов, 2007]. Влияние других рыб-вселенцев на экологию рыб-аборигенов в сибирских водохранилищах остается неизученным, но, несомненно, это влияние есть. По сути дела, речь должна идти об изучении процесса коадаптации вселенцев и аборигенов, который происходит одновременно с адаптацией и тех и других рыб к постоянной смене условий существования в сибирских водохранилищах.

В сравнительном плане интересны сведения о распределении рыб по фаунистическим комплексам в водохранилищах Волжского каскада. По дан-

ным Н. А. Гордеева и Л. К. Ильиной [1978], первоначально ихтиофауна в этих водоемах формировалась за счет четырех фаунистических комплексов: бореального равнинного, понтокаспийского, древнего верхнетретичного и арктического пресноводного. В первый период существования водохранилищ в них наиболее многочисленными были представители бореального равнинного комплекса: щука, окунь, плотва, язь, серебряный карась, ерш и др. В промысловых уловах в Иваньковском водохранилище эти рыбы составляли 84,5 % от общего улова, в Угличском – 85, в Рыбинском – 70, в Горьковском – 51, в Волгоградском – 40 %. На долю представителей понтокаспийского комплекса в эти годы приходилось: в Иваньковском водохранилище – 10,4 %, в Рыбинском – 20,8, в Горьковском – 23, в Волгоградском – 25 %. К середине 1970-х годов ситуация несколько изменилась, доля рыб понтокаспийского комплекса в уловах возросла, бореального равнинного снизилась. В Иваньковском водохранилище рыбы первого комплекса стали составлять 65,6 %, второго комплекса – 33,5 %, в Угличском – 67,6 и 30 соответственно, в Рыбин- ${\sf ском}-29$ и 58, в ${\sf Горьковском}-43$ и 53, в в ${\sf Куйбышевском}-28$ и 68, в ${\sf Волго}$ градском – 25 и 58 %. Авторы отмечают, что значение в уловах рыб понтокаспийского комплекса возрастает от верхних водохранилищ к нижним, южным. В крупных водохранилищах (Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Волгоградское) рыбы этого комплекса составляют в промысле большую долю (53-68 %), чем в меньших по размерам (Иваньковское, Угличское) (30-33 %).

Рыбы арктического пресноводного комплекса играют заметную роль в промысле только в северных волжских водохранилищах. Так, в 1953, 1954, 1960 гг. в озерной части Шекснинского водохранилища доля в уловах снетка равнялась 33 %, при этом доля рыб понтокаспийского комплекса снизилась с 70 до 40 %. В водохранилищах Ниж. Волги в эти годы заметную роль (до 10 %) в уловах играли рыбы древнего верхнетретичного комплекса – стерлядь, сазан, сом.

3.4. Влияние уровенного режима водохранилищ на рыб

Влияние уровенного режима на рыб имеет место как в естественных водоемах (реках и озерах), так и в водохранилищах, и проявляется как непосредственно, так и опосредованно, через изменения, оказываемые этим фактором на гидрологические, гидрофизические и гидробиологические характеристики водоема [Авакян, Ривьер, 2000; Терещенко, Терещенко, 2004]. В результате такого интегрального воздействия в водоемах складываются весьма сложные и изменчивые условия миграций, размножения, развития и роста, питания и зимовки рыб [Тюрин, 1961, 1967; Залуми, 1967, 1976; Поддубный, 1971; Замятин, 1977; Экология..., 2006]. В отличие от колебаний уровенного режима в водохранилищах, обусловленных не только динамикой притока, но и регулированием стока человеком, в естественных водоемах колебания уровня воды связаны в основном с изменениями климата (снижением и повышением увлажненности того или иного региона) и носят цикличный характер [Максимов, 1989].

Б. К. Москаленко [1956], проанализировавший влияние многолетних колебаний уровня воды в Оби на рост и размножение ряда видов рыб этой ре-

ки, предложил следующую схему эффективности воспроизводства и продуктивности популяций рыб в зависимости от уровня: высота уровня воды на речной магистрали \rightarrow продолжительность стояния уровня в заливных пойменных водоемах \rightarrow продолжительность летнего нагула рыб \rightarrow темп роста рыб \rightarrow размеры рыб ко времени полового созревания \rightarrow величина плодовитости рыб. Б. В. Кошелев [1984] ввел в эту схему еще один пункт – интенсивность нереста рыб, которая, по его мнению, тесно связана с продолжительностью затопления нерестилищ.

Анализ влияния гидрологического режима на рыбные запасы Оби в период с 1941 по 1973 г., проведенный В. А. Замятиным [1977], выявил существенную зависимость условий нагула, темпа роста, воспроизводства и, в конечном счете, промысловых запасов рыб в реке от уровня залития и продолжительности стояния воды на пойме, особенно в период размножения рыб весной и в начале лета. Так, в маловодные 1962–1965 и 1967, 1968 гг. продолжительность нагула рыб на пойме Нижней Оби колебалась от 34 до 74 суток, а в многоводные 1960, 1966 и 1970–1972 гг. этот период составлял от 79 до 97 суток. После маловодных 1967 и 1968 гг. прирост ихтиомассы в водоемах практически отсутствовал, и промысел базировался на доиспользовании поколений прежних лет. В 1967 г. участки поймы с луговой растительностью почти не затоплялись, в результате чего нерест рыб затянулся, до 10 % производителей щуки и 20–25 % язя в нересте вообще не участвовали.

Положительная корреляция между уровнем и продолжительностью половодья, с одной стороны, и уловами рыб через три года — с другой, выявлена В. П. Солововым [1986] в Верхней Оби. В условиях Средней Оби в многоводные 1973 и 1975 гг. (продолжительность залития поймы 98 и 85 суток соответственно) эффективность нереста и нагула плотвы, язя и окуня была гораздо выше, чем в маловодные 1974 и 1976 гг. (продолжительность залития поймы 47 и 42 суток соответственно). При этом отмечается комплексный характер зависимости эффективности размножения рыб от условий их обитания [Трифонова, 1986]. Зарегулирование стока Оби плотиной Новосибирской ГЭС привело к сокращению продолжительности стояния воды на пойме Средней Оби, что существенно ухудшило эффективность размножения нерестящихся весной рыб и нагула их молоди. Коэффициент корреляции между количеством сеголетков щуки, выловленных в 1973—1977 гг., и продолжительностью залития поймы равнялся 0,924, с эпюрой уровенного режима — 0,908, с эпюрой эффективного нереста — 0,910 [Трифонова, 1982].

Существенное влияние уровенного режима на динамику запасов основных промысловых рыб в пойменно-речной системе Средней Оби показано в работе В. К. Попкова [1995]. В. Д. Богдановым и Л. И. Агафоновым [2001] выявлено, что в многоводные годы с длительным периодом затопления низкой поймы Ниж. Оби возникают предпосылки для появления в последующие годы многочисленных генераций пеляди и чира. Если рост генераций пеляди и чира, вступающих в воспроизводство, происходит в условиях маловодных лет, то темп роста и полового созревания, упитанность и плодовитость рыб низкие. Наиболее благоприятные условия для роста и развития этих видов сиговых складываются при высокой водности в течение двух лет подряд.

Влияние водности Оби на этом участке на динамику численности сига-пыжьяна выражено в гораздо меньшей степени. Проведенный Г. Ф. Зыковой [1980] анализ воспроизводительной способности язя из разных участков Оби и Иртыша в годы с различным гидрологическим режимом выявил, что в маловодные годы в результате ухудшения условий нагула снижается темп роста этого вида рыб, масса тела и ИАП самок, популяционная плодовитость язя в целом.

Влияние уровенного режима на величину промысловой добычи рыб установлено в оз. Чаны — самом крупном водоеме этого типа на юге Западной Сибири [Воскобойников и др., 1986]. Анализ статистики по уровню воды в озере и вылову в нем рыб в период с 1931 по 2002 г. позволил выявить, что коэффициент корреляции этой связи со сдвигом на 1 год равнялся 0,683, на 2 года — 0,772, на 3 года — 0,709 [Попов и др., 2005].

В другом озере Чано-Барабинской системы – Убинском, также значительном по площади водного зеркала (700 км² в 1949 г.), уровенный режим явился основным из абиотических факторов, оказавшим влияние на динамику численности рыб. Для периода с 1928 по 1984 г. это показано в работе В. Г. Терещенко и Л. И. Терещенко [2004]. При низком уровне воды в озере в 1928-1933 гг. в нем по численности доминировали три вида рыб: плотва, окунь, ерш; плотва составляла более 50 % общего годового улова. При повышении уровня воды к 1947–1948 гг. наиболее многочисленным в озере стал ерш, при дальнейшем подъеме воды и начале его спада (1949–1954 гг.) по численности преобладали (в порядке убывания) ерш, плотва, окунь и щука, при последующем спаде уровня (1955–1966 гг.) – плотва, ерш, окунь и лещ (вселенный в озеро в 1929 г.). Щука и крупный окунь в 1949–1955 гг. составляли 20-25 % ихтиомассы. Прогрессирующее снижение уровня воды в озере привело к почти полному исчезновению (с 1980 г.) в уловах щуки и язя. На фоне снижения численности щуки и крупного окуня в озере повысилась численность плотвы, ерша и мелкого окуня. В 1964 г. в промысловых уловах стала доминировать плотва, за которой по этому показателю следовали ерш, окунь и до 1967 г. лещ. В 1967 г. в озере, впервые за период с 1929 по 1984 г., наблюдался тотальный замор, в результате которого общая ихтиомасса рыб уменьшилась более чем на 90 %, но число видов рыб осталось прежним (12). В настоящее время биоценоз оз. Убинское находится в депрессивном состоянии: площадь водного зеркала сократилась до 400 км², преобладающие глубины 0,8-1,0 м, придаточная (полойная) система обсохла; из рыб в озере наиболее многочислен вселенец – амурский серебряный карась [Померанцева, Селезнева, 1999].

Следует отметить, что высокий уровень воды в водоемах не всегда обеспечивает улучшение условий обитания рыб, многое зависит от конкретной ситуации. Например, для ранних стадий личинок сиговых в сорах поймы Ниж. Оби наиболее благоприятные условия нагула складываются не в многоводные или чрезмерно маловодные годы, а в годы со средним или несколько ниже уровнем [Богданов, 1997]. В низовьях Лены при высоком летнем уровне воды рост муксуна, особенно в популяциях с преобладающим бентосным питанием рыб, замедлялся в результате снижения доступности кормовых организмов [Кузнецов, Махди, 1991; Кузнецов, 1994]. Сложная зависи-

мость характера размножения рыб от уровенного режима выявлена и в водоемах европейской части России [Тюрин, 1961; Кошелев, 1971, 1984; Ильина, Гордеев, 1972, 1980]. Как было показано Б. В. Кошелевым [1971, 1984], для успешного воспроизводства рыб необходимо оптимальное сочетание комплекса факторов: уровенного режима, температуры воды и содержания в ней кислорода, наличия соответствующего нерестового субстрата, условий питания молоди после вылупления и в последующие месяцы.

Предваряя информацию о влиянии уровенного режима на рыб в сибирских водохранилищах, обратимся к плодотворному опыту изучения этой проблемы в водохранилищах европейской части России.

В результате многолетних наблюдений на волжских водохранилищах было установлено [Поддубный, Ильина, 1965], что наибольшее негативное влияние абиотических условий на размножение и зимовку рыб имеет место в водохранилищах с неустойчивым уровенным режимом. Так, в Рыбинском водохранилище в годы, когда уровень воды весной обеспечивает залитие больших площадей мелководной зоны, нерест фитофильных рыб и развитие их молоди проходит успешно. В годы с низким уровнем воды весной и слабым залитием растительности рыбы-фитофилы вынуждены выметывать икру на малопригодный для ее развития субстрат, например, на размытые погруженные и плавучие торфяники, затопленный хворост и др. Часть самок на такой субстрат икру не откладывает вообще и остается с невыметанной икрой. Однако отход икринок в таких условиях развития часто бывает небольшим в связи с отсутствием гниющих растительных остатков и высоким содержанием кислорода, меньшей численностью поедающих икру беспозвоночных гидробионтов. Наиболее неблагоприятным для рыб этого водохранилища является вариант уровенного режима, когда вода заливает весной только мягкую прошлогоднюю растительность, не доходя до зоны осок. В этом случае нерестового субстрата мало, а гниющие органические остатки ухудшают газовый режим на нерестилищах, снижая выживание икры. Из всех рыб-фитофилов только плотва легко приспосабливается в этом водохранилище к любым условиям размножения.

В тех волжских водохранилищах, уровень воды в которых весной и летом колеблется незначительно, условия размножения рыб зависят от степени зарастания прибрежной мелководной зоны. Например, в Угличском и Иваньковском водохранилищах весенненерестящиеся рыбы всегда обеспечены нерестовым субстратом, вследствие чего эффективность их воспроизводства высокая. Снижение численности рыб в этих водоемах происходит в результате часто повторяющихся зимних заморов и нерационального промысла. В Горьковском водохранилище, уровень воды в котором в летний период колеблется мало, как и в двух предыдущих водохранилищах, зарастание прибрежной зоны идет медленно в связи с тем, что эта зона слабо развита и подвержена сильному ветроволновому воздействию. Урожайность молоди фитофильных рыб в этом водоеме ежегодно низка.

Для Куйбышевского водохранилища характерна та же зависимость условий размножения фитофильных рыб от уровенного режима, что и для Рыбинского. Высокая численность молоди рыб здесь наблюдается только в те

годы, когда в период нереста уровень соответствует НПУ или несколько превышает его. Недостаток растительного субстрата в маловодные годы приводит к неполноценному нересту и дегенерации половых продуктов у большого числа производителей. Большую гибель икры от высыхания вызывают ежегодные сбросы воды весной в период нереста, производимые для обводнения Волго-Ахтубинской поймы. Наиболее приспособленными к таким условиям размножения оказались плотва, уклея, окунь и ерш. Из ценных в промысловом отношении видов рыб только судак мало подвержен колебаниям уровня в период размножения, поскольку нерест его происходит на глубинах более 1,5 м. Некоторая часть производителей судака заходит для размножения в притоки водохранилища. Для рыб с осенним (ряпушка) и зимним (налим) нерестом низкий уровень воды в конце зимнего периода чреват гибелью развивающейся в воде икры в результате замора. Численность популяции налима зависит также и от уровня воды весной и летом, поскольку его молодь нагуливается на мелководных участках прибрежной зоны.

В работе Н. А. Гордеева и Л. К. Ильиной [1978] отмечается, что одно из наиболее важных условий успешного нереста рыб в водохранилищах – синхронность наступления оптимальных для нереста температур воды и залития нерестового субстрата – наблюдается далеко не всегда. Даже в многоводные годы паводок нередко запаздывает, вода прогревается, производители подходят на нерестилища, а субстрат еще не залит. В результате икромет задерживается и начинается при более высоких температурах, чем свойственно данному виду. В маловодные годы это явление обычно. Длительная задержка нереста из-за отсутствия соответствующих условий приводит к резорбции икры у значительной части половозрелых самок. Такое положение типично для Рыбинского водохранилища и многих других водоемов. Так, в Волгоградском водохранилище в особо неблагоприятные по режиму уровня годы резорбция икры у леща составляла 50–53 %, у судака – 60–70, у щуки – до 60 % от общего числа репродуктивных самок. До строительства Саратовской ГЭС на этом участке Волги самки с резорбцией икры не встречались.

Важным условием эффективности размножения рыб является обеспеченность их молоди (личинок и мальков) кормом, что также связано с уровенным режимом. В случае, если наполнение водохранилища весной происходит медленно, развитие зоопланктона тормозится и большой процент молоди рыб гибнет. В Куйбышевском водохранилище была установлена прямая зависимость между численностью и биомассой зоопланктона и численностью личинок и мальков рыб в уловах мальковой волокушей [Махоткин, 1977].

Следует отметить, что сложность выявления оптимальных условий для размножения рыб – их нереста и развития на нерестилищах икры – связана с одновременным влиянием на эти процессы нескольких факторов: характера нерестового субстрата, колебаний уровня воды, ее температуры и химического состава, степени выедания икринок беспозвоночными гидробионтами и рыбами. Сделать вывод, какой из этих факторов является определяющим, удается не всегда. Например, только после проведения тщательных натурных наблюдений и анализа полученных данных по селективной гибели икры

ряда рыб-фитофилов на нерестилищах в Рыбинском водохранилище удалось сделать заключение, что основной причиной этого является характер нерестового субстрата: чем реже расположены кочки осоки, тем благополучнее проходит на них развитие икры, в загущенных зарослях процент гибели икры всегда выше. На двух участках, расположенных друг от друга на расстоянии 20 м, гибель икры на открытом месте составила 8,3 %, а в густых зарослях — 98,5 %, наименьший отход развивающихся икринок наблюдался на участках с песчаным или слабозаиленным грунтом. На одном и том же участке на отдельно расположенных кочках икра выедалась беспозвоночными животными слабее, чем в густых зарослях, внутри кочки степень выедания была выше, чем по ее краю [Поддубный, Ильина, 1965].

Существенное негативное влияние на рыб оказывает сработка уровня в волжских водохранилищах в зимний период. Во многих из этих водоемов, особенно в первые годы их существования, наблюдались заморные явления, которые охватывали или весь водоем, или только отдельные его участки. Так, в Иваньковском водохранилище возникновению в течение многих лет зимних заморов способствовал приток слабонасыщенной кислородом воды с большой площади заросших заболоченных мелководий. При этом массовая гибель рыб отмечалась не только в водохранилище, но и в нижнем бьефе [Гордеев, Ильина, 1978]. В работах [Ильина, Поддубный, 1963; Гордеев, Ильина, 1978] сообщается, что в Рыбинском водохранилище на первом и втором этапах его формирования зимние заморы повторялись почти ежегодно и охватывали значительные по площади участки акватории водоема. В годы, когда уровень воды в течение лета и осени (до ледостава) снижался медленно и к началу ледостава обнажалась лишь узкая полоса литорали (0–1 м), а основная сработка уровня происходила зимой, наблюдалась массовая гибель молоди и взрослых рыб (щуки, леща, окуня, плотвы, серебряного карася, линя, налима) в отшнуровавшихся участках мелководий. Уменьшение содержания кислорода в воде в такие годы происходило быстрее, чем в годы, когда уровень воды к началу ледостава снижался существенно и прибрежная зона осущалась, поскольку в первом случае оставшаяся под водой растительность продолжала разлагаться и зимой. К тому же при сработке уровня обескислороженная вода из прибрежной зоны устремлялась вглубь, что способствовало возникновению замора и на многих участках пелагиали, особенно на мелководных с наличием ям, которые отсекались от основной толщи воды осевшим ледяным покровом и в которых скапливалась на зимовку рыба.

Наиболее благоприятными в отношении зимовки рыб в Рыбинском водохранилище были маловодные годы. Растительность в такие годы в зоне затопления отсутствовала, и при осушении прибрежной полосы молодь рыб уходила вглубь, в результате чего уменьшалась ее гибель в остаточных водоемах. Отсутствие растительности снижало вероятность и масштабы зимних заморов. По мере разложения в водохранилище залитой наземной растительности и органики почв, зимние заморы в нем стали возникать реже и только на верхних мелководных участках водоема и в устьевых участках тех притоков, которые в зимний период имеют преимущественно подземное питание высокоминерализованной водой с малым содержанием в ней кислорода [Гордеев, Ильина, 1978].

Заметно влияет уровенный режим на характер распределения и концентрацию рыб в водохранилище: в период наполнения водоема и увеличения его площади рыбы имеют возможность рассредоточиться в поисках мест для нереста и питания, в период осенне-зимней сработки наблюдается сосредоточение рыб, что приводит к ухудшению условий их питания и дыхания. Негативное влияние колебаний уровня может проявляться на любой стадии онтогенеза и годового цикла рыб. Наиболее значимыми для повышения в водохранилище численности рыб являются такие параметры уровенного режима, как максимальный уровень, время достижения максимального уровня, начало летней сработки уровня, скорость летней сработки уровня, минимальный уровень сработки [Герасимов, Поддубный, 1999].

Как известно [Поддубный, 1971], уровенный режим (в совокупности с другими факторами) оказывает существенное влияние на характер миграций рыб в водоемах. В сибирских водохранилищах этот аспект остается практически не изученным, особенно с использованием современных технических средств мечения рыб и слежения за их передвижением. Многолетние исследования, проведенные в этом направлении на волжских водохранилищах [Поддубный, 1963, 1966, 1971; Поддубный, Ильина, 1965; Экологические факторы..., 1993], выявили сложный, но, как правило, далеко не хаотичный характер миграций рыб в течение года. Например, лещ в водохранилище образует в период икрометания территориальные группировки, обособленные от соседних группировок, но имеющие общие с ними места нагула и зимовки. Каждую группировку составляют как оседлые особи, не уходящие далеко от нерестилищ, так и мигрирующие особи рыб. Миграционная активность леща последней группы четко выражена в период преднерестовой миграции весной или во время предзимовальной миграции – осенью. Нагульная миграция представляет собой до известной степени пассивный скат, во время которого направленное движение вниз чередуется с длительными остановками на местах скопления пищи. Численное соотношение оседлых и мигрирующих рыб довольно сильно варьирует в разных группировках леща и, видимо, не является постоянной величиной ни для одной из них, находясь в зависимости от урожайности отдельных поколений и условий их воспитания [Поддубный, 1971].

По наблюдениям в Рыбинском водохранилище [Поддубный, 1971], производители судака после нереста в верховьях и среднем течении притоков скатываются в их эстуарии и большую часть лета здесь нагуливаются. Часть особей, попадая при скате в водохранилище в поток воды, идущий к плотине, сбрасывается в нижний бьеф. Во время летне-осеннего нагула судак перемещается в водохранилище вдоль залитых русел. Те особи судака, которые нагуливаются в озерной части водоема, мигрируют осенью в притоки, в которых держатся до декабря–января, и питаются, хотя и не так активно, как летом. Местами зимней охоты судака в водохранилище являются участки сублиторали на границе с литоралью (в начале зимы) и ближе к батиали (в конце зимы), где концентрируются объекты питания судака: снеток, окунь, ерш и ряпушка. В процессе зимнего нагула и под воздействием ухудшения газового режима в плесах и притоках, наблюдается постепенное смещение судака в южную часть водохранилища. Весной особи судака из разных группировок вновь оказываются на своих прошлогодних нерестилищах. В целом для судака в Рыбинском водохранилище характерна большая, чем для других рыб, протяженность миграционных путей.

Нагульные миграции рыб в волжских водохранилищах локализованы, доказательством чего являются различия в составе пищи рыб разных группировок. У большинства видов рыб из этих водоемов выявлено три основных типа нагульных группировок: 1) возрастные, объединяющие особей одного или близких возрастов; каждая возрастная группа занимает свою экологическую нишу, отличающуюся по условиям добычи пищи и составу кормовых организмов от ниш, занимаемых группой особей другой возрастной группы; 2) половые, объединяющие разно- или одновозрастных самцов или самок, часть нагульного сезона проводящих изолированно от особей противоположного пола; 3) смешанные группы, состоящие из рыб разного пола и возраста, в течение одного или нескольких нагульных периодов населяющих одну экологическую нишу. Наиболее заметны в волжских водохранилищах возрастные нагульные группировки у молоди рыб. Это сеголетки плотвы, окуня, судака, леща и других рыб, нагуливающиеся большую часть летнего периода в литорали. Это и 3–5-летние лещи, обитающие в течение ряда лет большую часть года в сублиторали и питающиеся здесь мелкими хирономидами и планктоном [Поддубный, 1971].

Сведения о влиянии уровенного режима и связанных с ним абиотических факторов на экологию, динамику численности и величину промысловой добычи рыб в сибирских водохранилищах имеются во многих работах [Солонинова, 1978; Архипов и др., 1986; Селезнева и др., 2004; Селезнева, Трифонова, 2005, 2007; Вышегородцев и др., 2005; Горцева и др., 2009; Интересова и др., 2009], однако публикации с подробным анализом этой проблемы немногочисленны. В настоящей работе рассмотрено влияние уровенного режима на рыб Бухтарминского и Новосибирского водохранилищ как наиболее изученных в этом отношении.

В формировании ихтиоценоза Бухтарминского водохранилища Л. Н. Солонинова [1978] выделила четыре периода, тесно связанных с многолетней динамикой уровенного режима, формированием и последующей трансформацией условий жизни рыб в этом водоеме.

Первый период (1960–1966 гг.) характеризовался постепенным подъемом уровня воды, расширением нерестовых площадей, регулярным воспроизводством видов-аборигенов. В уловах преобладали (до 90 %) щука, плотва и окунь. Высокую численность имел елец, но промыслом не осваивался. В 1965–1966 гг. появились особенно урожайные поколения щуки, составившие в промысловых уловах в 1967–1970 гг. от 12 000 до 20 000 ц (см. табл. 3). Период завершился в 1966 г. быстрым подъемом уровня воды на 4 м, в результате чего были затоплены сотни гектаров многовековых зарослей тростника, рогоза, камыша и другой растительности, служившей нерестилищами для рыб.

Второй период (1967–1970 гг.) отличался более низким уровнем воды, чем в 1966 г., недостатком нерестового субстрата для щуки, плотвы и окуня, но в то же время низкий уровень способствовал лучшему прогреву воды, обильному развитию макрофитов, в итоге – хорошим условиям воспроизводства сазана, линя, карася и леща. В 1968 г. судак дал первое многочисленное пополнение в зайсанской части, где впоследствии ежегодно нерестился.

Для третьего периода (1971–1973 гг.) характерны многоводность, частичное восстановление нерестовых площадей и относительно урожайные поколения рыб-аборигенов и рыб-вселенцев.

В четвертый период (1974–1976 гг.) в водохранилище вновь произошло резкое падение уровня, оз. Зайсан вошло в свои прежние границы, нерестилища сократились до минимума, урожайность всех видов рыб была очень низкой. Исключение составляли лещ и судак, которые в меньшей степени оказались подвержены отрицательному влиянию уровенного режима, поскольку смогли размножаться на участках водоема с большими, чем прежде, глубинами.

С 1977 г. зайсанская часть Бухтарминского водохранилища начала заполняться вновь, но формирование в нем ихтиоценоза происходило уже подругому: лидирующая по численности роль щуки, плотвы, ельца и окуня перешла к лещу и судаку.

В Новосибирском водохранилище влияние уровенного режима на рыб также проявляется опосредованно и также отражается на условиях размножения, нагула и зимовки рыб. Как отмечалось выше, основные промысловые рыбы этого водоема относятся к фитофильным весенненерестующим видам, эффективность размножения которых определяется, помимо характеристик нерестового стада, наличием в водохранилище соответствующего нерестового субстрата, степенью его залития водой, термическим и ветровым режимами. Наиболее зависимыми от этих факторов среды оказались щука, язь, плотва и окунь, размножение которых происходит в прибрежной мелководной зоне при сравнительно низкой температуре воды [Сецко, Феоктистов, 1976; Селезнева и др., 2004; Горцева и др., 2009]. В 1959–1972 гг. нерест этих рыб отмечался чаще всего во второй половине мая в диапазоне температур от 4 до 16 °C, однако в последние десятилетия нерест наблюдается в более ранние сроки в связи с более быстрым прогревом воды до нерестовых температур. При этом если рост температуры воды опережает наполнение водоема, результативность нереста существенно снижается из-за нехватки залитого водой полноценного нерестового субстрата. В такие годы плотва и окунь размножаются преимущественно на глубине до 3,5-4 м и в устьях рек, что ухудшает условия развития отложенной икры и выклева личинок. На мелководьях существенное отрицательное влияние на нерест плотвы и окуня оказывают суточные колебания уровня воды и ветровые волнения. Например, в 2005 и 2008 гг. после штормовых ветров на Ирменском плесе наблюдалась массовая гибель личинок рыб, основную часть которых составляла плотва [Визер, 2008; Горцева и др., 2009]. О последствиях деградации прибрежных нерестилищ для щуки сказано выше. По сути дела, этот хищник из состава промысловой ихтиофауны водохранилища выпал безвозвратно и в настоящее время в уловах встречается в качестве немногочисленного прилова [Попов и др., 2000; Селезнева и др., 2004].

Массовый нерест леща и судака в условиях Новосибирского водохранилища происходит несколько позднее, чем у плотвы и окуня, при более высоких (в среднем) температурах и в более широком диапазоне глубин – от мелководий до 3–7 м [Бабуева, 1969]. Поэтому эффективность нереста леща и судака оказывается в меньшей зависимости от гидрологического режима, чем рыб-аборигенов. Отрицательное влияние опережающего эффекта прогрева воды на нерест леща и судака в первые 10–12 лет существования водохранилища было выражено в меньшей степени, чем в последующие годы, поскольку нерестовый субстрат встречался в широком диапазоне глубин. По мере деградации залитой при образовании водохранилища древесной и кустарниковой растительности эффективность нереста снижалась и у этих двух видов рыб.

Большое влияние на сроки нереста рыб в водохранилище оказывает длительное таяние ледяного покрова, в том числе в виде льдин, перемещающихся под воздействием ветров по акватории водоема, что заметно снижает температуру воды на участках нерестилищ [Визер и др., 1997; Визер, 2008].

Существенно различаются условия воспроизводства рыб в Новосибирском водохранилище в годы с разной длительностью его наполнения до НПУ. Годы раннего наполнения до этой отметки уровня преобладали в два первых десятилетия существования водоема, с 1989 г. их приходится два на десятилетие, после 1994 г. водохранилище наполняется до НПУ не ранее второй декады июня (табл. 16).

Раннее обводнение мелководных нерестилищ до конца 1970-х гг. не имело решающего значения для успешного размножения рыб, поскольку в этот, первый, период в водохранилище имелось обилие нерестового субстрата на глубинах за пределами прибрежных мелководий. В последующие годы в связи с исчезновением растительного субстрата на глубоких участках все большее значение для нереста рыб приобретают сроки затопления водной растительности на мелководьях, что начинается с достижением отметки уровня в 112 м.

Благоприятные условия для размножения аборигенных фитофильных рыб, более требовательных к условиям нереста, чем лещ и судак, складываются в водохранилище только при залитии водной растительности в ранние сроки, не позднее первой декады мая. При запоздалом залитии прибрежных нерестилищ плотва, окунь и другие рыбы этой экологической группы откладывают икру на торфяные кочки и любые незаиленные предметы, что определяет ее низкую выживаемость.

Непременным условием эффективного весеннего нереста рыб в водохранилище является не только сравнительно быстрый, но и равномерный рост уровня воды до НПУ, своевременный прогрев мелководий и оптимум погодных явлений. В годы с очень медленным нарастанием уровня, особенно в условиях штормовой погоды, неблагоприятные условия размножения складывались не только для рыб-аборигенов, но и судака и леща. У заметного числа (до 11,5 %) самок леща в эти годы отмечалась резорбция икры. Ταбλυцα 16

Некоторые характеристики гидрологического режима Новосибирского водохранилища и вылов в нем рыб в периол с 1960 по 2008 г.

					и выл	ов в не	м рыо в	и вылов в нем рыо в период с 1960 по 2008 г.	c 1900 i	по 2008	ı.					
Параметр	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Улов, ц	647	1306	1552	1989	2271	4163	5018	4626	3685	2025	1741	3325	3790	5166	4870	4629
yMO	108,5	108,9	108,5	108,5	108,7	108,5	108,4	108,6	110,6	108,2	108,6	108,6	108,5	108,5	108,9	108,5
НачНап	28,04	10,04	19,04	15,04	26,04	16,04	22,04	26,04	25,03	22,04	14,04	19,04	15,04	17,04	13,04	18,04
Нап112м	11,05	22,04	29,04	15,06	8,05	14,05	9,05	9,05	17,04	12,06	28,05	3,05	12,05	1,05	28,04	3,06
Тнап112	13	20	10	09	12	28	17	13	21	20	46	14	27	14	15	45
НПУ	19,06	25,06	13,06	90'20	17,05	04,06	01,07	13,06	08,05	11,06	16,06	13,06	04,06	19,06	90'80	30,06
Тнап НПУ	51	75	24	52	20	48	38	47	42	50	63	55	49	62	20	72
Тстоян	199	72	81	65	115	148	53	96	41	119	87	65	100	103	53	£9
НачСр	09,01	06,01	60'80	10,08	11,09	08,11	24,08	18,10	19,06	08,11	11,11	04,09	13,10	01,10	26,07	60'50
ТзимСр	91	100	224	245	226	156	232	186	275	162	151	225	211	197	255	221
													I	Іродолжение табл. 16	кение т	абл. 16
Параметр	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
Улов, ц	5111	5941	5511	5697	6019	0869	7856	8865	5737	5163	6891	7548	7243	10680	£986	11980
yMO	108,4	108,5	108,5	108,5	108,5	107,2	106,6	108,5	108,5	108,5	108,6	108,5	108,5	108,9	108,2	108,5
НачНап	22,04	12,04	14,04	24,04	18,04	9,04	11,04	22,04	20,04	19,04	23,04	21,04	22,04	8,04	11,04	19,04
Нап112м	11,05	28,05	6,05	12,05	6,05	15,05	29,04	18,05	7,05	9,05	22,05	11,05	11,05	30,04	15,05	12,05
Тнап112	19	16	22	18	18	36	18	26	17	20	29	20	19	22	34	23
НПУ	90'60	15,06	24,06	90'20	01,06	90'80	04,06	17,06	01,06	10,06	04,07	90'60	30,06	11,06	25,06	28,06
Тнап НПУ	47	63	70	43	42	54	53	55	40	50	41	48	69	63	74	69
Тстоян	105	152	80	126	109	0,44	86	156	161	106	96	110	75	91	80	99
НачСр	24,09	15,11	12,09	11,10	17,09	20,08	12,09	23,11	11,11	25,09	60'60	29,10	14,09	10,09	14,10	60'80
ТзимСр	206	205	210	191	210	229	207	147	158	202	222	170	216	206	175	226

Окончание табл. 16

2008	7060	108,8	13,04	1,06	48	01,07	48	63	04,09	218
2007	4600	108,6	13,04	14,05	31	13,06	62	78	18,08	233
2006	09££	108,0	16,04	14,05	28	13,06	28	92	17,09	206
2005	6250	108,5	11,04	22,05	41	26,06	75	75	10,10	210
2004	6780	108,4	15,04	2,05	17	18,06	63	37	25,07	260
2003	7340	108,3	17,04	19,05	32	67,07	80	99	60'80	222
2002	7613	108,7	12,04	15,05	33	23,06	71	63	25,08	225
2001	0606	108,8	27,04	8,05	27	11,06	62	73	23,08	243
2000	5688	108,5	18,04	18,05	30	14,06	23	52	5,08	251
1999	7098	107,7	12,04	25,05	43	60,03	81	52	31,08	220
1998	9916	107,4	20,04	12,05	22	14,06	54	40	24,07	265
1997	10313	108,5	12,04	21,05	39	27,08	104	21	19,09	202
1996	9040	108,3	21,04	3,06	43	90'60	78	84	24,10	176
1995	8910	108,6	13,04	20,05	37	28,05	75	9£	13,09	209
1994	10915	108,5	15,04	25,05	40	09,05	54	112	29,09	194
1993	13050 9789 10915	108,5 108,5	19,04 20,04	18,05 10,05	20	3,05	99	62	18,10 27,08	230
1992	13050	108,5	19,04	18,05	29	11,05 26	52	86	18,10	180
Параметр 1992 1993	Улов, ц	УМО	НачНап	Нап112м	Тнап112	НПУ	Тнап НПУ	Тстоян	НачСр	ТзимСр

— начало осенне-зим-*Примечание*. УМО — уровень мертвого объема, НачНап — дата начала наполнения, Нап112 — дата достижения отметки уровня 112 м, Тнап112 — длительность наполнения уровня до 112 м (в сутках), НПУ — дата достижения НПУ, Тнап НПУ — длитель-– длительность стояния уровня на отметке НПУ и выше, НачСр ней сработки уровня, ТзимСр — длительность осенне-зимней сработки уровня до НПУ и ниже. ность наполнения уровня до НПУ, Тстоян

Холодная погода (и соответственно низкие температуры воды) приводит к значительному v инению сроков нереста рыб, вплоть до его полного прекращения и ухода производителей с нерестилищ. Например, в холодную и штормовую весну 1976 г. (уровень в 112 м достигнут 11 мая) нерест леща в верхней и нижней зоне прерывался и прошел в два периода, в общей сложности с 8 мая по 2 июня, единичные самки с невыметанной икрой отмечались до 8 июня, когда температура воды достигла 14-16 °C. Вынужденное прерывание нереста вызвало резорбцию икры и у части самок плотвы. У всех рыбфитофилов сроки развития отложенной икры увеличились. Во время штормов икра заиливалась и выбрасывалась на берег. Ее развитие на заиленном субстрате ухудшалось. В итоге эффективность воспроизводства рыб в этом году оказалась низкой [Селезнева и др., 2004].

В годы раннего наполнения Новосибирского водохранилища до НПУ негативное влияние эффекта опережающего прогрева воды на нерест рыб проявляется довольно редко. В такие годы прогрев воды до температуры 10 °С, при которой начинается нерест основных промысловых видов рыб водохранилища, происходит на большей части акватории не ранее второй декады мая,

уже после достижения отметки уровня в 112 м и начала затопления прибрежных нерестилищ.

В целом в годы с ранним наполнением водохранилища условия нереста рыб-фитофилов были благоприятные, а эффективность нереста высокая. Такой вывод правомерен преимущественно к первым 10–12 годам существования водохранилища, когда, как сказано выше, большие площади нерестилищ существовали и за пределами прибрежных мелководий.

Также следует отметить, что благоприятные условия нереста и инкубации икры, складывающиеся в такие годы, не являются полной гарантией появления высокоурожайных поколений рыб, так как последующее развитие молоди и ее численность находятся в зависимости от обеспеченности пищей и гидрологического режима водоема в летне-осенний и зимний периоды. В годы раннего наполнения водохранилища и длительного стояния уровня воды на отметке НПУ и выше наблюдался вынос части личинок и молоди рыб, особенно судака, в нижний бьеф под влиянием сравнительно высоких скоростей стокового течения. Повышенная водность замедляла прогрев воды и ухудшала условия питания молоди рыб. Некоторая компенсация выноса рыб из водохранилища происходила в результате вноса их молоди (личинок и мальков) из Верхней Оби.

В годы, когда НПУ в Новосибирском водохранилище устанавливался в сроки, близкие к среднемноголетней дате (13 июня), и отметка уровня в 112 м достигалась рано, мелководья начинали заливаться также сравнительно рано, но продолжался этот процесс медленно, и окончательное заполнение водохранилища до НПУ происходило во второй декаде июня, уже после завершения нереста основных промысловых рыб. Условия для эффективного нереста аборигенной ихтиофауны складывались в эти годы редко, лишь в случае затопления прибрежных зарослей не позднее первой декады мая. Численность популяций плотвы, окуня, язя и щуки поддерживалась преимущественно за счет ската молоди этих рыб из Верхней Оби. Наиболее успешный нерест местных видов рыб отмечен в 2004 г., когда в период со 2 по 17 мая уровень держался на отметках 112,1-113,4 м при одновременном прогреве воды до нерестовых температур. В большинство же других средневодных лет подъем уровня до отметки 112 м и начало затопления прибрежных нерестилищ происходили не ранее второй декады мая, что затрудняло размножение рыб.

Для нереста судака благоприятные условия складывались не каждый год средневодных лет. В 1992, 1998, 2000 и 2001 гг. затопление участков, пригодных для нереста, произошло уже после завершения основного нереста этого хищника. В 1998 и 2007 гг. численность молоди судака в водохранилище снижалась в результате его выноса из водохранилища.

Размножение леща связано с прибрежными мелководьями более тесно, чем судака. Благоприятные условия для появления урожайных поколений леща в последние два десятилетия сложились лишь в 2001, 2004 и 2006 гг., когда подтопление зарослей водной растительности происходило в первой или начале второй декады мая при одновременном или несколько запаздывающем прогреве воды до нерестовых температур. В 1992, 1998 и 2000 гг. мо-

лодь леща была крайне малочисленной в связи с поздним подтоплением прибрежных зарослей, опережающим прогревом воды или повышенной проточностью водоема.

Годы с поздними сроками наполнения Новосибирского водохранилища до НПУ отмечались в течение всего периода существования водоема, но наиболее часто с 1998 г. (см. табл. 16). В такие годы повышенная проточность водохранилища практически отсутствовала, период стояния на НПУ редко превышал два месяца, а в отдельные годы составлял менее месяца. Условия воспроизводства всех промысловых рыб, нерестящихся весной, были крайне неблагоприятными. Даже в годы раннего достижения уровня 112 м, последующее наполнение водохранилища происходило медленно, и часть нерестилищ судаком и, особенно, лещом не использовалась. Лишь в 2002 г. условия для нереста этих вселенцев были сравнительно благоприятными, поскольку прогрев воды до стартовой нерестовой температуры произошел еще в первой декаде мая. Развитие личинок и сеголеток леща и судака проходило в этом году в условиях хорошей обеспеченности пищей, процент выживаемости нового поколения оказался высоким.

Минимальный уровень воспроизводства судака наблюдался в 1999, 2003 и 2005 гг., когда прогрев воды до нерестовых температур отмечен в первой декаде мая, задолго до подтопления мелководий. Нерест судака в эти годы был ранним (вторая половина мая) и кратковременным, проходил в условиях острой нехватки нерестилищ и был малопродуктивным.

Эффективность нереста леща в годы с длительным наполнением водохранилища до НПУ также мала из-за нехватки подходящих нерестилищ. Прибрежные нерестовые участки использовались лещом лишь в 1978, 1986 и 2002 гг. Во все эти годы массовый нерест леща смещался на конец мая–начало июня в связи с поздним или медленным прогревом воды. В 1988, 1990, 1991 и 1993 гг. нерест леща был малоэффективным, несмотря на сравнительно раннее начало залития мелководий. В 1988 г. уровень повышался крайне медленно и до конца первой декады июня поднялся всего на 30 см, что затрудняло использование нерестилищ и лещом, и всеми другими видами рыб. В 1990 и 1991 гг. вода прогрелась до нерестовых температур еще в начале мая, но дальнейший прогрев ее происходил настолько быстрыми темпами, что значительная часть производителей леща не нашла нерестилищ и пропустила нерест. В 1993 г. нерест леща, инкубация икры и выживание его молоди были осложнены холодной ветреной погодой и высокой проточностью водохранилища в июне-июле. Значение этих негативных факторов еще более усиливалось в годы с наиболее поздним наполнением водоема. В 1996, 1997 и 2003 гг. молодь леща в русловой части водоема отсутствовала.

Таким образом, проведенный анализ свидетельствует, что с начала 1970-х гг. условия нереста всех промысловых рыб-фитофилов в Новосибирском водохранилище, как правило, неблагоприятные, что обусловлено влиянием комплекса абиотических факторов, главным из которых является уровенный режим, от которого зависит площадь нерестовых угодий и температура воды во время нереста, степень выживаемости личинок и молоди рыб. В итоге, численность в водохранилище рыб-аборигенов с весенним нерестом

в настоящее время крайне низка и поддерживается лишь за счет ската из р. Оби. О нехватке полноценного естественного нерестового субстрата свидетельствует и активное использование рыбами водохранилища искусственных нерестилищ типа «сетное полотно» и «перемет» [Визер и др., 1997; Визер, 2008].

Основное отрицательное воздействие уровенного режима на зимовальные скопления рыб в Новосибирском водохранилище обычно начинает проявляться в марте. Именно в этом месяце наблюдается минимальное (20–30 %) насыщение воды кислородом [Чайкина, 1975; Ланбина, Журба, 1985], что в совокупности с низкими температурами воды замедляет реакцию рыб на падение уровня. К началу марта уровень воды в водохранилище обычно снижается на 2–3 м, и осушаемые мелководья начинают обосабливаться от глубоководной части водоема, что затрудняет скат рыбы из литорали в пелагиаль. При последующем снижении уровня рыба все больше концентрируется в углублениях и ямах на местах бывших озер, речек, проток и истоков, где возможна ее гибель от замора под оседающим льдом. В апреле, благодаря поступлению талых вод, острота этого фактора снижается, хотя сохраняется угроза гибели гидробионтов под давлением оседающего льда и отчленения приглубых участков (ям).

Погибшая рыба отмечается в водохранилище перед распалением льда и после разрушения ледяного покрова практически ежегодно. Случаи массовой гибели рыб на отчлененных от основной акватории участках были зарегистрированы в 1994, 1997 и 2003 гг. По данным ФГУ «Верхнеобърыбвод», ущерб рыбным запасам Новосибирского водохранилища в связи с гибелью рыб в подледный период 2003 г. составил более 70 млн р. [Селезнева и др., 2004].

Снижение уровня воды в водохранилище в осенне-зимний период и, как следствие этого, осушение и промерзание больших площадей дна наносит существенный ущерб кормовой базе рыб. Особенно если учесть, что биомасса зообентоса на осущаемых в подледный период биотопах значительно выше, чем в залитой водой глубоководной зоне — 12,7 и 3,6 г/м² соответственно. Гибель донной фауны происходит на площади от 3,5 до 9,0 тыс. га и составляет 101–261 т биомассы [Визер, 2003, 2006]. Потери продукции зообентоса к началу зимы текущего года, исходя из продукционных коэффици-

Таблица 17
Коэффициент корреляции между величиной вылова рыб
и продолжительностью гидрологических фаз уровенного режима
Новосибирского водохранилища за период с 1960 по 2008 г.

Гидрологическая фаза	Сопоставление 1 : 1	Сопоставление 1:3	Сопоставление 1 : 4
Наполнение до 112 м	0,201	0,182	0,087
Наполнение до НПУ	0,409	0,421	0,428
Стояние на НПУ и выше	0,225	0,079	0,102
Осенне-зимняя сработка	0,107	0,164	0,086

ентов отдельных групп организмов [Временная методика..., 1990], оцениваются в 360–930 т, а потери ихтиомассы в результате гибели зообентоса, с учетом кормового коэффициента (равного шести) для рыб и доли (50 %) предельно возможного использования ими кормовой базы, достигают 30–78 т.

Проведенный анализ влияния уровенного режима на рыб Бухтарминского и Новосибирского водохранилищ подтверждает сложную многофакторную зависимость экологии, абсолютной численности и величины промыслового вылова рыб в водохранилищах от условий их обитания. Об этом свидетельствуют и низкие коэффициенты корреляции (табл. 17) между годовыми уловами и такой важной для гидробиоценоза, включая рыб, характеристикой, как продолжительность гидрологических фаз уровенного режима Новосибирского водохранилища, в том числе при сдвиге сравниваемых рядов на три и четыре года (в течение которых происходит половое созревание леща и судака и пополнение их нерестовых и промысловых стад). Только при сопоставлении уловов с длительностью наполнения водохранилища до НПУ связь сравнительно высокая, но и она статистически не достоверна (со сдвигом на пять лет коэффициент корреляции равен 0,415, на шесть лет – 0,421, на семь лет – 0,428). Отсюда следует принципиальный вывод: увеличение абсолютной численности и промысловых уловов рыб в водохранилищах возможно только при комплексном подходе к решению этого вопроса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

- 1. Большинство водохранилищ, созданных во второй половине XX в. на реках Сибири с главной целью обеспечения водой работы гидроэлектростанций, представляют собой крупные по площади и объему глубокие водоемы с замедленным в них течением воды и низким водообменом в целом, активно протекающими процессами абразии берегов и подвижным характером формирования донных отложений, невысокими преобладающими температурами воды, сравнительно большим процентом мелководий, осущаемых к концу зимнего периода в результате сработки уровня до УМО и ниже. Для Усть-Каменогорского и Шульбинского водохранилищ, являющихся глубоководными, характерна высокая степень водообмена. Новосибирское водохранилище является мелководным, хорошо прогревающимся в весенне-летний период водоемом, также с относительно высоким коэффициентом (6,6) водообмена. Для Иркутского водохранилища характерна высокая степень проточности (КВ = 24), преобладание небольших глубин и низкие температуры воды, влияние на многие характеристики водоема оз. Байкал.
- 2. В гидрохимическом отношении для всех водохранилищ Сибири характерны сравнительно невысокие концентрации минеральных солей в воде, удовлетворительный для гидробионтов-лимнофилов и реолимнофилов и неудовлетворительный для гидробионтов-реофилов газовый режим. В первые годы существования водохранилищ в них наблюдалось снижение концентрации кислорода и повышение содержания сероводорода, особенно в зимний период, в связи с активно протекавшими процессами разложения затопленной растительности и органики почв. Заморы в конце зимнего периода на мелководных участках водохранилищ отмечаются нередко и в настоящее время.
- 3. В гидробиологическом отношении водохранилища Сибири, по сравнению с реками, на которых они были созданы, характеризуются преобладанием организмов-лимнофилов и реолимнофилов, высоким уровнем развития в теплое время года в поверхностных слоях воды водорослей и беспозвоночных планктона, сравнительно невысоким уровнем развития организмов фито- и зообентоса, слабым развитием погруженных (гидрофиты) и наземно-воздушных растений. Наиболее продуктивные биоценозы планктона и бентоса формируются на

мелководных участках литорали. По совокупности гидробиологических показателей водохранилища Сибири относятся к водоемам мезотрофного типа с элементами олигомезотрофности на участках выклинивания главных притоков. О сравнительно высокой степени трофности сибирских водохранилищ свидетельствует, в частности, периодически наблюдающееся в них летом «цветение» воды в результате активного развития водорослей.

- 4. Формирование ихтиоценозов в сибирских водохранилищах начиналось с первых этапов заполнения этих водоемов и продолжалось в течение нескольких лет. В одних водохранилищах ихтиофауна полностью сложилась из тех видов рыб, которые обитали в реке и ее придаточных водоемах, в других водохранилищах в состав ихтиоценоза вошли и виды-вселенцы. Некоторые виды рыб, жившие в реке и ее придаточной системе, к условиям жизни в водохранилище адаптироваться не смогли. Другие виды рыб живут в водохранилищах преимущественно на речных участках и в озеровидные зоны заходят лишь в малом числе или не заходят вовсе. Наиболее приспособленными к условиям обитания в сибирских водохранилищах из промысловых видов рыб-аборигенов оказались плотва и окунь, из рыб-вселенцев – лещ и судак. Из состава ихтиофауны иртышских водохранилищ полностью исчезли, в том числе в результате интенсивного вылова, осетр (редко встречается в Усть-Каменогорском), стерлядь и нельма. Многочисленные попытки вселения в водохранилища Сибири рыб семейства лососевых и, особенно, семейства сиговых окончились или полной неудачей, или лишь частичным успехом.
- 5. По сравнению с зарегулированными реками в сибирских водохранилищах коренным образом изменилось соотношение видов рыб в ихтиоценозе. Численность экологически речных рыб (осетровых, лососевых, хариуса, ельца, язя, обыкновенного гольяна) сократилась, озерно-речных рыб (плотвы, леща, верховки, окуня, судака, головешки-ротана) возросла. Типично озерные виды рыб (золотой карась, линь, озерный гольян) в водохранилищах или крайне малочисленны, или отсутствуют совсем. В глубоководной зоне Бухтарминского водохранилища сложились благоприятные условия обитания для европейской ряпушки (рипуса), в верхней зоне Иркутского водохранилища – для ельца и хариуса, в Курейском и Хантайском – для сибирской ряпушки (только в Хантайском), ельца и налима, в Вилюйском – для налима. Успешная акклиматизация леща и судака в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах связана, по всей видимости, с их вселением в эти водоемы до зарегулирования реки (в Бухтарминском) или на первом этапе формирования новой экосистемы, а также с тем, что судак занял освобождающуюся нишу хищника – щуки, не испытывая, в отличие от нее, особых проблем с размножением. Лещ «выиграл» в борьбе за существование на почве питания и размножения у таких рыб-аборигенов, как стерлядь, плотва, окунь, ерш. Весьма вероятно, что в случае отсутствия леща и судака в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах преобладающими по численности видами рыб стали бы плотва, окунь и ерш.
- 6. Вылов рыб в водохранилищах Сибири ведется с первых лет их существования и до настоящего времени. В течение всего этого периода в промысловых уловах преобладали рыбы-фитофилы. На первом этапе формирования водохранилищ большую, нередко лидирующую, роль в добыче рыб играла

щука. В последующие годы основу рыбного промысла в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах стали составлять лещ и судак, в других – плотва и окунь. В Хантайском водохранилище заметная доля в уловах в первые два десятилетия принадлежала сиговым – ряпушке, сигу, пеляди; в настоящее время из этих видов в статистике вылова фигурирует только ряпушка. Во всех водохранилищах, особенно глубоких и холодноводных, заметную роль в промысле играет налим.

7. Судя по статистике промысловой добычи рыб, наиболее рыбопродуктивными водохранилищами Сибири, из рассмотренных в данной работе, являются Бухтарминское, Новосибирское и Братское. В первом из них в период с 1960 по 1977 г. ежегодно добывалось от 43 до 127, в среднем 98 тыс. ц, в период с 1996 по 2007 г. – от 56 до 90, в среднем 77 тыс. ц рыбы. В Новосибирском водохранилище с 1988 по 2001 г. ежегодный вылов рыб составлял около 10 тыс. ц, и хотя в последние годы он несколько снизился, увеличение уловов рыб в этом водоеме до прежнего уровня, судя по уровню развития кормовой базы рыб, возможно. В Братском водохранилище также сохраняются возможности увеличения добычи рыбы до уровня прошлых лет – 10–11 тыс. ц в год. Однако в расчете на гектар площади водного зеркала (при НПУ) ежегодный вылов рыб в Бухтарминском водохранилище в 1972–1977 гг. составлял 26,5 кг, в 1996–2007 гг. – 14,1 кг, в Новосибирском водохранилище (при вылове 10 тыс. ц в год) – 9,3 кг, а в Братском (при вылове 10 тыс. ц в год) – лишь 1,8 кг. В остальных водохранилищах, особенно северных, добыча рыб не может достигать указанных величин в связи с менее развитой в них кормовой базой рыб и более жесткими условиями жизни рыб в целом. В Красноярском водохранилище эта величина составляет 2,4 кг (при ежегодной добыче 6 тыс. ц), в Усть-Илимском – 1,0 кг (при вылове 2 тыс. ц в год), в Хантайском – 1,4 кг (при вылове 3 тыс. ц в год), в Вилюйском -2,3 кг (при вылове 5 тыс. ц в год). Для сравнения укажем, что в самом рыбопродуктивном на юге Западной Сибири мезотрофном озере Чаны, расположенном в лесостепной зоне Обь-Иртышского междуречья, промысловый вылов рыб в течение большей части лет второй половины XX в. составлял 15-20 кг/га. В водохранилищах европейской части России ежегодный вылов рыб в расчете на 1 га их площади при НПУ в 2002 г. составил: в Рыбинском – 3,5 кг (15,8 тыс. ц : 455 тыс. га); Куйбышевском – 4,2 (27,0 тыс. ц: 645 тыс. га); Саратовском – 4,1 (7,5 тыс. ц: 183 тыс. га); Волгоградском – 3,3 (10,4 тыс. ц : 312 тыс. га); Цимлянском – 22,8 кг (66 тыс. ц: 290 тыс. га) [Мамонтов и др., 2003].

8. Основные причины низкой рыбопродуктивности сибирских водохранилищ те же, что и водохранилищ Волжско-Камского каскада – слаборазвитая по сравнению с естественными водоемами мезотрофного типа кормовая база рыб, неблагоприятные условия их воспроизводства и зимовки. Из абиотических факторов, прямо и опосредованно лимитирующих ихтиопродуктивность водохранилищ, наиболее существенным является уровенный режим.

Также следует отметить, что для более объективной оценки рыбопродуктивности водохранилищ следует учитывать в большинстве случаев не фиксируемый статистикой вылов рыб местным населением для личных нужд и продажи. В последние 10–15 лет величина этой части рыбодобычи составляет не менее $100\,\%$, а в ряде случаев она оценивается органами рыбоохраны в 200– $300\,\%$ от учитываемой.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А.Б. Современные проблемы создания и комплексного использования водохранилищ // Научные и технические аспекты охраны окружающей среды. М.: ВИНИТИ, 1990. № 3. С. 20–59.
- Авакян А.Б. Вопросы создания и рационального использования водохранилищ // Воды суши: Проблемы и решения. М., 1994. С. 414–435.
- Авакян А. Б., Поддубный А. Г., Поддубный С. А. Пути улучшения состояния экосистем водохранилищ и повышение их рыбопродуктивности // Вод. ресурсы. 1998. Т. 25, № 3. С. 261–273.
- Авакян А. Б., Ривьер И. К. Уровенный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ // Вод. ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 389–399.
- Авакян А. Б., Шарапов В. А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.: Гидрометеоиздат, 1977. 398 с.
- Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1953. 296 с.
- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 269 с.
- Алексевнина М. С., Истомина А. М. Влияние уровенного режима на формирование бентофауны Камского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2007. С. 184–188.
- Алексеев С. С., Булдыгеров В. В., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Распространение арктического гольца Salvelinus alpinus в Забайкалье // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 1. С. 48–56.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Крысанов Ю. Е. Исследование гольцов Salvelinus alpinus (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 588–602.
- Алексеев С. С., Пичугин М. Ю., Самусенок В. П. Разнообразие арктических гольцов Забайкалья по меристическим признакам, их положение в комплексе Salvelinus alpinus и проблема происхождения симпатрических форм // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 293–311.
- Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем, СПб.: Наука, 2000. 146 с.
- Алмазов А. М., Денисова А. И., Майстренко Ю. Г., Нахшина Е. Н. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев: Наук. думка, 1961. 305 с.

- Андриенко А. И., Богданов Н. А., Богданова Г. И. и др. Рыбохозяйственная характеристика основных естественных водоемов Красноярского края // Сб. науч. тр. НИИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 3–19.
- Антонов П. И., Козловский С. В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых понто-каспийских видов по каскадам водохранилищ // Материалы Амер.-Рос. симп. по инвазивным видам. Ярославль, 2001. С. 18–20.
- Антроповский В. И. О возможных деформациях перекатов нижней Катуни в условиях зарегулированного стока // Вод. ресурсы. 1997. Т. 24, № 4. С. 444–446.
- Ануфриева Т. Н. Формирование и особенности зоопланктона Саянского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. 29 окт.— 3 нояб. 2002 г. Борок, 2002. С. 14–15.
- Анчутин В. М. О нахождении судака в бассейне Тазовской губы // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 3 (98). С. 556–557.
- Архипов Б. Ю., Мокшин В. Г., Жданкина Н. П., Шумайлов А. В. Влияние уровенного режима Братского водохранилища на воспроизводство рыб // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология, паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 4. С. 4–5.
- Астраханцев В. И., Гуков В. П., Беляев А. А. Общие сведения о районе // Усть-Илимское водохранилище, подземные воды и инженерная геология территории. Новосибирск, 1975. С. 6–11.
- Асхаев М. Г., Гоменюк Г. С. Особенности формирования ихтиофауны Иркутского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 194–196.
- $\it Amnac$ пресноводных рыб России / Ю. С. Решетников (ред.). Т. 1. М.: Наука, 2003а. 379 с.
- $\it Amnac$ пресноводных рыб России / Ю. С. Решетников (ред.). Т. 2. М.: Наука, 2003б, 252 с.
- Афанасьева В. Г., Поляков О. А. Интродукция байкальского осетра в Братское водохранилище // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 4. С. 6–7.
- Бабуева Р. В. Размножение леща в Новосибирском водохранилище // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 11–15.
- *Бабуева Р. В.* Биологические особенности леща Новосибирского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 218–219.
- Бабуева Р.В. Результаты акклиматизации леща в Западной Сибири // Проблемы стабилизации и развития с.-х. пр-ва Сибири, Монголии и Казахстана в XXI в.: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. Новосибирск, 20–23 июля 1999 г. Новосибирск, 1999. Ч. 2. С. 13–15.
- Бабуева Р. В. Ихтиофауна водоемов Обь-Иртышского междуречья // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001a. С. 83–84.
- Бабуева Р. В. Рыбы Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 2001б. 41 с.
- Бабуева Р. В. Современное состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища // Проблемы устойчивого развития Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск, 2005. С. 126–128.
- Бабуева Р.В., Изотова Г.П., Кривощеков Г.М. Верховка в бассейне реки Карасук // Опыт комплексного изучения использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 204–207.

- Баженова О. П. Оценка качества воды Среднего Иртыша по структурным показателям фитопланктона // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Тольятти, 2004а. С. 81–85.
- Баженова О. П. Сезонная сукцессия фитопланктона Среднего Иртыша // Проблемы и перспективы мелиорации и водного хозяйства Западной Сибири в современных социально-экономических условиях: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Омск, 2004б. С. 7–9.
- Баженова О. П. Фитопланктон как показатель направления изменений экосистемы Иртыша // Проблемы управления и рационального использования водных ресурсов бассейна реки Иртыш: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Омск, 2004в. С. 51–54.
- Баженова О. П. Фитопланктон Шульбинского водохранилища // Проблемы и перспективы мелиорации и водного хозяйства Западной Сибири в современных социально-экономических условиях: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Омск, 2004 г. С. 9–11.
- *Баженова О. П.* Фитопланктон Верхнего и Среднего Иртыша в условиях зарегулированного стока. Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2005. 248 с.
- Бакина М. П. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища после достижения НПУ // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Структура, продуктивность и функционирование сообщества водных организмов: Материалы к 6-му Всесоюз. лимнологич. совещ., Лиственничное на Байкале, 4–6 сент. 1985 г. Иркутск, 1985. Вып. 3. С. 57–58.
- Бакина М. П. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища и особенности его развития // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г. Иркутск, 1988. С. 7.
- Баранова Л. М. Зоопланктон Новосибирского водохранилища на седьмом году его существования // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. Барнаул, 1967. С. 136–140.
- Батраева М. Н. К биологии амурского чебачка // Сб. работ Казахстанского филиала ВГБО. Алма-Ата, 1970. С. 55–60.
- Бауер О. Н. Формирование паразитофауны и заболевания рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 445–451.
- Башарова Н. И. Продуктивность планктонных ракообразных Братского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ, 1977. 18 с.
- Башарова Н. И. Планктонные коловратки Ангарских водохранилищ // Коловратки: Материалы 2-го Всесоюз. симп. по коловраткам. Ленинград, 18–20 окт. 1983 г. Л., 1985. С. 186–188.
- Башарова Н. И., Помазкова Г. И., Шаракшинова Н. К. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища в первые годы его существования // Гидробиологические и ихтиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1978. Вып. 2. С. 27–29.
- Башарова Н. И., Шевелева Н. Г. Зоопланктон Ангаро-Енисейских водохранилищ // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С. 8.
- Башарова Н. И., Шевелева Н. Г. Состав зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Фрунзе, 1990. С. 18.
- *Башарова Н. И., Шевелева Н. Г.* Основные особенности формирования зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 1. С. 9–14.

- *Башарова Н. И., Шевелева Н. Г.* Зоопланктон и качество воды Иркутского водохранилища // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 5. С. 602–609.
- Башунова Н. Н., Сечной Г. М., Сироткин В. П. Результаты работ по формированию маточных сиговых стад в озерах Северного Казахстана // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 260–261.
- Бейром С. Г., Вострякова Н. В., Широков В. М. Изменение природных условий в Средней Оби после создания Новосибирской ГЭС. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. 143 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: Изд-во ВНИОРХ, 1933. С. 541–899.
- *Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 3. С. 9290–1382.
- Берг Л. С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. тр.: Общая биология, биогеография и палеоихтиология / Отв. ред. Г. В. Никольский, Д. В. Обручев. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–360.
- Березина Λ . В. Высшая водная растительность // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 36–50.
- Биология Вилюйского водохранилища / Отв. ред. Ф. Н. Кириллов, Н. Г. Соломонов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 272 с.
- Биология Иркутского водохранилища / Отв. ред. О. М. Кожова. М.: Наука, 1964. 214 с.
- *Биология* Усть-Илимского водохранилища / Отв. ред. В. В. Дрюккер, А. Г. Скрябин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. 260 с.
- Биоразнообразие байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 349 с.
- *Битноков Э. П.* Основные черты зоопланктона Новосибирского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1964. Т. 57. С. 160–169.
- *Битьоков В. П., Петрик А. И.* Состояние водных ресурсов Новосибирского водохранилища и проблемы использования их в маловодные годы // Вод. хоз-во России. 2000. Т. 2, № 4. С. 332–345.
- *Благовидова Л. А.* Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1961. С. 101–108.
- *Благовидова Л. А.* Состояние зообентоса водохранилища на втором десятилетии его существования // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 83–98.
- Благовидова Л. А., Левадная Г. Д., Померанцева Д. П., Сецко Р. И., Феоктистов М. И. Этапы становления гидробиологического режима Новосибирского водохранилища // Круговорот веществ и энергии в озерах и водохранилищах. Сб. 1. Лиственничное на Байкале. 1973. С. 147–149.
- *Благовидова Л. А., Сецко Р. И., Феоктистов М. И., Померанцева Д. П.* Новосибирское водохранилище и его рыбохозяйственное значение // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 142–160.
- *Богданов В. Д.* Экология молоди и воспроизводство сиговых рыб Нижней Оби: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1997. 38 с.
- *Богданов В. Д., Агафонов Л. И.* Влияние гидрологических условий поймы Нижней Оби на воспроизводство сиговых рыб // Экология. 2001. № 1. С. 50–56.

- Богданов В. Д., Богданова Е. Н., Госькова О. А., Мельниченко И. П. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале. Екатеринбург: ИЭРриЖ УрО РАН, 2000. 88 с.
- Богданов Н. А., Богданова Г. И. Промысел рыбы в бассейне реки Хатанга (Таймырский автономный округ) // Рыб. хоз-во. 2006. № 5. С. 61–63.
- Богомоева Н. К. Зоопланктон приплотинной части Иркутского водохранилища // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С. 8.
- Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 389 с.
- *Бодали Р. А., Вуоринен Д. А., Решетников Ю. С., Рист Д. Д.* Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 2. С. 195–203.
- Бойправ О. А. Бентофауна глубоководного Красноярского водохранилища (видовая структура, распределение по грунтам) в 1997 г. // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 28–29.
- Болонев Е. М., Пронин Н. М., Дугаров Ж. Н., Сокольников Ю. А. Современный ареал ротана в байкальском регионе // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах Мира. Улан-Удэ, 2002. С. 70–71.
- Бочкарев Н. А. Экология и систематика сигов Телецкого озера // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 83–84.
- *Бочкарев Н. А.* О структуре популяций сигов Телецкого озера // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 30–32.
- *Бочкарев Н. А.* Популяционная структура сигов Телецкого озера // Сиб. экол. журн. 2000а. № 3. С. 305–313.
- Бочкарев Н. А. Экология, систематика, популяционная и внутрипопуляционная структура сигов рода *Coregonus* Телецкого озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 2000б. 21 с.
- *Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И.* Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 85, № 8. С. 950–958.
- Бочков Н. М., Качурин Б. С. Многолетняя характеристика формирования качества воды и прогноз накопления органического вещества в Братском водохранилище // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970. С. 213–225.
- Бочков Н. М., Качурин Б. С. К вопросу о значении затопленного леса в формировании режима водохранилищ Сибири // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1973. Т. 2. С. 35–37.
- Бояркин В. М. Братское водохранилище. Иркутск: Наука, 1973. 95 с.
- Булатов С. Н. Особенности температурного и скоростного режима Братского водохранилища под ледяным покровом // Тр. Гидрометеоцентра. 1965. Вып. 151. С. 34–52.
- Буторин Н. В. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 8–23.
- Буторин Н. В., Успенский С. М. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 23–41.
- Вакулко Л. П. Некоторые черты температурного режима Бухтарминского водохранилища // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 6–19.

- Васильев О. Ф., Савкин В. М., Двуреченская С. Я., Попов П. А. Водохозяйственные и экологические проблемы Новосибирского водохранилища // Вод. ресурсы. 1997. Т. 24, № 5. С. 581–589.
- Васильев О. Ф., Поздняков Ш. Р., Савкин В. М. Гидрологические исследования транспорта ртути в бассейне Катуни // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 1. С. 28–34.
- Васильев О. Ф., Савкин В. М., Двуреченская С. Я., Попов П. А. и др. Экологическое состояние Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. Вып. 2. С. 149–163.
- Васильев О. Ф., Сухенко С. А., Атавин А. А. и др. Экологические аспекты проекта Катунской ГЭС, обусловленные наличием ртути в природной среде Горного Алтая // Вод. ресурсы. 1992. Т. 19, № 6. С. 107–123.
- Васильева Г. Л. Некоторые итоги изучения зоопланктона Иркутского водохранилища // Биология Иркутского водохранилища (Тр. Лимнол. ин-та СО РАН). 1964. Т. 11. С. 135–175.
- Васильева Г. Л. Итоги изучения зоопланктона Иркутского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Сибири: Докл. 1-го Совещ, по биол. водоемов Сибири. М., 1969. С. 80–83.
- Васильева Г. Л. Иркутское водохранилище // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. С. 135–176.
- *Васильева Г. Л., Кожова О. М.* Некоторые данные о бактерио-, фито- и зоопланктоне Иркутского водохранилища в годы его образования // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. Л., 1960. № 8–9. С. 17–24.
- Bacuльева Г. Л., Кожова О. М. Планктон Иркутского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1963. Т. 13. С. 25–62.
- Васильева Е. Д. Природа России: жизнь животных. Рыбы. М.: АСТ, 1999. 640 с.
- Васильева Е. Д. Популярный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 2004. 399 с.
- Васильева И. И., Ремигайло П. А. Водоросли Вилюйского водохранилища. Якутск: Наука, 1982. 116 с.
- Венглинский Д. Л. Экологические черты адаптации сиговых к условиям существования в водоемах Субарктики // Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера. Якутск, 1977. С. 96–121.
- *Венглинский Д. Л.* Особенности экологии, биологии и промысла рыб Северной Якутии // Сиб. экол. журн. 1998. № 3–4. С. 331–335.
- Вендров С. Л., Широков В. М., Подлипский Ю. И. Итоги и задачи изучения гидрологического режима водохранилищ Западной Сибири // Тр. ЗапСибРНИГМИ. 1976. Вып. 26. С. 32–45.
- Верболова Н. В. Формирование гидрохимического режима Братского водохранилища // Формирование планктона и гидрохимия Братского водохранилища. Новосибирск, 1973. С. 78–108.
- Вершинин В. К., Гундризер А. Н., Зимин А. Г. Биология муксуна и пеляди, интродуцированных в озера Горного Алтая // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979а. С. 121–123.
- Вершинин В. К., Коновалова О. С., Фоменко Л. А. Зообентос некоторых водоемов Горного Алтая и его роль в питании интродуцированной пеляди // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979б. С. 123–124.
- Вершинин Н. В., Сырыгина Ф. Ф. Формирование зоопланктона в первые два года заполнения Братского водохранилища (1962–1963) // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970. С. 178–189.

- Вершинин Н. В., Сычева А. В. Формирование кормовых ресурсов и использование их рыбами в процессе заполнения Братского водохранилища // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири (Тр. Краснояр. отд. СибНИИРХ). Красноярск, 1967. Т. 9. С. 410–476.
- Веснина Л. В., Журавлев В. Б., Новоселов В. А., Новоселова З. И., Ростовцев А. А., Соловов В. П., Студеникина Т. Л. Водоемы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск: Наука, 1999. 285 с.
- Визер А. М. Результаты вселения байкальских гаммарид в Новосибирское водохранилище // Рыб. хоз-во. 1981. № 4. С. 17–18.
- Визер А. М. Роль ракообразных-акклиматизантов в питании промысловых рыб Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 230–231.
- Визер А. М. Питание леща Новосибирского водохранилища в зависимости от многолетней динамики донных сообществ // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок, 2003. С. 12–14.
- Визер А. М. Акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 2006. 21 с.
- Визер А. М. Значение искусственных нерестилищ для повышения эффективности воспроизводства промысловых рыб Новосибирского водохранилища // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных ресурсов». Новосибирск, 2008. С. 213–217.
- Визер А. М., Трифонова О. В., Феоктистов М. И. Эффективность размножения рыб Новосибирского водохранилища на искусственных нерестилищах // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 106–107.
- Вилер А. Определитель рыб морских и пресных вод Северо-Европейского бассейна. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. 432 с.
- Виноградов Г. А., Соколов В. А., Флерова Г. И. Изучение механизма действия низких рН у пресноводных рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978. С. 168–173.
- Виноградов Н. Н., Иванов В. В. Изменение гадрологического и руслового режимов Енисея в нижних бъефах ГЭС // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23, № 3. С. 267–270.
- Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки (на примере Днепра). Киев: Наук. думка, 1963. 394 с.
- Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. М.: Наука, 1986. 367 с. Водохранилища Мира. М.: Наука, 1979. 287 с.
- Вознюк В. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Вилюйского водохранилища // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. С. 123–127.
- Володин В. М. К вопросу о половом цикле сиговых рыб озера Таймыр // Ин-т биологии внутр. вод РАН / Деп. ВИНИТИ 18.11.93, № 2858-В93. Борок, 1993, 21 с.
- Воробьева С. С., Стрижова Т. А., Земская Т. И. Современное состояние и прогноз формирования ангарских водохранилищ // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск, 1986. С. 159–164.
- Воскобойников В. А., Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г. и др. Общий очерк ихтиофауны озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 158–196.

- Вотинов Н. П. Осетровые рыбы Обь-Иртышского бассейна. Тюмень, 1958. 58 с.
- Вотинов Н. П. Биологические основы искусственного воспроизведения обского осетра // Искусственное разведение осетровых и сиговых рыб в Обь-Иртышском бассейне. Тюмень, 1963. Т. 3. С. 5–102.
- Вотинов Н. П. Предварительные итоги и задачи искусственного рыборазведения в связи с направленным формированием ихтиофауны водохранилищ Верхнего Иртыша // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 157–163.
- Вотинов Н. П. Биологическое обоснование акклиматизации сиговых рыб (пеляди, муксуна и чира) в Бухтарминское водохранилище // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972. С. 119–120.
- Вотинов Н. П., Злоказов В. Н., Касьянов В. П., Сецко Р. И. Состояние запасов осетра в реках Сибири и мероприятия по их увеличению. Свердловск, 1975. 93 с.
- Вотинов Н. П., Касьянов В. П. Экология и эффективность размножения сибирского осетра *Acipenser baeri* в Оби в условиях гидростроительства // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 1 (108). С. 25–35.
- Вотинова Л. А. Фитопланктон Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата-Балхаш, 1970. С. 241–244.
- Временная методика оценки ущерба, наносимого рыбным запасам в результате строительства, реконструкции и расширения предприятий, сооружений и других объектов и проведения различных видов работ на рыбохозяйственных водоемах. М., 1990. 63 с.
- Вышегородцев А. А. Рыбы Енисея: Справочник. Новосибирск: Наука, 2000. 237 с.
- Вышегородцев А. А. Некоторые особенности формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища // Вестн. КрасГУ. Естест. науки. 2003. № 5. С. 78–84.
- Вышегородцев А. А., Космаков И. В., Ануфриева Т. Н., Кузнецова О. А. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.
- Вышегородцев А. А., Чупров С. М., Разуваева И. В. Сравнительная морфо-экологическая характеристика окуня Красноярского и Саянского водохранилищ / Деп. ВИНИТИ. № 815–В88. Красноярск, 1988. 17 с.
- Галактионова Е. Л. Абиотические факторы среды, лимитирующие естественное воспроизводство пеляди в водоемах Урала // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974. С. 28–30.
- Гафина Т. Э. О современном состоянии гельминтофауны основных промысловых видов рыб нижнего бьефа Носибирского гидроузла // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 105–106.
- Герасимов Ю. В., Поддубный С. А. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: ИБВ РАН, 1999. 171 с.
- Герасимов Ю. В., Поддубный С. А. Направления реконструкции мелководных местообитаний рыб в равнинных водохранилищах для повышения их рыбопродуктивности // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль, 1998. С. 84–99.
- Герман Ю. К. К вопросу о паразитофауне рыб Красноярского водохранилища // Сохранение биологического разнообразия Приенисейской Сибири. Красноярск, 2000. С. 98–100.

- Гидрохимические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 119 с.
- Глотов В. Е., Глотова Л. П. Геоэкологические последствия сооружения и эксплуатации водохранилища Колымской ГЭС // Дружининские чтения. Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 52–55.
- Глушакова В. И. Урожайность и распределение молоди основных промысловых рыб в Бухтарминском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 285–286.
- Глущенко Л. А., Прокушкин А. С. Эколого-флористическая характеристика и структура фитопланктона водотоков разного порядка в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты (Средняя Сибирь) // Вестн. КрасГУ. 2005. Вып. 7. С. 169–174.
- Голованов В. К. Динамика температурных оптимумов и границ жизнедеятельности в онтогенезе лососевых, сиговых и карповых рыб // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 133–134.
- Голованов В. К., Гречанов И. Г., Маврин А. С., Обухова В. М. Термопреферендум сибирского осетра // Осетровые на рубеже XXI века: Тез. докл. Междунар. конф. Астрахань, 2000. С. 136–138.
- Голубцов А. С., Малков Н. П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. 164 с.
- Голышкина Р. А. Бентос Иркутского водохранилища в первые годы его существования (1957–1961) // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Λ ., 1963. С. 91–107.
- *Гольд З. Г.* Биология окуня Западной Сибири // Уч. зап. Том. гос. ун-та. 1967. Вып. 53. С. 95–128.
- Гольд З. Г., Вышегородцева И. С., Глущенко Л. А. и др. Многолетние изменения в структуре биоты глубоководного Красноярского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 61.
- Гольд З. Г., Дубовская О. П., Лужбин О. В. Формирование гидробиологического режима Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы его наполнения (1979–1982) // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. Красноярск, 1985. С. 102–125.
- Гольд З. Г., Чупров С. М., Гольд В. М. и др. Экологический мониторинг Красноярского водохранилища: Принципы, этапы организации, схема, модель // Вестн. КрасГУ. 2003. Вып. 5. С. 69–78.
- Гордеев Н. А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2: Тез. докл. Борок, 1974. С. 65–69.
- Гордеев Н. А., Ильина Л. К. Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах волжско-камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978. С. 8–20.
- Горный Алтай. Томск: Изд-во ТГУ, 1971. 248 с.
- Горцева Д. Б., Еньшина С. А. Рост и развитие молоди весенненерестующих видов рыб в приплотинной зоне Новосибирской ГЭС // Материалы Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 217–218.
- Горцева Д. Б., Ростовцев А. А., Визер А. М. Особенности размножения весеннененестующих рыб в Верхней Оби в условиях зарегулированного стока // Вопросы аквакультуры. Тюмень, 2009. С. 14–16.

- Горюнова А. И. Качество спермы судака, больного дерматофибросаркомой // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы, 2005. С. 81–92.
- *Госькова О. А., Гаврилов А. Л.* Лещ Нижней Оби // Тез. докладов 1-го Конгресса ихтиологов России. Астрахань, 1997. С. 273.
- Грезе В. Н. Водохранилище Красноярской ГЭС и прогноз его гидробиологических особенностей. // Тр. VI Совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959. С. 490–494.
- *Грезе В. Н.* Красноярское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 213–224.
- Григорьев В. Н. Экологическая пластичность рыб в период образования Чебоксарского водохранилища // Тр. IV Поволжской конф. «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов». Казань, 1991. Т. 2. С. 15–17.
- *Грошева Е. И.* Ртуть в природных объектах бассейна р. Катунь // География и природ. ресурсы. 1992. Т. 2. С. 53–57.
- Губин В. Е. Значение хищных рыб в ихтиофауне Новосибирского водохранилища // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск, 1986. С. 64–68.
- Гулая Н. К. Формирование микробиологического режима водохранилищ Верхнего Иртыша (Бухтарминское, Усть-Каменогорское). Алма-Ата: Наука, 1975. 163 с.
- *Гундризер А. Н.* Рыбы пойменных водоемов реки Обь // Природа поймы реки Обь и ее хозяйственное освоение (Тр. Том. гос. ун-та). Томск, 1963. Т. 152. С. 126–147.
- Гундризер А. Н. Озерный экотип сибирской щуки // Проблемы экологии. Томск, 1971. С. 170–178.
- *Гундризер А. Н.* Натурализация пеляди в оз. Чагытай (Тувинская АССР) // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томском университете. 1972. С. 127–132.
- Гундризер А. Н. К изучению рыб Западномонгольской ихтиогеографической провинции (в пределах СССР) // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Материалы по изучению водоемов Сибири. Томск, 1973. С. 77–78.
- Гундризер А. Н. Озера водораздела рек Чуи и Башкауса перспективнейшие для создания маточных стад пеляди в Горном Алтае // Охрана, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов Алтайского края. Барнаул, 1975. С. 347–349.
- Гундризер А. Н., Зимин А. Г., Попков В. К., Рузанова А. И. Натурализация муксуна в высокогорном озере Республики Алтай // Биология, биотехника разведения и промышленное выращивание сиговых рыб. Тюмень, 2001. С. 43–46.
- Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г. Основные результаты работ по акклиматизации рыб в водоемах Сибири // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 90–96.
- Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Кривощеков Г. М. Рыбы Телецкого озера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 159 с.
- *Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кривощеков Г. М.* Рыбы Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1984. 120 с.
- Гундризер А. Н., Полков В. К. Особенности экологии пеляди на разных этапах акклиматизации в озерах Алтае-Саянского нагорья // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 40–46.

- Гундризер А. Н., Попков В. К., Зимин А. Г., Попкова Л. А., Вершинин В. К. Рыбохозяйственное значение озер Алтае-Саянской горной системы // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск, 1981. С. 101–103.
- Гундризер А. Н., Попков В. К., Попов В. А. Влияние крупных ГЭС Сибири на экосистемы водоемов // V съезд гидробиологического общества: Тез. докл. Куйбышев, 1986. Ч. 2. С. 46–47.
- Двуреченская С.Я. О влиянии сезонного фактора на формирование качества воды Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2006. Вып. 6. С. 803–808.
- Двуреченская С. Я. Влияние гидрологических показателей Новосибирского водохранилища на гидрохимический режим вод // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2007. С. 20–25.
- Двуреченская С. Я., Булычева Т. М., Савкин В. М., Смирнова А. И. Динамика гидролого-гидрохимических характеристик экосистемы Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2001. № 2. С. 231–236.
- Девятков В. И. Развитие зоопланктона в Бухтарминском водохранилище в весенне-летний период // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. науч. докл. Ашхабад, 1986. С. 51–52.
- Девятков В. П., Евсеева А. А. Состояние зоопланктона и зообентоса Бухтарминского водохранилища // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы, 2005. С. 417–427.
- Дзюбан Н. А. О формировании зоопланктона водохранилищ // Тр. VI Совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959. С. 597–602.
- $Дзюбан \ H. \ A., \ Mopgyxaŭ-Болтовской \ Ф. \ Д. \ Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ. // Вопр. гидробиологии: Тез. докл. І съезда ВГБО. М., 1965. С. 127–129.$
- Долгих П. М., Кочергина О. В. Пастбищное сиговодство на глубоководном Красноярском водохранилище // Рыб. хоз-во. 2006. № 6. С. 14–15.
- Долгих П. М., Скопцов В. Г. Роль рыб-акклиматизантов в структуре ихтиоценоза Красноярского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике. Борок, 2005. С. 142–143.
- Долгих П. М., Шадрин Е. Н., Гадинов А. Н. Состав ихтиофауны и биология основных промысловых видов рыб р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. 2005. № 7. С. 60–64.
- Доманевский Л. Н. Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 45. С. 24–29.
- Домышева В. И. Гидрохимическая характеристика устья реки Нижняя Тунгуска // Охрана и рациональное использование природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. 3-й Краевой конф. молодых ученых и специалистов. Красноярск, 1981. С. 162–164.
- *Домышева В. М., Шевелева Н. Г.* Зоопланктон // Природа Хантайской гидросистемы. Томск: ТГУ, 1988. С. 183–191.
- Дрюккер В. В., Авдеев В. В., Башенхаева Н. В. и др. Гидробиологический и гидрохимический режим водохранилищ р. Енисей // V съезд Всесоюз. гидробиол. общества: Тез. докл. Тольятти, 15–19 сент. 1986 г. Куйбышев, 1986. С. 48–50.
- *Дрягин П. А.* Половые циклы и нерест рыб // Изв. ВНИОРХ. 1949. Т. 28. С. 3–113.

- *Дрягин П. А.* Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л., 1961. С. 382–395.
- Дубинин Н. А., Гончаров В. П. Опыт выращивания сиговых рыб в оз. Чаны и оз. Сартлан Новосибирской области // Материалы Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 442–444.
- *Дубовская О. П.* Формирование зоопланктона Саяно-Шушенского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИрГУ, 1987. 21 с.
- Дулькейт Г. Д. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бии // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1949. Вып. 8. С. 9–12.
- *Евграфов А. А.* Влияние уровенного режима Красноярского водохранилища на урожайность поколений молоди рыб // Четвертая Верещагинская Байкальская конференция. Иркутск, 2005а. С. 74–75.
- *Евграфов А. А.* Зональное распределение и состав покатников Саяно-Шушенского водохранилища // Тр. Междунар. науч. конф. «Инновации в науке и образовании-2005». Калининград, 2005б. Ч. 1. С. 34–35.
- Евграфов А. А. Современное состояние ихтиоценоза Саяно-Шушенского водохранилища // Электронный науч. журн. «Исследовано в России». 2006. № 23. С. 227.
- *Елизарова Н. С.* К биологии леща Волгоградского водохранилища // Первая конф. по изучению водоемов бас. Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968. С. 74–75.
- *Емельянова Н. Г., Тугарина П. Я.* Состояние и численность нерестовых стад некоторых лососевидных рыб Иркутского водохранилища // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 129–131.
- *Еньшина С. Л.* Роль Верхней Оби ниже плотины Новосибирской ГЭС в воспроизводстве рыб // Результаты рыбохозяйственных исследований на водоемах Западной Сибири (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Т. 214). Л., 1984. С. 46–57.
- *Еньшина С. А.* Структура нагульного стада стерляди в Новосибирском водохранилище // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов. Барнаул, 2002. С. 25–26.
- *Еньшина С. А., Клюня С. А.* Оценка воздействия промысла на запасы ихтиофауны приплотинного участка р. Оби // Вестн. Курган. гос. ун-та. Сер. естест. наук. 2006. № 4, вып. 1. С. 38–40.
- *Еньшина С. А.* Перспективы промысла рыбы в приплотинной зоне реки Обь // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 92–94.
- Еньшина С. А., Клюня С. А., Шишковская А. В. Стерлядь Новосибирского водохранилища // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 89–90.
- Еньшина С. А., Ростовцев А. А., Селезнева М. В., Трифонова О. В. Современное состояние промысловых биоресурсов в бассейне р. Оби (Новосибирская область) // Материалы Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 226–228.
- *Еньшина С. А., Трифонова О. В.* К биологии стерляди Новосибирского водохранилища // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 169–170.
- *Ербаева Э. А., Вилутис В. Э., Шаповалова И. М.* Материалы по гидробиологии Иркутского водохранилища // Изв. БГНИИ при ИГУ. Иркутск, 1980. Т. 25. С. 26–31.

- *Ербаева Э. А., Жарикова Л. К., Кицук Т. И.* Изменения зообентоса в Усть-Илимском водохранилище // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск, 1984. С. 153–157.
- Ербаева Э. А., Сафронов Г. П., Кицук Т. И. Фауна донных беспозвоночных Братского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 53–54.
- *Ербаева Э. А.* Ангарское водохранилище: состояние экосистем и прогноз // Тез. докл. V съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Куйбышев, 1986. С. 52–53.
- *Ерещенко В. П.* Промысловое освоение леща, акклиматизированного в Бухтарминском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1968. С. 118–123.
- *Ерещенко В. И.* Влияние гидростроительства на воспроизводство осетра в Верхнем Иртыше // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969а. С. 180–186.
- Ерещенко В. И. О рыбопродуктивности Бухтарминского водохранилища // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969б. С. 134–146.
- *Ерещенко В. И.* Состояние стада нельмы в Бухтарминском водохранилище // Сборник работ Казахстанского филиала ВГБО. Алма-Ата, 1970. С. 77–87.
- *Ерещенко В. И.* Изменения в составе ихтиофауны Усть-Каменогорского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972a. С. 238–239.
- *Ерещенко В. И.* Итоги и перспективы акклиматизации рыб в бассейне Верхнего Иртыша // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972б. С. 37–40.
- *Ерещенко В. И., Тютеньков С. К.* Результаты акклиматизационных работ в Бухтарминском и других водохранилищах Казахстана // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., 1968. С. 228–237.
- *Ермолаева Н. И.* Особенности видового состава зоопланктона Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири: Тез. докл. Томск, 1998a. С. 45–46.
- *Ермолаева Н. И.* Особенности формирования зоопланктона Новосибирского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти, 1998б. С. 195.
- *Ермолаева Н. И.* Формирование и современное состояние зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 1998в. 18 с.
- *Ермолаева Н. И.* Состав и функционирование зимних зоопланктонных сообществ Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000a. № 2. С. 165–172.
- *Ермолаева Н. И.* Формирование и современное состояние зоопланктонных сообществ Новосибирского водохранилища // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия. Томск, 2000б. С. 516–520.
- *Ермолаева Н. И.* Биоразнообразие зоопланктона в озерах юга Западной Сибири // Тез. докл. конф. «Сибирская зоологическая конференция, посвященная 60-летию ИСЭЖ СО РАН», 15–22 сент. 2004 г. Новосибирск, 2004. С. 35.
- Ермолаева Н. И. Особенности формирования зоопланктона Новосибирского водохранилища // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири. Томск, 2007. С. 77–94.
- *Ермолаева Н. И.* Водные экосистемы. Особенности формирования зоопланктона водохранилищ. Аналитический обзор. Новосибирск: ГПНТБ, 2008. 90 с.

- *Ефимова А. И.* Щука Обь-Иртышского бассейна // Изв. ВНИИОРХ. 1949. Т. 28. С. 114–174.
- Журавлев В. Б. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: АлГУ, 2003. 291 с.
- Заделенов В. А., Еникеева И. Г., Шадрин Е. Н., Щур Л. А. Оценка водных биологических ресурсов бассейна реки Подкаменной Тунгуски // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13, № 4. С. 495–502.
- Задорин А. А., Зуев И. В., Вышегородцев А. А. Верховка вид-вселенец в водоемах Красноярского края // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 75–79.
- Залозный Н. А., Попков В. К., Рузанова А. И. Влияние акклиматизированных сиговых на бентофауну горных озер // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 37–38.
- Залуми С. Г. Влияние зарегулированного стока реки на урожайность молоди некоторых промысловых рыб в низовьях Днепра // Вопр. ихтиологии. 1967. Т. 7, вып. 2. С. 277–287.
- $\it Залуми C. \Gamma.$ О причинах разной урожайности рыб в низовьях Днепра // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 728–735.
- Замятин В. А. Влияние гидрологического режима на рыбные запасы реки Обь // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна: Тр. Обь-Тазовского отд-ния СибрыбНИИпроекта. 1977. Т. 4. С. 76–84.
- 3ахарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». 1955. Вып. 2. С. 17–29.
- Захарченко И. Л. Анализ факторов, влияющих на состояние и динамику промыслового стада судака Каховского водохранилища // Рыб. хоз-во. 2006. № 2. С. 7–8.
- 3енин A. Λ . Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Λ .: Гидрометеоиздат, 1965. 260 с.
- Зиновьев Е. И. Экотипы у хариусовых рыб // Экология. 2005а. № 5. С. 385–389.
- 3иновьев Е. И. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: Дис. в виде науч. докл. ... д-ра биол. наук. Пермь: ПГУ, 2005б. 71 с.
- Злоказов В. Н. Опыт искусственного разведения полупроходных рыб бассейна р. Оби // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 240–241.
- Злоказов В. Н., Сецко Р. И., Феоктистов М. И. Состояние рыбных ресурсов Новосибирской области, их использование и перспективы развития // Ресурсы животного мира Сибири. Новосибирск, 1990. С. 16–18.
- Зыкова Г. Ф. Воспроизводительная способность язя Обь-Иртышского бассейна в годы с различным гидрологическим режимом // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1980. Вып. 152. С. 65–75.
- Зырянова Е. Б. Биология судака Нижней Волги // Тр. Саратов. отд. ВНИИОРХ. 1960. Т. 6. С. 97–111.
- *Изменение* структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1982. 248 с.
- *Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Значение уровенного режима для рыбного хозяйства водохранилищ // Вод. ресурсы. 1980. № 2. С. 123–136.
- $Ильина \Lambda. K.$, Гордеев Н. А. Уровенный режим и воспроизводство рыбных запасов водохранилищ // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3(74). С. 411–421.
- *Ильина Л. К., Поддубный А. Г.* Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. С. 47–56.

- Интересова Е. А., Ядренкина Е. Н., Савкин В. М. Пространственная организация нерестилищ карповых рыб в условиях зарегулированного стока Верхней Оби // Вопр. ихтиологии. 2009. Т. 49, № 1. С. 78–84.
- *Иоганзен Б. Г.* Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. І. Зоогеография Сибири и место в ней бассейна реки Оби // Уч. зап. Том. гос. ун-та. 1946. № 1. С. 23–34.
- Иоганзен Б. Г. Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. II. Экологогеографический очерк рыб бассейна реки Оби // Уч. зап. Том. гос. ун-та. 1947. № 3. С. 43–60.
- Иоганзен Б. Г. Рыбы бассейна реки Оби. Томск: Изд-во ТГУ, 1948а. 48 с.
- *Иоганзен Б. Г.* Этюды по географии и генезису ихтиофауны Сибири. III. Зоогеографические участки Западно-Сибирского округа Ледовитоморской провинции Палеарктики // Уч. зап. Том. гос. ун-та. 1948б. № 8. С. 8–31.
- *Иоганзен Б. Г.* К ихтиогеографии северной части Казахстана // Вопр. географии Сибири. Томск, 1951. № 2. С. 259–268.
- Иоганзен Б. Г. Рыбохозяйственные районы Западной Сибири и их биолого-промысловая характеристика // Третья науч. конф. Том. гос. ун-та «Развитие рыбной промышленности Западной Сибири и проблемы гидробиологии». Томск, 1953. С. 7–44. (Тр. Том. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 125).
- *Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н.* Итоги и перспективы акклиматизации рыб в водоемах Западной Сибири // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М., 1968. С. 208–216.
- *Исаев А. И., Карпова Е. И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Агропромиздат, 1989. 255 с.
- Исмуханов Х. К., Прусевич Н. А. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974. С. 42–44.
- *Исмуханов Х. К., Сецко Р. И.* Проблемы рыбохозяйственного освоения крупных водохранилищ Обь-Иртышского бассейна // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 104–106.
- *Исмуханов Х. К.* Формирование ихтиофауны Бухтарминского водохранилища под воздействием акклиматизационных мероприятий и других факторов // Рыбное хозяйство водохранилищ различных климатических зон. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 152). Л., 1980. С. 12–22.
- Ихтиопатология. М.: Пищ. пром-сть, 1977. 430 с.
- Каменский Р. М., Константинов И. П. Термический режим водохранилища Вилюйской ГЭС и многолетнемерзлых грунтов его ложа в первые годы эксплуатации // Колыма. 1972. № 8. С. 30–33.
- Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. 267 с.
- Карманова О. Г. Массовые виды рыб Хантайского водохранилища (морфология, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 2004. 21 с.
- *Карманова О. Г., Романов В. И.* Роль сиговых в питании хищных рыб Хантайского водохранилища // Вестн. ТГУ. Сер. биол. наук. (Прил.) 2003. № 8. С. 77–79.
- Карманова О. Г., Романов В. И. Состояние некоторых биологических показателей промысловых рыб Хантайского водохранилища (Красноярский край) в период стабилизации его режима // Экология пойм сибирских рек и Арктики. Томск, 2000. С. 265–272.

- Карманова О. Г., Романов В. И., Родионов А. Н. К экологии налима Хантайского водохранилища // Современные достижения в исследованиях окружающей среды и экологии. Томск, 2004. С. 171–175.
- Карманова О. Г., Романов В. И., Шаропина И. Б. Экология сибирской плотвы в процессе формирования Хантайского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 127–128.
- *Карнаухова Г. А.* Геохимический состав воды и донных отложений Братского водохранилища // Геохимия. 1999. № 1. С. 51–56.
- *Карнаухова Г. А.* Гидрохимия Ангары и водохранилищ ангарского каскада // Вод. ресурсы. 2008. Т. 35, № 1. С. 72–80.
- Карнаухова Г. А., Дрюккер В. В., Коваль П. В., Виноградова А. П. Загрязнение основных компонентов природной среды водохранилищ Ангарского каскада ГЭС // Материалы 4-го Науч.-метод. семинара «Проблемы комплексного использования водных ресурсов Ангарских водохранилищ». 29 февр.—1 марта 2000 г., Иркутск. М., 2000. С. 94–105.
- Кафанова В. В., Монич И. К. Линь на Алтае // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1953. Вып. 17. С. 21–30.
- Кафанова В. В., Петлина А. П., Усынин В. Ф. Размножение и половой цикл сибирской плотвы в бассейне реки Чулым // Вопросы зоологии Сибири. Томск, 1979. С. 59–69.
- Качнова Т. В., Осипова Н. Н. К изучению фауны гидробионтов озер Горного Алтая и их роли в питании интродуцированных сиговых рыб // Эколого-фаунистические исследования Сибири. Томск, 1981. С. 95–99.
- Киприянова Л. М. Разнообразие водных и прибрежно-водных растительных сообществ Бердского залива Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7, вып. 2. С. 195–208.
- *Кириллов А. Ф.* Стратегия экологической адаптации сига в экстремальных условиях. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 107 с.
- *Кириллов А. Ф.* Биология и современное состояние запасов щуки в Вилюйском водохранилище // Бюл. науч.-техн. информ. Якутск, 1984. С. 27–30.
- $Кириллов A. \Phi$. Влияние рыболовства на состав ихтиофауны Вилюйского водохранилища // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Якутск, 1986. С. 39–40.
- Кириллов А. Ф. Морфология и экология пеляди Coregonus peled (Gmelin) (Coregonidae), интродуцированной в Вилюйское водохранилище // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. № 6. С. 59–64.
- $\mathit{Kupuлob\,A.\,\Phi}$. Налим $\mathit{Lota\,lota}$ Вилюйского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1988. Т. 28, вып. 1. С. 22–28.
- Кириллов А. Ф. Промысловые рыбы Вилюйского водохранилища. Якутск: ЯНЦ CO AH CCCP, 1989. 105 с.
- Кириллов А. Ф. Воспроизводство щуки в условиях зарегулирования реки Вилюй // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии. Якутск: ЯкГУ, 1992. С. 106–112.
- Кириллов А. Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Науч. мир, 2002. 193 с.
- Кириллов А. Ф., Кириллов Ф. Н. Изменение экологии рыб в процессе формирования Вилюйского водохранилища // Фауна и экология животных Якутии. Якутск, 1991. С. 126–134.

- Кириллов А. Ф., Ледяев О. М., Романов В. И., Суханова Г. И. О феномене щуки в ихтиофауне северных водохранилищ Сибири // Экология и практика. Томск, 1989. С. 73–75.
- Кириллов А. Ф., Салова Т. А. Экология сибирской плотвы Rutilus rutilus lacustris (Pallas) (Cyprinidae) в Вилюйском водохранилище // Фауна и экология животных Якутии. Якутск, 1991. С. 118–126.
- Кириллов А. Ф., Тяптиргянов М. М. Сиги Вилюйского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 82–84.
- Кириллов А. Ф., Тяптиргянов М. М. Некоторые черты экологии щуки Вилюйского водохранилища // Бюл. науч.-техн. информ. ЯФ СО АН СССР. 1976. С. 26–27.
- Кириллов А.Ф., Кириллов Ф. Н., Тяптиргянов М. М. Биологические основы рационального промысла щуки Вилюйского водохранилища // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, 1977. С. 141–150.
- Кириллов С. Д. Факторы и результаты антропических воздействий на ихтиофауну верхнего течения Оби и Новосибирского водохранилища // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 132–136.
- *Кириллов Ф. Н.* Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 360 с.
- Кириллов Ф. Н. К вопросу о формировании Вилюйского водохранилища // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974. С. 132.
- Kupuллов Ф. H. Рыбохозяйственное освоение Вилюйского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири: Л., 1977. Т. 115. С. 24–36. (Тр. ГОСНИОРХ).
- Кириллов Ф. Н. Рекомендации по обогащению ихтиофауны Вилюйского водохранилища. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1978. 8 с.
- Кириллов Ф. Н., Лабутина Т. М., Соколова В. А. и др. Заморные явления в Вилюйском водохранилище // Природа Якутии и ее охрана. Якутск, 1965. С. 68–76.
- Кириллов Ф. Н., Тяптиргянов М. М., Кириллов А. Ф. Промысловые и популяционные аспекты рыб Вилюйского водохранилища // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974. С. 60–67.
- Кириченко О. И., Жаркенов Д. К. Современное состояние популяций основных промысловых видов рыб Бухтарминского водохранилища // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: история и современное состояние. Алматы, 2005. С. 174–185.
- Киселева В. А. К гидробиологической характеристике Усть-Каменогорского водохранилища // Тр. VI Совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959. С. 195–198.
- Киселева В. А. Бентос Усть-Каменогорского водохранилища // Изв. АН КазСССР. Сер. биол. наук. 1964. Вып. 4. С. 59–67.
- Киселева В. А. Зоопланктон Усть-Каменогорского водохранилища // Вестн. с.-х. науки. Алма-Ата, 1965а. Вып. 2. С. 67–73.
- Киселева В. А. Особенности формирования гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища // Изв. АН КазССР. Сер. биол. наук. 1965б. Вып. 6. С. 43–46.
- Киселева В. А. Формирование гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: КазГУ, 1967. 23 с.

- Клеуш В. О. Формирование зоопланктона Курейского водохранилища // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 49–50.
- Кляшторин Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М.: Наука, 1982. 168 с.
- Кожевников Г. П. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования // Изв. ГосНИОРХ. 1965. Т. 59. С. 43–97.
- Кожевников Г. П. Промысловые рыбы Волжско-Камских водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 138. С. 30–45.
- Кожов М. М. Биология озера Байкал. М.: Наука, 1962. 315 с.
- Кожов М. М., Мишарин К. И. Систематический состав ихтиофауны озера Байкал и его бассейна // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С. 91–100.
- Кожова О. М. Общая физико-географическая характеристика Иркутского водохранилища // Биология Иркутского водохранилища. М.: Наука, 1964. С. 3–16.
- Кожова О. М. Фитопланктон и формирование гидробиологического режима Байкало-Ангарских водохранилищ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Харьков: Харьк. гос. ун-т, 1970a. 41 с.
- Кожова О. М. Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970б. С. 26–160.
- Кожова О. М. Гидробиологические показатели Братского и Иркутского водохранилищ // Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск, 1973. С. 112–130.
- *Кожова О. М.* Некоторые особенности формирования фитопланктона водохранилищ // Вод. ресурсы. 1978. № 3. С. 94–106.
- Кожова О. М. Состояние ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск, 1984. С. 153–158.
- Кожова О. М., Башарова Н. И. Продуктивность ангарских водохранилищ // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С. 175–189.
- Кожова О. М., Ербаева Э. А. Особенности гидробиологического режима Иркутского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири: Л., 1977. Т. 115. С. 37–43. (Тр. ГосНИОРХ).
- Кожова О. М., Томилов А. А. Гидробиология Братского водохранилища в связи с возможным его использованием // Комплексные исследования водохранилищ, М., 1973. Вып. 2. С. 214–221.
- Козляткин А. Л. Об активной реакции воды Бухтарминского водохранилища в первые годы наполнения // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1970a. С. 219–224.
- Козляткин А. Л. Распределение кислорода в толще воды Бухтарминского водохранилища в период его наполнения // Биологические основы рыбного хозва Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата–Балхаш, 1970б. С. 271–274.
- Козляткин А. Л. Значение акклиматизированных ракообразных в питании окуня и судака Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. конф. Ашхабад, 1974. С. 65–67.
- Козляткин А. Л. Количественные изменения зообентоса Бухтарминского водохранилища в связи с акклиматизацией беспозвоночных // Биологические ос-

- новы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 85–87.
- Козляткин А. Л. Бентофауна и особенности ее распределения в Бухтарминском водохранилище на современном этапе // Биологические основы рыбного хозва водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. науч. докл. Ашхабад, 1986а. С. 75–77.
- Козляткин А. Л. Биологические основы вселения Mollusca mohodacna в Бухтарминское водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана: Тез. науч. докл. Ашхабад, 1986б. С. 77–79.
- Козляткин А. Л., Мещерякова Т. И. Гидролого-гидрохимическая характеристика Бухтарминского водохранилища // Рыбное хозяйство водохранилищ различных климатических зон. Л., 1980. С. 3–12. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 152).
- Козляткин А. Л., Мещерякова Т. И. Состояние кормовой базы рыб Бухтарминского водохранилища на современном этапе // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ташкент, 1983. С. 86–87.
- Колосов М. Ю., Скалон Н. В. Ихтиофауна Беловского и Яшкинского районов Кемеровской области // Тр. Кузбас. комплекс. экспед. Кемерово, 2004. Т. 1. С. 290–297.
- Кондратьев А. К. Особенности гаметогенеза, полового цикла и оценка репродуктивной способности пеляди, выращиваемой в больших озерах с соленой водой // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 115–123.
- Конева Л. А. Скопление и поведение рыб в приплотинной зоне нижнего бьефа Новосибирской ГЭС (1961–1967) // Охрана и рациональное использование живой природы водоемов Казахстана. Алма-Ата, 1969. С. 70–72.
- Конева Л. А. Нельма верхнего бьефа плотины Новосибирской ГЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1972. 21 с.
- *Коновалова О. С., Попов В. А.* Питание рыб реки Ниж. Тунгуски / Деп. ВИНИТИ. № 306-84. Томск, 1983. 19 с.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высш. шк., 1986. 472 с.
- Константинов А. С., Зданович В. В. Влияние колебаний температуры на процессы рыбопродуцирования // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23, № 6. С. 760–766.
- Константинов И. П. Температурный режим воды в прибрежной зоне водохранилища Вилюйской ГЭС // Колыма. 1976. № 2. С. 32–34.
- Коржуев С. С. Рельеф и геологическое строение // Якутия. М., 1965а. С. 29–114.
- Коржуев С. С. Природные районы // Якутия. М., 1965б. С. 331–364.
- Коростелев С. Г., Неваленный А. Н. Влияние температуры на пищеварительнотранспортную функцию кишечника карповых рыб // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 2. С. 225–235.
- Космаков И. В. Ледовый режим водохранилища Красноярской ГЭС // Вопросы гидрологии Сибири. М., 1980. С. 45–50.
- Космаков И. В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Наука, 2001. 142 с.
- Космаков И. В., Крицкий В. А., Колпакова Т. В. и др. Особенности гидрологического режима Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ // Формирование берегов Ангаро-Енисейских водохранилищ. Новосибирск, 1988. С. 5–22.
- Космаков И. В., Петров Т. Г., Андреева М. И. Некоторые особенности гидрологического режима Красноярского водохранилища в период нормальной эксплуатации // Биологические процессы и самоочищение Красноярского водохранилища. Красноярск, 1980. С. 3–26.

- Костин В. В., Павлов Д. С., Лупандин А. И. Экологическая зональность изъятия стока и ее влияние на покатную миграцию рыб из водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль, 2002. С. 148–149.
- Котикова Н. С. Зоопланктон Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища (Тр. ЗапСибНИИ Госкомгидромета). 1985. Вып. 70. С. 103–108.
- Котляревская Н. В. Процесс вылупления у щуки Esox lucius L. // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 54. С. 116–128.
- *Котов В. Д., Визер А. М.* Состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища // Вод. хоз-во России. 2000. Т. 2, № 5. С. 439–443.
- Кошелев Б. В. Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икрометания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 186–218.
- Кошелев Б. В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 309 с.
- Криницын В. С. Особенности биологии и распределения промысловых рыб Енисейского залива // Тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 130–141.
- *Крупицкий Ю. Г., Мартынюк Е. Г.* Формирование ихтиофауны Хантайского водохранилища // Рыб. хоз-во. 1977. № 6. С. 9–11.
- Кудерский Л. А. Влияние гидростроительства на рыбное хозяйство // Изв. Гос-НИОРХ. (Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири). 1977. Т. 115. С. 4–23.
- *Кудерский Л. А.* Акклиматизация рыб в водоемах России: состояние и пути развития // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2, № 1(5). С. 6–85.
- Кузнецов В. А. Состояние рыбного сообщества Куйбышевского водохранилища в период дестабилизации его экосистемы // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль, 2002. С. 160–161.
- *Кузнецов В. В.* Рост морфологических форм ленского муксуна и влияние на него абиотических факторов // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, вып. 2. С. 243–251.
- *Кузнецов В. В.* Ихтиологическое обследование Вилюйского водохранилища // Вопр. рыболовства. 2005. Т. 6, № 3(23). С. 454–462.
- Кузнецов В. В., Махди К. Дж. О сезонности роста, образования колец на чешуе и питания ленского муксуна // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 622–630.
- Кузнецова И. И. Эколого-физиологические наблюдения над молодью судака в рыбоводном хозяйстве дельты Волги // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 4. С. 159–172.
- Кузьмина А. Е. Изменение фитопланктона р. Ниж. Тунгуска в связи с сооружением Туруханской ГЭС // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск, 1986. С. 180–185.
- Кузьмина А. Е., Леонова Г. А. Сезонные изменения фитопланктона нижнего участка реки Нижняя Тунгуска // Экологические исследования водоемов Красноярского края. Красноярск: Ин-т физики СО АН СССР, 1983. С. 148–157.
- Куклин А. А. Изменение структуры ихтиоценозов реки Курейки (бассейн Енисея) в результате гидростроительства // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тез. докл. Всерос. конф. Тюмень, 1996. С. 82–84.
- Куклин А. А. Ихтиофауна водоемов бассейна Енисея: изменения в связи с антропогенным воздействием // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, вып. 4. С. 478–485.
- Куксн М. С. Распространение и сезонное развитие фитопланктона в Новосибирском водохранилище в первые годы его заполнения (1957–1958 гг.) // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1961. Вып. 7. С. 51–64.

- Куксн М. С. Фитопланктон Новосибирского водохранилища и его формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1965. 18 с.
- Куксн М. С., Чайковская Т. С. Межгодовые колебания видового состава и биомассы фитопланктона Новосибирского водохранилища // Тр. ЗапСибНИИ Госкомгидромета, 1985. Вып. 70. С. 76–84.
- Куликов Е. В. Некоторые итоги акклиматизации судака в Бухтарминском водохранилище и пути рационального использования его промыслового стада // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1986. С. 235.
- Куликов Е. В. Закономерности формирования ихтиофауны Бухтарминского водохранилища и пути оптимизации использования рыбных ресурсов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень: ТюмГУ, 2007. 23 с.
- Куликова А. А. Приспособительные особенности рыб на примере сибирской плотвы // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 256–257.
- Куликова А. А., Малолетко В. А. Материалы по гидрохимии, газовому и термическому режимам Хантайской гидросистемы // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. С. 25–45.
- Куликова Е. В. Соответствие гидрохимических показателей водохранилищ Иртышского бассейна рыбохозяйственным нормативам в 2003 г. // Экологические проблемы агропромышленного комплекса: Материалы Междунар. конф. Алматы, 2004. Кн. 1. С. 44–48.
- *Купчинская Е. С.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Иркутского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИрГУ, 1972. 27 с.
- Купчинская Е. С. Питание рыб в водохранилищах Ангары // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 256–260.
- Купчинская Е. С. Состояние ихтиофауны Усть-Илимского водохранилища // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск, 1984. С. 153–157.
- Купчинская E. C. Щука $Esox\ lucius$ L. Усть-Илимского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, № 1. С. 74—81.
- Купчинская Е. С., Купчинский А. Б. Влияние антропогенных факторов на состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 24–25.
- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. «Биол. проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 4. С. 44–45.
- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. Становление и состояние ихтиофауны Иркутского водохранилища // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 163.
- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С. Эколого-физиологические особенности сибирского хариуса в условиях Усть-Илимского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 1. С. 53–61.
- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Ананьина Л. Е. К состоянию рыбопродуктивности Братского водохранилища // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 126–129.
- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Ананьина Л. Е., Купчинский А. Б. Влияние уровенного режима на рыбное население Братского водохранилища // Оценка состояния водных и наземных экологических систем. Новосибирск, 1994. С. 70–74.

- Купчинская Е. С., Купчинский Б. С., Вещева Л. Е. Экология сибирского ельца Leuciscus leuciscus baicalensis (Dyb.) ангарской части Усть-Илимского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 6. С. 905–912.
- Купчинский Б. С. Восточный лещ в водохранилищах реки Ангары // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 236–239.
- *Купчинский Б. С.* Лещ водоемов Байкало-Ангарского бассейна. Иркутск: Наука, 1987. 143 с.
- Купчинский Б. С., Купчинская Е. С. Акклиматизация рыб в водохранилищах Ангары // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 113–119.
- Купчинский А. Б., Купчинская Е. С. Состав ихтиофауны и морфоэкологические особенности ельца Иркутского водохранилища // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 95–97.
- Купчинский Б. С., Купчинская Е. С., Тютрина Л. И., Рыжова Л. Н. Некоторые эколого-физиологические показатели байкальского омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996a. С. 19–28.
- Купчинский Б. С., Купчинская Е. С., Тютрина Л. И. Биологические особенности пеляди в Братском водохранилище // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996б. С. 91.
- Кусковский В. С., Подлипский Ю. И., Широков В. М. и др. Формирование берегов Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 231 с.
- *Лабутина Т. М.* Влияние затопленного леса на формирование газового режима Вилюйского водохранилища // Материалы XXV Гидрохим. совещ. Гидрохим. ин-та АН СССР. Новочеркасск, 1972. С. 166–167.
- *Лабутина Т. М.* Влияние затопленного леса на химический состав воды Вилюйского водохранилища // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16, вып. 5. С. 104–112.
- *Лабутина Т. М.* Гидрохимический режим // Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, 1979. С. 27–89.
- *Лабутина Т. М.* Формирование и прогнозирование гидрохимического режима водохранилищ Северо-Востока СССР. Якутск: Наука, 1985. 114 с.
- *Лабутина Т. М., Ноговицин Д. Д.* К особенности температурного режима Вилюйского водохранилища // Энергетика Якутской АССР. Якутск, 1974. С. 160–169.
- Лабутина Т. М., Огай Р. И. Влияние газового режима на распределение бентофауны Вилюйского водохранилища // Бюл. науч.-техн. информ. Якутск, 1977. С. 30–31.
- *Ланбина Т. В., Журба Н. В.* Газовый режим Новосибирского водохранилища // Тр. ЗапСибНИИГосгидромета. 1985. Вып. 70. С. 53–60.
- *Лапицкий И. И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгогр. отд. ГосНИОРХ. 1970. Т. 4. 280 с.
- *Лебедев В. Д.* Неогеновая фауна пресноводных рыб Зайсанской впадины и Западно-Сибирской низменности // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып 12. С. 154–163.
- *Левадная Г. Д.* Фитопланктон // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 59–64.

- *Ледяев О. М.* Биология щуки Хантайского водохранилища // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С. 94–102.
- Ледяев О. М. К биологии основных промысловых рыб Хантайского водохранилища // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. С. 98–107.
- *Леонова Г. А., Андрулайтис Л. Д.* Ртуть и ее биогеохимическая роль в оценке экологического состояния водохранилищ Ангарского каскада // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия. Томск, 2000. С. 135–138.
- Леонова Г. А., Андрулайтис Л. Д., Бадмаева Ж. О., Аношин Г. Н. Уровни содержания ртути в биообъектах и ее пространственное распределение в некоторых водохранилищах Сибири // Проблемы ртутного загрязнения природных и искусственных водоемов, способы его предотвращения и ликвидации. Иркутск, 2000. С. 70.
- *Леонова Г. А., Бычинский В. А.* Гидробионты Братского водохранилища как объекты мониторинга тяжелых металлов // Вод. ресурсы. 1998. Т. 25, № 5. С. 603-610.
- Леонова Г. А., Коваль П. В., Кузнецова А. И., Андрулайтис Л. Д. Биогеохимический мониторинг состояния водохранилищ Ангарского каскада // Дружининские чтения. Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 180–184.
- *Лещиков Ф. Н.* Влияние мерзлых пород на устойчивость берегов ангарских водохранилищ // Исследование берегов водохранилищ. Иркутск, 1972. С. 20–23.
- *Линник В. Д., Герасимов Ю. В.* Условия освоения рыбами индивидуальных нагульных участков // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб., 1993. С. 87–94.
- *Лузанская Д. И.* Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 1959–1966 гг. // Изв. ГосНИОРХ. 1970. Т. 70. С. 3–115.
- Лукьяненко В. И. Иммунология рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 176 с.
- *Лукьянчиков Ф. В.* Промыслово-биологическая характеристика и состояние запасов промысловых рыб Братского водохранилища в первые годы его существования // Изв. биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. ун-те. 1967. Т. 20. С. 262–286.
- *Максимов А. А.* Природные циклы. Причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 234 с.
- Малик Л. К. Географические прогнозы последствий гидроэнергетического строительства в Сибири и на Дальнем Востоке. М.: Наука, 1990. 317 с.
- *Малиновская А. С., Тэн В. А.* Гидрофауна водохранилищ Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1983. 205 с.
- Малолетко А. М., Матвеева И. В. Термический режим Хантайского водохранилища // Вопросы географии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1983. Вып. 14. С. 47–56.
- Мальцева Т. В. Растительность района Новосибирского водохранилища и ее динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 17 с.
- Мамонтов А. М. Об эффективности разведения сигов на Байкале // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 240–241.
- Мамонтов А. М. Размножение, гибридизация и искусственное разведение байкальских сигов // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 41–48.

- Мамонтов А. М. Рыбохозяйственное значение и особенности формирования ихтиофауны Байкало-Ангарских водохранилищ // Дружининские чтения. Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 141–144.
- *Мамонтов А. М.* Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отдние, 1977. 246 с.
- Мамонтов Ю. П., Литвиненко А. И., Скляров В. Я. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России (Белая книга). Тюмень: Наука, 2003. 66 с.
- Мартехов П. Ф. Биологические основы создания стада ценных промысловых рыб на Зайсане в связи с образованием Бухтармино-Зайсанского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 191–200.
- *Матарзин Ю. М., Богословский Б. Б., Мацкевич И. К.* Гидрологические процессы в водохранилищах. Пермь: Изд-во ПермГУ, 1977. 85 с.
- Матковский А. К. Экологические основы формирования запасов щуки реки Обь и методика прогнозирования ее уловов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 1997. 23 с.
- Махоткин Ю. М. Эффективность нереста рыб в Куйбышевском водохранилище и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 1. С. 27–38.
- *Мельников Г. Б.* Закономерности формирования и становления зоопланктона в водохранилищах СССР // Гидробиол. журн. 1966. Т. 2, № 2. С. 58–64.
- Мельникова Е. В. Особенности естественного воспроизводства мелкого частика в условиях Саратовского водохранилища // Тр. IV Поволж. конф. «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов». Казань, 1991. Т. 2. С. 25–29.
- *Методы* комплексных исследований сложных гидросистем / Под ред. А. М. Малолетко. Томск: Изд-во ТГУ, 1980. 153 с.
- Мещерякова Т. И. Сезонная динамика биогенных элементов и первичной продукции в озерной части Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 109–111.
- Миронова Е. Б. Зообентос Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища. Тр. ЗапСибНИИ Госкомгидромета. 1985. Вып. 70. С. 109–119.
- Михайлов В. М., Скопец М. Б. О возможном влиянии Колымской ГЭС на затопляемость пойм и ихтиофауну низовий Колымы // География и природ. ресурсы. 1983. № 1. С. 56–61.
- Mихайлов Д. B. Возраст и рост окуня Хантайского водохранилища (Красноярский край) // III Сиб. шк. молодого ученого: Материалы V регион. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых (22–23 дек. 2000 г.). Томск, 2001. С. 111–114.
- Михалев Ю. В., Андриенко А. И., Богданов Н. А. и др. Состояние запасов и промысла рыб в бассейне Енисея // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 73–80.
- *Михеев П. В., Прохорова К. П.* Рыбное население водохранилищ и его формирование. М.: Пищепромиздат, 1952. 86 с.
- *Монич И. К.* Размножение и развитие линя в Западной Сибири // Тр. Том. гос. ун-та. 1953. Т. 125. С. 91–106.
- Mopgyxaŭ-Болтовской Φ . Д., Дзюбан Н. А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М., 1966. С. 98–103.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Экзерцев В. А. Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности волжских водохранилищ // Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев, 1971. С. 57–58.

- Москаленко Б. К. Влияние многолетних колебаний уровня реки Обь на рост, плодовитость и размножение некоторых рыб // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 5. С. 746–752.
- Мошкин М. П., Сухачев В. А., Бочкарев Н. А. Накопление ртути гидробионтами реки Катунь // Катунский проект: проблемы экспертизы. Новосибирск, 1990. Ч. 2. С. 41–42.
- Мухачев И. С. Акклиматизация рыб в водоемах Обь-Иртышского бассейна // Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М., 2006. С. 377–378.
- Мухачев И. С. Увеличение биоразнообразия фауны рыб Обского бассейна // Тез. докл. Междунар. конф. «Новые технологии в защите биоразнообразия в водных экосистемах». М., 2002. С. 149.
- Надобнов С. В., Корнакова Э. Ф. Некоторые физиологические и биохимические показатели основных промысловых рыб Усть-Илимского водохранилища // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск, 1986. С. 48–50.
- Науменко Ю. В., Нечаева М. С. Видовой состав зимнего фитопланктона Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7, вып. 2. С. 173–176.
- Науменко Ю. В. Фитопланктон р. Оби: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1996. 33 с.
- Небольсина Т. К. Значение мелководной зоны Волгоградского водохранилища в воспроизводстве рыбных запасов // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С. 164–167.
- Небольсина Т. К. Численность и запасы рыб Волгоградского водохранилища после создания плотины Саратовской ГЭС // Тр. Сарат. отд-ния ГосНИОРХ. 1976. Т. 14. С. 119–133.
- Неронов Ю. В., Пронин Н. М., Соколов А. В. Рыбы и рыбное хозяйство Бурятии. Улан-Удэ: Наука, 2002. 33 с.
- Hикольский Γ . B. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947а. Т. 26, вып. 3. С. 221–232.
- Никольский Г. В. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 2. С. 149–158.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., 1953. С. 65–76.
- Hикольский Γ . B. Рыбы бассейна Амура. Итоги Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.
- Hикольский Γ . B. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. M.: Пищ. пром-сть, 1980. 182 с.
- Никонов Г. И. Щука Обь-Иртышского бассейна. Тюмень, 1965. 29 с.
- *Новиков А. С.* Рыбы реки Колыма. М., 1966. 134 с.
- *Новомодный Г. В., Золотухин С. Ф., Шаров П. О.* Рыбы Амура: богатство и кризис. Владивосток: Апельсин, 2004. 65 с.
- *Новоселов В. А.* Итоги интродукции леща и судака в верховья Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986а. Вып. 243. С. 53–63.
- Новоселов В. А. Рыбохозяйственное значение верховьев реки Оби и пути повышения ее рыбопродуктивности // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск, 1986б. С. 79–81.

- Новоселов В. А. Щука верховьев Оби и рациональное использование ее запасов // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования. Барнаул, 1984. С. 129–130.
- *Ноговицын Д. Д.* Географо-гидрологическое районирование и внутригодовое распределение стока реки Вилюй в естественных и зарегулированных условиях // Энергетика Якутской АССР. Якутск, 1974. С. 148–158.
- Носков А. А. Вертикальное распределение фитопланктона в Бухтарминском водохранилище и динамика его развития по отдельным годам // Материалы науч. конф. молодых ученых. Алма-Ата, 1968. С. 376–377.
- *Носков А. А.* Сезонное развитие фитопланктона Бухтарминского водохранилища // Материалы науч. конф. молодых ученых. Алма-Ата, 1967. С. 17.
- Носков А. А. Фитопланктон Бухтарминского водохранилища в первые годы его заполнения // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1966. С. 293–296.
- Носков А. А. Фитопланктон Бухтарминского водохранилища в первые годы его заполнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: КазГУ, 1971. 20 с.
- Носков А. А. Формирование фитопланктона Бухтарминского водохранилища в первые годы его наполнения // Охрана и рациональное использование живой природы водоемов Казахстана: Материалы конф. Алма-Ата, 1969. С. 101–104.
- Оберемко Ф. А., Подлипский Ю. И. Гидрология, гидрохимия Новосибирского водохранилища и его охрана // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. С. 88–98.
- Огай Р. И., Соколова В. А. Формирование зоопланктона и зообентоса Вилюйского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири: Материалы IV Совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1971. С. 150–151.
- Олифер С. А. К биологии щуки Братского водохранилища // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Новосибирск, 1971. С. 27–29.
- Олифер С. А. Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 65–96.
- Олифер С. А. Ихтиофауна Ангары и ее притоков в зоне Усть-Илимского водохранилища // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1980. С. 197–218.
- Ольшанская О. Л. Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его наполнения // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975б. С. 147–155.
- Ольшанская О. Л. Уровенный режим Красноярского водохранилища и воспроизводство жилых рыб // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975в. С. 98–99.
- Ольшанская О. Л., Романова Н. М. Некоторые элементы гидрологического и гидрохимического режима Красноярского водохранилища в период его наполнения (1967–1970 гг.). Красноярск, 1972. Вып. 9. С. 8–21. (Тр. гос. заповедника «Столбы»).
- Ольшанская О. Л., Вершинин Н. В., Толмачев В. А. и др. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири: Тр. ГОСНИОРХ. Л., 1977. Т. 115. С. 97–138.
- Орлова Г. А., Широков В. М. Гидрологический режим Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 6–15.

- Осинов А. Г., Алексеев С. С., Кириллов А. Ф. Арктический голец Salvelinus alpinus из озера Улахан-Силян-Кюель (бассейн реки Яны): биология, морфология, генетика, филогения // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43, № 1. С. 58–72.
- Ocunoва Н. Н. Зоопланктон горных озер междуречья Чуи и Башкауса // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск, 1981. С. 8–12.
- Островский И. С., Романова Н. С., Курдюмова В. А. Закономерности накопления ртути в рыбах рек Катунского бассейна и Телецкого озера // Ртуть в реках и водоемах. Новосибирск, 1990. С. 38.
- Павлов Д. С., Лупандин А. И., Каукоранта М. Последствия у лососевых рыб после прохождения турбинных трактов ГЭС // Атлантический лосось. Биология, охрана и воспроизводство: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, 2000а. С. 42–43.
- Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Покатная миграция рыб из Усть-Хантайского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 3. С. 359–364.
- Павлов Д. С., Лупандин А. И., Костин В. В. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС. М.: Наука, 2000б. 255 с.
- Павлов С. Д. Симпатрические формы гольцов (род Salvelinus) из озера Аян (Таймырский полуостров) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 4. С. 465–474.
- Папина Т. С., Артемьева С. С., Темерев С. В. Особенности миграции ртути в бассейне Катуни // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 1. С. 60–66.
- *Петкевич А. Н.* Биология и воспроизводство осетра в Средней и Верхней Оби в связи с гидростроительством // Тр. Том. гос. ун-та. 1952. Т. 119. С. 39–64.
- *Петкевич А. Н.* К морфологии сибирского осетра // Тр. Бараб. отд-ния ВНИОРХ. 1953. Т. 6, вып. 2. С. 3–16.
- Петкевич А. Н. Новосибирское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1961a. Т. 50. С. 197–212.
- Петкевич А. Н. Формирование ихтиофауны в Новосибирском водохранилище в первые два года его существования // Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1961б. С. 81–89.
- *Петкевич А. Н., Иоганзен Б. Г.* Перспективы рыбного хозяйства Верхней Оби в связи с гидростроительством // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 5–28.
- Π еткевич А. Н., Никонов Г. И. Налим и его значение в промысле Обь-Иртышского бассейна. Тюмень, 1969. 32 с.
- Петкевич А. Н., Полымский В. Н., Тюльпанов М. А. и др. Состояние запасов и воспроизводство промысловых рыб в водоемах Урала и Сибири // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 9–11.
- Петлина А. П. Биология ерша Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1967. 21 с.
- Петренко М. В. Гидрохимический режим Новосибирского водохранилища в первый год его наполнения // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. № 4. С. 46–48.
- Петрова Н. А. Естественное воспроизводство нельмы в Обь-Иртышском бассейне в условиях гидростроительства // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. Тюмень, 1971. С. 246–253.
- Пильгук В. Я. Сезонные изменения зоопланктона Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1968. С. 116–117.

- Пильгук В. Я. Количественная характеристика зоопланктона Бухтарминского водохранилища // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 34–40.
- Пильгук В. Я. Формирование зоопланктона Бухтарминского водохранилища в период наполнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: КазГУ, 1971. 17 с.
- Пирожников П. Л. Фаунистические комплексы и экологическая классификация рыб низовья реки Λ ены // Биологические основы рыбного хозяйства. Томск, 1959. С. 91–100.
- Пирожников П. Л., Дрягин П. А., Покровский В. В. О таксономическом ранге и филогении сиговых (Coregonidae) // Изв. НИИОРХ. 1975. Т. 104. С. 5–16.
- Π исанко А. Π . О размножении ерша в Западной Сибири // Вопросы экологии. Томск, 1966. С. 125–126.
- Пичугин М. Ю., Савваитова К. А., Максимов С. В., Груздева М. А. К анализу современного фенетического разнообразия сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* из озера Лама (Норило-Пясинские озера Таймыра) // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, вып. 5. С. 572–579.
- Планктон Братского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. 230 с.
- Плиткин Г. А. Водные ресурсы Ангаро-Енисейского бассейна и их возможные изменения // Гидрологические исследования на реках, озерах и водохранилищах Сибири. М., 1978. С. 91–102.
- Поддубный А. Г. О продолжительности периода формирования рыб в волжских водохранилищах // Тр. ИБВВ АН СССР. 1963. Вып. 6. С. 178–183.
- Π оддубный А. Γ . Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Тр. ИБВВ АН СССР. 1966. Вып. 10(13). С. 131–138.
- *Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Λ .: Гидрометеоиздат, 1971. 309 с.
- Поддубный А. Г., Баканов А. И., Сметанин М. М. и др. Опыт экологического районирования Рыбинского водохранилища // Экологическое районирование пресноводных водоемов. Рыбинск, 1990. С. 12–31.
- Поддубный А. Г., Голованов В. К., Лапкин В. В. Сезонная динамика избираемых температур рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978. С. 151–167.
- Поддубный А. Г., Ильина Л. К. Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги // Биологические процессы во внутренних водоемах. М.; Λ ., 1965. С. 19–38.
- Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Наука, 1988. 288 с.
- Поддубный С. А., Малинин Л. К. Влияние циркуляции вод на распределение и перемещение фитопланктона, беспозвоночных и рыб // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб., 1993. С. 27–39.
- Подлесный А. В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Промысловые рыбы Оби и Енисея и их использование (Изв. ВНИОРХ. Т. 44). М., 1958. С. 97–178.
- Подлесный А. В. Братское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 213–224.
- *Подлипский Ю. И.* К характеристике волнового режима Новосибирского водохранилища // Тр. НИИАК. 1968. Вып. 54. С. 16–23.

- Подлипский Ю. И. Стоковое течение в Красноярском водохранилище на разных стадиях его заполнения // Тр. ЗапСибРНИГМИ. 1974. Вып. 13. С. 60–73.
- Подлипский Ю. И. О скоростях течения и времени добегания воды в Новосибирском водохранилище // Тр. ЗапСибРНИГМИ. 1981. Вып. 51. С. 47–57.
- Покатилов Ю. Г. Биогеохимия гидросферы Восточной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 324 с.
- *Поляков А. Д., Бузмаков Г. Т.* Пелядь в озере Большой Берчикуль // Фундам. исслед. 2005. № 2. С. 83–84.
- Поляков О. А., Соколов А. В. Результаты и перспективы рыбоводно-акклиматизационных работ на Ангарских водохранилищах // Инновации в науке и образовании-2005: Тр. науч. конф. Калининград, 2005. Ч. 1. С. 10–11.
- Померанцева Д. П. Зоопланктон мелководий Новосибирского водохранилища и их рациональное использование // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. IV Всесоюз. лимнол. совещ. АН СССР. Лиственничное на Байкале, 1977. С. 63–66.
- Померанцева Д. П. Продуктивность зоопланктона Новосибирского водохранилища // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири. Томск, 2007. С. 198–201.
- Померанцева Д. П., Селезнева М. В. Современное состояние кормовой базы Новосибирского водохранилища // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень, 1996. С. 116–118.
- Померанцева Д. П., Селезнева М. В. Экологическая ситуация и кормовая база озера Убинского в современный период // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 132–137.
- Понкратов С. Ф. К биологии хариуса и мерах по сохранению его запасов в Усть-Илимском водохранилище // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1980а. С. 44–57.
- Понкратов С. Ф. Рост и питание щуки в Усть-Илимском водохранилище // Рыбное хозяйство водохранилищ различных климатических зон (Тр. ГосНИОРХ. Т. 152). Λ ., 1980б. С. 40–45.
- Понкратов С. Ф. Подготовка ложа и интенсивность рыболовства на Усть-Илимском водохранилище // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Якутск, 1986. Вып. 4. С. 51.
- Понкратов С. Ф. Акклиматизация омуля в Усть-Илимском водохранилище // Сиб. вест. с.-х. науки. 1990. № 4. С. 222–224.
- Попков В. К. Динамика запасов основных промысловых рыб в пойменно-речной системе Средней Оби и определяющие ее факторы // Природокомплекс Томской области. Томск, 1995. Т. 2. С. 169–171.
- Попков В. К., Рузанова А. И. Конкурентные взаимоотношения акклиматизированного леща с местными рыбами-бентофагами в бассейне Средней Оби // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 244–249.
- Попов В. А. Состав ихтиофауны реки Ниж. Тунгуска на участке будущего водохранилища // Материалы регион. науч.-практ. конф. «Молодые ученые и специалисты в развитии производительных сил Томской области». Томск, 1980а. С. 44–45.
- Попов В. А. Биологический режим реки Курейка до зарегулирования ее стока // Новые данные о природе Сибири. Томск, 1980б. С. 25–27.

- Попов В. А. Прогноз формирования биологического режима Курейского водохранилища по аналогии с Хантайским водохранилищем // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980в. С. 112–119.
- Попов В. А. Значение Нижней Тунгуски в функционировании экосистемы Енисея // Экологические исследования водоемов Красноярского края. Красноярск, 1983а. С. 142–148.
- *Попов В. А.* К изучению биологии рыб реки Нижней Тунгуски // Вопросы географии Сибири. Томск, 1983б. Вып. 14. С. 89–97.
- Попов В. А. Биология сига-валька в бассейне Енисея // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1990. № 4. С. 127–128.
- Попов П. А. Рыбы и рыбные ресурсы правобережных притоков Нижнего Енисея // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск, 1990. С. 66–69.
- Попов П. А. О содержании тяжелых металлов в мышечной ткани промысловых видов рыб Новосибирского водохранилища и р. Оби на приплотинном участке // Сиб. экол. журн. 1995. № 6. С. 522–525.
- Попов П. А. О содержании тяжелых металлов в рыбах верхней Оби // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 36–37.
- Попов П. А. Гидробиоценозы Горного Алтая // Горы и человек: антропогенная трансформация горных экосистем. Барнаул, 2000. С. 91–93.
- Попов П. А. Содержание и накопление тяжелых металлов в рыбах Сибири. Обзор // Сиб. экол. журн. 2001. № 2. С. 237–247.
- Попов П. А. Рыбы Горного Алтая состояние численности, стратегия охраны // Изучение и охрана природы Алтае-Саянской горной страны. Горно-Алтайск, 2002a. С. 115–116.
- Попов П. А. Оценка экологического состояния водоемов методами ихтиоиндикации. Новосибирск: НГУ, 2002б. 270 с.
- Попов П. А. К прогнозной оценке влияния Алтайской ГЭС на рыб реки Катунь // Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Научные основы экологического мониторинга водохранилищ». Хабаровск, 2005. Вып. 2. С. 150–153.
- Попов П. А. Рыбы Сибири. Новосибирск: НГУ, 2007а. 526 с.
- Попов П. А. Классификация рыб Сибири по некоторым параметрам их экологии // Электронный журн. «Исследовано в России». 2007б. № 108. С. 1131–1161.
- Попов П. А. Рыбы водохранилищ Сибири: Учеб. пособие. Новосибирск: НГУ, $2008.142\,\mathrm{c}.$
- Попов П. А. К прогнозной оценке формирования ихтиоценоза Эвенкийского водохранилища // Мир науки, культуры, образования (Барнаул). 2009а. № 3. С. 18–25.
- Попов П. А. Видовой состав и характер распространения рыб на территории Сибири // Вопр. ихтиологии. 2009б. Т. 49, № 4. С. 451–463.
- Попов П. А., Андросова Н. В. Индикация экологического состояния водных объектов Сибири по содержанию тяжелых металлов в рыбах // География и природ. ресурсы. 2008. № 3. С. 36–41.
- Попов П. А., Андросова Н. В., Аношин Г. Н. Накопление и распределение тяжелых и переходных металлов в рыбах Новосибирского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 2. С. 264–270.
- Попов П. А., Визер А. М., Упадышев Е. Э. Рыбы Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 177–186.

- Попов П. А., Визер А. М., Упадышев Е. Э. и др. О содержании тяжелых металлов в мышечной ткани промысловых видов рыб Новосибирского водохранилища и реки Обь на приплотинном участке Новосибирской ГЭС // Сиб. экол. журн. 1995. № 6. С. 522–525.
- Попов П. А., Воскобойников В. А., Щенев В. А. Рыбы озера Чаны // Сиб. экол. журн. 2005. № 2. С. 279–293.
- Попов П. А., Ермолаева Н. И., Киприянова Л. М., Митрофанова Е. Ю. Состояние гидробиоценозов высокогорий Алтая // Сиб. экол. журн. 2003. № 2. С. 181–192.
- *Попова Н. А., Попов П. А.* К характеристике иммунного статуса рыб Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. 2000. № 2. С. 187–194.
- Попова О. А. Биологические показатели щуки и окуня в водоемах с различным гидрологическим режимом и кормностью // Закономерности роста и созревания рыб. М., 1971. С. 102–152.
- Попова О. А., Андреев В. Л., Макарова Н. П., Решетников Ю. С. Изменчивость морфологических показателей речного окуня в пределах ареала // Биология речного окуня. М., 1993. С. 4–55.
- Попова О. А., Решетников Ю. С., Терещенко В. Г. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 269–277.
- Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 367 с.
- Природа Хантайской гидросистемы / Под ред. Б. Г. Иоганзена, А. М. Малолетко. Томск: Изд-во ТГУ, 1988. 336 с.
- *Прогнозирование* экологических процессов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 216 с.
- Пронин Н. М., Болонев Е. М., Дугаров Ж. Н. Распространение амурского вселенца ротана-головешки в водоемах северной Евразии и ситуация с экспансией его в экосистему озера Байкал // Использование и охрана природ. ресурсов в России. 2005. № 2. С. 80–84.
- Прусевич Л. С. Питание плотвы Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 376–378.
- Пушкина Р. Г. Основные направления повышения рыбопродуктивности Братского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири (Тр. ГосНИОРХ. Т. 115). Л., 1977. С. 55–64.
- Пушкина Р. Г. О преобразовании ихтиофауны Братского водохранилища // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1980. С. 166–175.
- Пушкина Р. Г., Олифер С. А. Рыбный промысел на Братском водохранилище и перспективы его развития // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1980a. С. 176–181.
- Пушкина Р. Г., Олифер С. А. Формирование ихтиофауны в Братском водохранилище // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1980б. С. 158–165.
- Разнообразие рыб Таймыра / Под ред. Д. С. Павлова, К. С. Савваитовой. М.: Наука, 1999. 207 с.
- Pесурсы поверхностных вод СССР. Алтай и Западная Сибирь. Л., 1969. Т. 15, вып. 1. 316 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Ангаро-Енисейский район. Енисей. Л., 1973. Т. 17. 722 с.

- Ретеюм А. Ю. Режим биогеоценозов в зоне гидрологического влияния Новосибирского водохранилища // Материалы совещания по изучению берегов водохранилищ и вопросам дренажа в условиях Сибири. Новосибирск, 1968. С. 54–58.
- Решетников Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979а. С. 76–78.
- Решетников Ю. С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979б. С. 48–73.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю. С. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 2. С. 156–174.
- Решетников Ю. С. Состояние биоразнообразия и функционирование водных экосистем // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М., 2000. С. 264–270.
- *Ривьер И. К.* Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука. Λ енингр. отд-ние, 1986. 168 с.
- Романенко В. И. Биопродукционные возможности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 41.
- Романов В. И. Ихтиофауна Хантайской гидросистемы и условия ее формирования // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. С. 76–97.
- Романов В. И. Некоторые особенности процесса формирования и развития ихтиофауны северных водохранилищ Сибири // Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рац. использования стад промысловых рыб. М., 1982. С. 264–265.
- Романов В. И. Морфо-экологические особенности сиговых рыб Хантайских озер и Хантайского водохранилища в процессе его формирования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск: ИрГУ, 1985. 18 с.
- Романов В. И. Экология сига-пыжьяна в водохранилищах Сибири в процессах их формирования // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск, 1986. С. 48–54.
- *Романов В. И.* Ихтиофауна Хантайской гидросистемы // Природа Хантайской гидросистемы. Томск, 1988. С. 199–236.
- Романов В. И. Морфо-экологическая характеристика ряпушки из озера Томмот (бас. р. Хатанга) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сиб. экол. журн. 2000. № 3. С. 293–303.
- *Романов В. И.* Ихтиофауна плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М., 2004. С. 29–89.
- Романов В. И. Фауна, систематика и биология рыб в условиях озерно-речных гидросистем Южного Таймыра: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск: ТГУ, 2005. 42 с.
- Романов В. И., Карманова О. Г. Изменение основных биологических показателей рыб Хантайского водохранилища в процессе его формирования // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Калининград, 2001. С. 73–74.
- Романов В. И., Карманова О. Г. Особенности формирования ихтиофауны заполярного Хантайского водохранилища (Таймырский автономный округ) // Сиб. экол. журн. 2004. № 4. С. 513–520.

- Романов В. И., Карманова О. Г. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации его уровенного режима // Проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2005. С. 212–222.
- Романов В. И., Шаманцев С. В. Изменения основных биологических показателей ледовитоморского сига в процессе формирования // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень, 1996. С. 130–132.
- Романов В. И., Карманова О. Г., Вежнин Д. В. и др. Динамика численности и изменение некоторых биологических показателей основных промысловых рыб Хантайского водохранилища (1977—1999) // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: Материалы междунар. конф. Томск, 2000. Т. 1. С. 169–171.
- Романов В. И., Карманова О. Г., Михайлов Д. Б. Экология окуня Хантайского водохранилища в процессе стабилизации его режима // Environment of Siberia, the Far East, and the Arctic: Sel. pap. presented at Intern. conf. ESFEA-2001 (Tomsk, Sept. 5–8, 2001). Tomsk, 2001. P. 299–304.
- Романов Н. С., Тюльпанов М. А. Ихтиофауна озер полуострова Таймыр // География озер Таймыра. Л., 1985. С. 139–181.
- Росляков Н. П., Ковалев В. П., Сухоруков Ф. В., Аношин Г. Н., Шварцев С. Л. и др. Экогеохимия Западной Сибири: тяжелые металлы и радионуклиды. Новосибирск: Наука, 1996. 248 с.
- Россинский К. И. Термический режим водохранилищ. М.: Наука, 1975. 165 с.
- Ростовцев А. А., Мазченко Э. Ю., Трифонова О. В. Определение общих допустимых уловов леща и судака Новосибирского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль, 2002. С. 257–258.
- Ростовцев А. А., Трифонова О. В., Воскобойников В. А. Современное состояние рыбных ресурсов Новосибирской области // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. Красноярск, 1999. С. 80–107.
- Рубан Г. И. Сибирский осетр. Структура вида и экология. М.: Наука, 1999. 235 с. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972, 360 с.
- *Рыбы* Казахстана. Миноговые, осетровые, сельдевые, лососевые, щуковые. Алма-Ата: Наука КазСССР, 1986. Т. 1. 273 с.
- Рыбы Казахстана. Карповые. Алма-Ата: Наука КазСССР, 1987. Т. 2. 200 с.
- Рыбы Казахстана. Вьюновые, сомовые, атериновые, тресковые, колюшковые, игловые, окуневые, бычковые, керчаковые. Алма-Ата: Наука КазСССР, 1989. Т. 4. 212 с.
- Савваитова К. А. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.
- Савваитова К. А. К проблеме симпатрических форм у гольцов рода Salvelinus (сем. Salmonidae) из водоемов Восточной Сибири // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 5–20.
- Савваитова К. А., Максимов В. А., Нестеров В. Д. К систематике и экологии гольцов рода Salvelinus (сем. Salmonidae) водоемов полуострова Таймыр // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 2. С. 195–210.
- Савкин В. М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сиб. экол. журн. 2000a. № 2. С. 109–121.
- Савкин В. М. Эколого-географические изменения в бассейнах рек Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2000б. 152 с.
- Савкин В. М. Современный гидрологический режим Новосибирского водохранилища в сравнении с многолетним // Гидрология и гидроэкология Западного Урала: Сб. науч. тр. Перм. гос. ун-та. Пермь, 2006. С. 3–11.

- Савкин В. М., Двуреченская С. Я., Тризно А. К. Новосибирское водохранилище: эколого-географические аспекты его эксплуатации // Вод. хоз-во России. 2000. Т. 2, № 4. С. 307–319.
- Сальников Н. Е., Мицнер А. О. О влиянии зарегулирования стока рек на образование экологических популяций рыб // Тр. ВНИРО. 1975. Т. 152. С. 134–141.
- Самусенок В. П., Алексеев С. С., Матвеев А. Н. и др. Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца Salvelinus alpinus complex (Salmoniformes, Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 5. С. 616–629.
- Сафонова Т. А. Состав и структура фитобентоса реки Катунь (Горный Алтай) // Состояние водных экосистем Сибири. Томск, 1998. С. 354–356.
- Сафонова Т. А. Разнообразие альгофлоры водоемов Алтайской горной страны // Современные проблемы гидробиологии Сибири. Томск, 2001. С. 68–69.
- Сафронов Г. П., Ербаева Э. А., Кицук Т. И., Фомин И. Л. Оценка состояния зообентоса приплотинного района Братского водохранилища в 2004 г. // Фундаментальные проблемы изучения и использования водных ресурсов: Материалы науч. конф. Иркутск, 2005. С. 316–318.
- Селезнева М. В. Многолетняя динамика сообщества макрозообентоса Новосибирского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 272–273.
- Селезнева М. В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообществ макрозообентоса: Автореф дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: НФ Сиб-РыбНИИпроект, 2005. 21 с.
- Селезнева М. В., Трифонова О. В. Влияние кормовой базы и численности леща Новосибирского водохранилища на темп его роста // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль, 2002. С. 273–274.
- Селезнева М. В., Трифонова О. В. Влияние режима эксплуатации Новосибирского водохранилища на состояние рыбных запасов // Дружининские чтения. Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 147–153.
- Селезнева М. В., Трифонова О. В. Динамика пополнения промыслового стада судака Новосибирского водохранилища // Биологические аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири. Томск, 2007. С. 198–201.
- Селезнева М. В., Визер А. М., Мазченко Э. Ю., Трифонова О. В. Уровенный режим как экологическое ограничение рыбопродукционного процесса в Новосибирском водохранилище // Сибирская зоологическая конференция: Тез. докл. Новосибирск, 2004. С. 186.
- Селезнева М. В., Визер А. М., Горцева Д. В. и др. Покатная миграция рыб через плотину Новосибирской ГЭС // Вестн. Курган. ун-та. Сер. естеств. науки. 2006. № 4, вып. 1. С. 57–60.
- Сецко Р. И. Особенности формирования ихтиофауны Новосибирского водохранилища и возможности его рыбохозяйственного использования // Материалы XII Пленума Зап.-Сиб. отд. Ихтиол. комиссии. Тюмень, 1972. С. 88–98.
- Сецко Р. И. Осетровые рыбы и нельма Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976a. С. 126–133.
- Сецко Р. И. Рыбное хозяйство Новосибирского водохранилища и перспективы его развития // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976б. С. 153–165.

- Сецко Р. И. Характеристика скоплений рыб на приплотинном участке нижнего бьефа плотины Новосибирской ГЭС // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976в, С. 134–140.
- Сецко Р. И. Особенности динамики численности рыб Новосибирского водохранилища // Тез. докл. V съезда ВГБО. Тольятти, 1986. С. 147–148.
- Сецко Р. И. Изменение численности рыб Новосибирского водохранилища за 36 лет его существования // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 100–103.
- Сецко Р. И., Феоктистов М. И. Влияние некоторых факторов среды на размножение основных промысловых рыб // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 106–112.
- Сецко Р. И., Долженко М. П., Коровин В. А., Феоктистов М. И. Биология и промысел леща в Новосибирском водохранилище // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969. С. 4–10.
- Сиделев Г. Н. Ихтиофауна крупных озер // Озера Северо-Запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 151–171.
- Сиделева В. Г. Рыбы // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2004. С. 1023–1050.
- Сипко Л. Л. Бентос и придонный планктон Новосибирского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 186–187.
- Сипко Л. Л. Особенности экологии бентических и придонных сообществ Новосибирского водохранилища // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998. С. 306–308.
- Скопец М. Б. О биологии бассейна Верхней Колымы // Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток, 1985. С. 129–138.
- Скопцова Г. Н. Структурно-функциональная характеристика донных сообществ Красноярского водохранилища // Экологические исследования водоемов Красноярского края. Красноярск, 1984. С. 117–122.
- Скрипченко Э. Г. Динамика зараженности рыб личинками в Новосибирском водохранилище // Материалы науч. конф. по медицинской паразитологии. Тюмень, 1964. С. 109–111.
- Скрипченко Э. Г. О паразитофауне рыб Новосибирского водохранилища // Развитие озерного рыбного хозяйства Сибири. Новосибирск, 1963. С. 141–150.
- Скрипченко Э. Г. Формирование паразитофауны Новосибирского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск; ТГУ, 1965. 18 с.
- Скрябин А. Г., Воробьева С. С., Земская Т. И., Спиглазова Г. Н. Особенности формирования планктона Братского водохранилища // Планктон Братского водохранилища. Новосибирск, 1981. С. 114–120.
- Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отдние, 1977. 231 с.
- Слынько Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю. Рыбное население волжских водохранилищ в связи с инвазиями чужеродных видов // Актуальные проблемы водохранилищ. Ярославль, 2002. С. 282–284.
- Смирнова К. В. Нельма озера Зайсан // Изв. АН КазССР. Сер. зоол. 1945. № 5. С. 79–93.

- Собанский Г. Г. Первые итоги выпуска форели в озере Ежелюколь на Алтае // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования. Барнаул, 1979. С. 179–180.
- Соколова В. А. Зоопланктон // Биология Вилюйского водохранилища. Новосибирск, 1979. С. 90–132.
- Соколова В. А. Зоопланктон Кусагано-Беляхского разлива Вилюйского водохранилища // Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. Якутск, 1981. С. 23–30.
- Соколова В. А. Изменения в структуре зоопланктона Вилюйского водохранилища // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С. 30.
- Соколова В. А. Многолетние изменения зоопланктона в Вилюйском водохранилище // Исследование биологических ресурсов в Якутии. Якутск, 1978. С. 79–81.
- Соловов В. П. О судаке верховьев Оби // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 2, вып. 1. С. 145–147.
- Соловов В. П. Рыбохозяйственное значение и пути увеличения уловов рыбы в верховьях Оби // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 243. С. 45–52.
- Соловов В. П. Современное состояние популяции сибирского осетра верхнего течения Оби // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, вып. 1. С. 47–53.
- Солоневская А. В. Зоопланктон р. Оби и водохранилища Новосибирской ГЭС в первый год его наполнения. // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1961. Вып. 7. С. 109–117.
- Солонинова Л. Н. К вопросу о размножении весенненерестующих рыб в Бухтарминском водохранилище // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 154–177.
- Солонинова Л. Н. Состояние сырьевых запасов щуки в Бухтарминском водохранилище // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973. С. 112–114.
- Солонинова Л. Н. Биология и хозяйственное значение щуки в Бухтарминском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: КазГУ, 1974. 23 с.
- Солонинова Л. Н. О причинах сокращения запасов некоторых промысловых видов рыб в открытой части Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976а. С. 357–359.
- *Солонинова Л. Н.* О росте щуки в Бухтарминском водохранилище // Гидробиол. журн. 1976б. Т. XII, № 6. С. 58–66.
- Солонинова Л. Н. Уровенный режим и динамика урожайности молоди рыб в Бухтарминском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 407–408.
- Солонинова Л. Н. Состояние запасов рыб в Бухтарминском водохранилище // Рыб. хоз-во. 1979. № 2. С. 14–16.
- Сорокин В. Н. Биология молоди налима Lota lota (L.) // Вопр. ихтиологии. 1966. Т. 6, вып. 3. С. 586–591.
- Сорокин В. Н. О размножении налима в системе озера Байкал // Тр. Краснояр. отд. СибНИИРХ. 1967. Т. 9. С. 325–342.
- Сорокин В. Н. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 144 с.
- Сорокин В. Н., Сорокина А. А. Экология воспроизводства рыб Байкала. Иркутск, 1991. 172 с.
- Сороковикова Л. М. Формирование гидрохимического режима Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы наполнения (1980–1982 гг.) // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. Красноярск, 1985. С. 70–75.

- Сороковикова Л. М. Формирование гидрохимического режима Курейского водохранилища в первые годы наполнения // Вод. ресурсы. 1994. Т. 21, № 6. С. 662–666.
- Сороковикова Л. М. Экологические последствия зарегулирования р. Курейки // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь, 2007. С. 81–84.
- Сороковикова Л. М., Андрулайтис Л. Д., Домышева В. М. Изменение концентрации ртути в природных объектах экосистемы Курейского водохранилища (плато Путорана) // География и природ. ресурсы. 1997. № 1. С. 55–60.
- Сороковикова Л. М., Домышева В. М. Изменение химического состава воды в гидросистеме оз. Дюпкун Курейское водохранилище (плато Путорана) // География и природ. ресурсы. 1994. № 3. С. 101–107.
- Соусь С. М. Эпидемиологическое состояние рыбохозяйственных водоемов Новосибирской области и рекомендации по мерам профилактики описторхоза и дифиллоботриоза. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1988. 63 с. (Препр).
- Соусь С. М., Литвина Л. А. Зараженность рыб лигулидами в системе р. Оби в черте г. Новосибирска // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 396–399.
- Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 1–3.
- Стариков Г. В., Замятин В. А. О возможном влиянии акклиматизации судака на ихтиофауну Ниж. Оби // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. Вып. 3: Рыбы и нерпа. С. 143–145.
- Стрельников А. С., Володин В. М., Сметанин М. М. Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984. С. 161–204.
- Стрижова Т. А. Основные результаты гидрохимических исследований на Усть-Илимском водохранилище // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. Вып. 5. С. 141–142.
- Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во МГУ, 1962. 444 с.
- Судаков В. М. Рыбы озер Ханты-Мансийского округа и их биология // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Свердловск, 1977. С. 43–68.
- Сулимов А. С., Шимановская Л. Н. Рыбное хозяйство в озерах, реках и водохранилищах СССР в 11-й пятилетке // Рыбное хозяйство внутренних водоемов и рациональное использование запасов рыб. Л., 1989. С. 3–24.
- Сусекова Н. Г., Оганесян А. Ш. Гидрохимический режим Колымского водохранилища на различных этапах заполнения // Вод. ресурсы. 1996. Т. 23, № 3. С. 351–360.
- Суханова Г. И. Взаимодействие щуки с некоторыми элементами экосистемы водоемов бассейна реки Лена // Проблемы экологии. Томск, 1983. Т. 5. С. 160–164.
- Суханова Л. В. Молекулярно-филогенетическое исследование байкальского омуля: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2004. 17 с.
- Сухенко С. А. О возможности метилирования и биоаккумуляции ртути в водохранилище проектируемой Катунской ГЭС // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22, № 1. С. 78–84.
- Сухенко С. А. Ртутная проблема в водохранилищах // Поведение ртути и других тяжелых металлов в экосистемах. Новосибирск, 1989. С. 128–137.
- Сухенко С. А., Васильев О. Ф. Ртуть в бассейне реки Катунь: пример проявления природного источника загрязнения // Химия в интересах устойчивого развития. 1995. Т. 3, № 1–2. С. 127–141.

- Сухойван П. Г. Условия размножения рыб в Каховском водохранилище // Тр. зонального совещания по типологии, биологии и обоснованию рыбохозяйственного использования пресноводных внутренних водоемов южной зоны СССР. Кишинев. 1962. С. 4–32.
- Танасийчук В. С. Биологическая характеристика судака Кременчугского водохранилища и его промысловое значение // Рыбное хозяйство. Киев, 1973. № 16. С. 31–40.
- Танасийчук В. С. Об адаптивных возможностях судака Lucioperca lucioperca (L.) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, № 5. С. 806–812.
- Терентьева Н. Н., Мухачев И. С. Эколого-рыбохозяйственное значение новых видов бассейна Оби // Тез. докл. IX съезда Гидробиол. о-ва РАН. Тольятти, 2006. Т. 2. С. 188.
- *Терещенко В. Г., Надиров С. Н.* Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 2. С. 169–178.
- *Терещенко В. Г., Терещенко Л. И.* Влияние изменения уровня воды крупного мелководного озера Убинское на структуру его рыбного населения // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 80–87.
- Терещенко В. Г., Трифонова О. В., Терещенко Л. И. Анализ динамики структуры рыбного населения Новосибирского водохранилища с начала его формирования // Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование. Новосибирск, 1997. С. 104–105.
- *Терещенко В. Г., Трифонова О. В., Терещенко Л. И.* Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 619–631.
- Титова С. Д. Паразитофауна рыб Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1965.
- *Толмачев В. А.* Состояние и перспективы акклиматизационных работ на Красноярском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 296. С. 142–147.
- Толмачев В. А., Ольшанская О. Л. Результаты вселения байкальского омуля и пеляди в Красноярское водохранилище // Современное состояние и перспективы использования новых видов рыб в рыбоводстве. Л., 1979. С. 44–45.
- *Трифонова О. В.* Изменение условий воспроизводства весенненерестующих рыб Средней Оби в результате зарегулирования стока реки // Экология. 1982. № 4. С. 68–73.
- Трифонова О. В. Влияние водности Средней Оби на воспроизводительную способность некоторых рыб // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л., 1986. С. 34–44.
- Трифонова О. В. Динамика численности и состояние запасов осетровых рыб Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск, 1998. С. 246–247.
- Трифонова О. В. Лещ в бассейне Средней Оби // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 254–256.
- Трифонова О. В., Новоселов В. А. Основные результаты ихтиологических исследований на реках и водохранилищах юга Западной Сибири // Биологические ресурсы и проблемы развития аквакультуры на водоемах Урала и Западной Сибири. Тюмень, 1996. С. 149–155.
- Трифонова О. В., Новоселов В. А. Экология и запасы стерляди Новосибирского водохранилища и Верхней Оби // Первый конгресс ихтиологов России: Тез. докл. М., 1997. С. 135.

- Тугарина П. Я. Пищевые взаимоотношения промысловых рыб водоемов Байкало-Ангарского бассейна // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969a. C. 57–63.
- Тугарина П. Я. Пищевые взаимоотношения хищных рыб ангарских водохранилищ // Охрана и рациональное использование живой природы водоемов Казахстана. Алма-Ата, 1969б. С. 72–74.
- *Тугарина П. Я.* Иркутское водохранилище и продуктивность его ихтиоценозов // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 44–52.
- Тугарина П. Я. Хариусовые рыбы (Thymallidae) крупнейших озер Центральной Азии // Тр. каф. зоол. позвоноч. Иркут. гос. ун-та. 2001. Т. 1. С. 114–127.
- Тугарина П. Я., Гоменюк Е. С. К эколого-биологической характеристике рыб Иркутского водохранилища // Изв. биол.-геогр. НИИ при Иркут. гос. ун-те. 1967. Т. 20. С. 201–251.
- Тугарина П. Я., Купчинская Е. С. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 103 с.
- Тугарина П. Я., Лукьянчиков Ф. В., Вещева Л. Е. Сиг-пыжьян в условиях Ангарских водохранилищ // Биологические исследования водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1977. С. 143–146.
- Тугарина П. Я., Храмцова В. С. Рыбохозяйственная перспектива использования омуля в Братском водохранилище // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск, 1996. С. 29–33.
- *Тюльпанов М. А.* К истории проникновения налима в пресные воды // Проблемы экологии. Томск, 1967а. Т. 1. С. 185–196.
- *Тюльпанов М. А.* Биология налима бассейна реки Обь // Уч. зап. Том. ун-та. Томск, 1967б. Вып. 53. С. 133–152.
- *Тюльпанов М. А.* К вопросу рыбохозяйственного освоения Хантайского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 139–141.
- *Тюльпанов М. А.* Налим Обь-Иртышского бассейна: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1966. 21 с.
- *Тюльпанов М. А.* Формирование гидробиологического режима Хантайского водохранилища в период его наполнения // География и хозяйство Красноярского края. Красноярск, 1975. С. 114–117.
- *Тюрин П. В.* Влияние уровенного режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 395–410.
- *Тюрин П. В.* Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М.: Пищепромиздат, 1963. 120 с.
- *Тюрин П. В.* Влияние климатических условий на периодические колебания запасов промысловых рыб в озерах Ладожском, Ильмень, Псковско-Чудском и Белом // Тр. ВНИРО. 1967. Т. 62. С. 268–312.
- *Тютеньков С. К., Козляткин А. Л.* Акклиматизация кормовых беспозвоночных в Бухтарминском водохранилище // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1974. С. 17–25.
- *Тяптиргянов М. М., Кириллов А. Ф.* Биология карповых Вилюйского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 92–94.
- Убаськин А. В. Питание щуки в бассейне Нижней Оби // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. Красноярск, 1978. Ч. 2. С. 325–327.

- Усатиок А. П. Динамика численности и биомассы летнего зоопланктона Бухтарминского водохранилища // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 159–161.
- Φ едотова Л. А. Плодовитость сазана в Бухтарминском водохранилище // Сб. работ Казахстанского фил. ВГБО. Алма-Ата, 1970. С. 119–125.
- Федотова Л. А. Биологическая характеристика сазана и пути рационального использования его запасов в Бухтарминском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: КазГУ, 1973. 26 с.
- Федотова Л. А., Чернышев А. П. Динамика стада сазана в Бухтарминском водохранилище и пути его воспроизводства // Гидробиология и ихтиология. Душанбе, 1969. С. 147–156.
- Феоктистов М. И. К экологии судака Новосибирского водохранилища // Вопросы экологии. Томск, 1966. С. 132–133.
- Феоктистов М. И. Акклиматизация судака в Новосибирском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1970. 24 с.
- Феоктистов М. И. Плотва Новосибирского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972. С. 291–292.
- Феоктистов М. И. Промысловое использование рыб Новосибирского водохранилища в связи с их распределением // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск, 1973а. С. 321–322.
- Феоктистов М. П. Биология судака Новосибирского водохранилища // Проблемы экологии. Томск, 1973б. Т. 3. С. 201–203.
- Феоктистов М. И. Распределение и численность основных промысловых рыб // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976а. С. 113–120.
- Феоктистов М. И. Размерно-возрастная изменчивость судака Новосибирского водохранилища // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976б. С. 121–125.
- Феоктистов М. И., Трифонова О. В., Селезнева М. В. Экология воспроизводства леща и судака Новосибирского водохранилища // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 41–42.
- Формирование берегов ангаро-енисейских водохранилищ / Отв. ред. Г. С. Золотарев, В. С. Кусковский. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 189 с.
- Формирование береговой зоны Новосибирского водохранилища / Отв. ред. В. М. Широков. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. 193 с.
- Фортунатова К. Р., Попова О. А. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М., 1973. 298 с.
- Чабан А. П. К биологии некоторых видов сорных и малоценных рыб Усть-Каменогорского водохранилища // Сб. работ по ихтиологии и гидробиологии. Алма-Ата, 1959. Вып. 2. С. 245–255.
- Чабан А. П. Рыбы Усть-Каменогорского водохранилища и биологические основы его рыбохозяйственного освоения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1965а. 19 с.
- Чабан А. П. Биолого-рыбохозяйственный очерк Усть-Каменогорского водохранилища // Уч. зап. Том. гос. ун-та. 1965б. Вып. 51. С. 141–153.
- *Чабан А. П.* Рыбохозяйственное использование Усть-Каменогорского водохранилища // Сб. работ КазНИИРХ. Алма-Ата, 1966. Вып. 5. С. 294–302.
- Чайкина М. В. Гидрохимический режим Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 130 с.

- Чайковская Т. С. Фитопланктон Новосибирского водохранилища // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока, 1(3). Новосибирск, 1970. С. 30–40.
- Чайковская Т. С. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 43–91.
- Чеботарев А. И. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеоиздат, 1970. 306 с.
- *Чен Юфен, Чен Ию, Хе Декю.* Биоразнообразие рыбного населения реки Янцзы // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 2. С. 161–171.
- *Червинская Т. В.* Зоопланктон Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1975. С. 132–137.
- Черняев Ж. А. Воспроизводство байкальского омуля. М.: Наука, 1982. 127 с.
- Черняев Ж. А. Проблемы и перспективы по акклиматизации сиговых рыб в горных озерах // Результаты работ по акклиматизации водных организмов. СПб., 1995. С. 107–112.
- Черняев Ж. А., Донцов А. Е., Островский М. А. Степень меланиновой пигментации эмбрионов севанского сига в зависимости от уровня освещенности в процессе развития // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Вологда, 1990. С. 208–209.
- Чикова В. М. Состояние нерестовых стад и размножение рыб в Черемшанском и Сусканском заливах Куйбышевского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутренних вод (ИНБЮМ) АН СССР. 1966. Вып. 10. С. 73–85.
- Чупров С. М. Эколого-физиологическая характеристика некоторых видов рыб Красноярского и Саяно-Шушенского водохранилищ // Тез. докл. V съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Ч. 2. Куйбышев, 1986. С. 165–166.
- Чупров С. М., Вышегородцев А. А., Герман Ю. К. и др. Ихтиофауна Красноярского водохранилища и ее формирование (1980–2000 гг.) // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 1. С. 149–150.
- Шапошникова Г. Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 78–86.
- Шаронов И. В. Динамика возрастного стада и роста судака в Куйбышевском водохранилище // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963а. С. 201–216.
- Шаронов И. В. Влияние уровенного режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище // Материалы Первого науч.-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963б. Вып. 3. С. 126–132.
- *Шаронов И. В.* Формирование ихтиофауны водохранилищ // Экология водных организмов. М., 1966. С. 103–110.
- *Шатуновский В. А., Ермолин В. П.* Состав ихтиофауны Волгоградского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45, № 3. С. 324–330.
- Шевелева Н. Г. Зоопланктон Хантайской гидросистемы // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. Томск, 1980. С. 59–71.
- *Шевелева Н. Г.* Зоопланктон // Природа Хантайской гидросистемы. Томск, 1988. С. 183–191.
- *Шевелева Н. Г.* Зоопланктон // Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. Новосибирск, 1993. С. 84–95.
- Шевелева Н. Г. Современное состояние зоопланктона Хантайского водохранилища // Дружининские чтения. Научные основы экологического мониторинга водохранилищ. Хабаровск, 2005. С. 124–126.

- Шевелева Н. Г., Башарова Н. И. К прогнозу гидробиологического режима Богучанского водохранилища (зоопланктон) // Ихтиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология: Тез. докл XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 4. С. 102–103.
- Шевелева Н. Г., Башарова Н. И. Видовой и доминантный состав зоопланктона водохранилищ Ангаро-Енисейского бассейна // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1988. С. 32–42.
- Шевелева Н. Г., Башарова Н. И. Многолетние исследования зоопланктона Иркутского водохранилища // Проблемы экологии. Материалы V междунар. конф. «Чтения памяти проф. М. М. Кожова». Новосибирск, 1995. Т. 2. С. 217–220.
- *Шевелева Н. Г., Шишкин Б. А.* Прогноз изменения зоопланктона реки Ниж. Тунгуска при создании водохранилища // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск, 1984. С. 143–149.
- Шимановская Л. Н. Рыбохозяйственный фонд водохранилищ Сибири и его использование // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 115. С. 17–23.
- Шипунова Т. Я. Гидробиологическая характеристика озер альпийского пояса Северо-Западного Алтая и перспектива их рыбохозяйственного использования // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск, 1991. С. 35–40.
- *Широков В. М.* Формирование берегов и ложа крупных водохранилищ Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974а. 171 с.
- Широков В. М. Морфология и морфометрия водохранилища // Формирование берегов Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1974б. С. 26–33.
- Широков В. М., Кусковский В. С., Крицкий В. А., Космаков И. В. и др. Пути становления грунтовых комплексов при создании крупных водохранилищ // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С. 220–227.
- Шишканова Э. Ф. Ледовые условия Братского водохранилища // Тр. ЗСРНИГМИ (Гидрология рек и водохранилищ Сибири). М., 1977. Вып. 35. С. 110–118.
- Штейнберг Е. А. Питание молоди сибирской плотвы и леща в Красноярском водохранилище // Биологические основы рыбного хозяйства Западной Сибири. Новосибирск, 1983. С. 112–114.
- Штейнберг Е. А. Особенности питания молоди сибирской плотвы в верхнеенисейских водохранилищах / Деп. ВИНИТИ, № 6976—В88. Красноярск, 1987. $14\,\mathrm{c}$.
- Штейнберг Е. А., Соловьева Г. А. К вопросу о питании молоди окуня в верхней части Красноярского водохранилища // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 78–79.
- Шулепина С. П. Оценка качества воды глубоководного Красноярского водохранилища по донным беспозвоночным // Материалы Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск, 2008. С. 363–365.
- *Шульга Е. Л.* Материалы к изучению зоопланктона Братского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С. 68–70.
- Шульга Е. Л. Некоторые итоги исследования зоопланктона Братского водохранилища (1963–1968 гг.) // Материалы науч. конф. Иркутск, 1970. Вып. 4. С. 84–90.
- Шульга Е. Л. Формирование зоопланктона Братского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири: Материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1971. С. 209–210.

- Шульга Е. Л. Состав и экология массовых видов зоопланктона Братского водохранилища // Формирование зоопланктона и гидрохимия Братского водохранилища. Новосибирск, 1973. С. 40–54.
- Эдельштейн К. К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
- Эйрих С. С., Папина Т. С. Особенности определения ртути в водных экосистемах бассейнов рек Катунь и Томь. Оценка биодоступности // Проблемы ртутного загрязнения природных и искусственных водоемов, способы его предотвращения и ликвидации. Иркутск, 2000. С. 10.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Наука, 1993. 334 с.
- Экология рыб Обь-Иртышского бассейна / Отв. ред. Д. С. Павлов, А. Д. Мочек. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 596 с.
- Яковлев В. Н. Распространение пресноводных рыб неогена в Голарктике и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2. С. 209–220.
- Яковлев В. Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 10–22.
- Яковлева А. И. Формирование запасов рыб Волгоградского водохранилища в первые годы его существования (1959–1961) // Тр. Сарат. отд. ГосНИОРХ. 1962. Т. 7. С. 74–108.
- *Янковская Л. А.* Результаты вселения сиговых в водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 180. С. 96–121.
- *Popov P. A.* Species Composition and Pattern of Fish Distribution in Siberia // J. Ichthyology. 2009. Vol. 49, No. 7, P. 483–495.

				DI	1довои со	став рыо		
	Водохранилище							
Вид рыб	Бухтар- минское	Усть- Камено- горское	Шуль- бинское	Алтай- ское (Ка- тунское)	Новоси- бирское	Саяно- Шушен- ское		
1	2	3	4	5	6	7		
			Кла	acc CEPHA				
Семейство Petromyzontic								
1. <i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin, 1905) – сибирская минога	+ P	+ P	+ P	+	+	+		
						HTHYES –		
	ı	ı	ı	I		enseridae –		
2. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр	_	+Kp	_	+Kp	+ P	_		
3. Acipenser ruthenus Linnaeus, 1758 – стерлядь	_	_	_	+Kp	+ M _Λ	+Мл		
				Сем	· ейство Sal	monidae –		
4. <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773) — ленок	_	_	_	+ P	_	+ P		
5. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) – обыкновенный таймень	+ P	+ P	_	+ P	+Kp	+ P		
6. <i>Parasalmo mykiss</i> (Walbaum, 1792) – радужная форель	_	_	_	_	_	_		
	l	1	ı	Семе	' ейство Сог	igonidae –		
7. Coregonus migratorius (Georgi, 1775) – байкальский омуль	_	_	_	_	_	_		
8. Coregonus lavaretus pidschi- an (Gmelin, 1788) – сиг-пыжьян	_	_	_	_	_	+ P		
9. Coregonus nasus (Pallas, 1776) – чир	_	_	_	_	_	_		
10. Coregonus peled (Gmelin, 1789) – пелядь	_	_	_	_	+АкКр	_		
11. <i>C. albula</i> (Linnaeus, 1758) — европейская ряпушка (рипус)*	+Ак	ş.	+АкМл	_	_	_		
12. Coregonus sardinella Valenciennes, 1848 – сибирская ряпушка	_	_	_	_	_	_		
13. Coregonus tugun (Pallas, 1814) — тугун	_	_	_	_	_	+ P		
14. <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pennant, 1784) – обыкновен- ный валек	_	_	_	_	_	+ P		
15. Stenodus leucichthys (Gueldenstaedt, 1772) – нельма	_	_	_	+Kp	+ P	_		
	'		1	Семе	ейство Thv	mallidae –		
16. <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776) – сибирский хариус	+ Mл	+ P	+ P	+ P	+ Kp	+ P		
	1	1	1	·	' 'емейство	Esocidae –		
17. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	+Мл	+ M _Λ	+ Ma	+Kp	+ Мл	+ Ma		
	!		1	1				

			Вод	охранил	ище			
Красно- ярское	Иркут- ское	Братское	Усть- Илим- ское	Эвенкий- ское	Курей- ское	Хантай- ское	Вилюй- ское	Колым ское
8	9	10	11	12	13	14	15	16
МИНОГИ								
Миноговь +	+ +	+	+	+	+	+	+	+
КОСТНЫ Осетровы								
+Кр	+ P	+Kp	+ P	+ P	_	_	+ P	+ P
+ P	_	+ P	+ P	+ P	_	_	_	_
Лососевы	e e	1				I	I	I
+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P
+Kp	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P
+АкМл	+АкМл	_	_	_	_	_	_	_
Сиговые	l	1		1		I	l	I
+АкМл	+ P	+АкМл	+АкМл	_	_	_	_	_
+ P	_	+ P	+ P	+Мл	+ P	+ P	+ P	+ P
_	_	_	_	+Мл	+ M _Λ	+ Mл	_	+Мл
+ P	+АкМл	+АкМл	+АкМл	+Мл	+	+	+АкР	+
_	_	_	_	_	-	_	_	_
_	_	_	_	+ Ma	+	+	+АкМл	+Мл
+ Kp	_	+ Kp	_	_	_	_	+ Kp	-
+Kp	_	_	_	+ P	+ P	+ P	_	+ P
_	_	_	_	-	_	_	_	_
Хариусов: +Р	ые +P	+ P	+ P	+ Ma	+ Ma	+ P	+ P	+P
Щуковые +Мл	+ Mл	+ Ma	+Мл	+ Ma	+ Мл	 +Ma	 +Мл	 +Мл

1	2	3	4	5	6	7
				Сем	ейство Су	prinidae –
18. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	+АкМн	+АкМн	+АкМн	_	+АкМн	+АкМл
19. <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) – серебряный карась	+Мл	+ P	+P	_	+Мл	+Мл
20. <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – золотой, или обыкновенный, карась	+Мл	+ P	+ P	-	+Kp	-
21. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – сазан, или обыкновен- ный карп	+АкМл	+АкР	+АкМл	_	+АкМл	-
22. <i>Gobio cynocephalus</i> Dybowski, 1869 – сибирский (амурский) пескарь	+	+	+	+	+	+
23. Leucaspius delineatus (Heckel, 1843) – верховка	_	_	_	_	+Ак	-
24. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) — язь	+Мл	+Мл	_	+ Kp	+ P	+ P
25. <i>Leuciscus leuciscus baica-</i> <i>lensis</i> (Dybowski, 1874) – си- бирский елец	+Мл	+Мл	+Мл	+ Ma	+Мл	+ Ma
26. <i>Phoxinus percnurus</i> (Pallas, 1814) – озерный гольян	+	+	+	+	+	+
27. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный (речной) гольян	+	+	+	+Мл	+Мл	+Мл
28. <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869 – гольян Чекановского	_	_	_	_	_	_
29. Pseudoorasbora parva (Temminck et Schlegel, 1846) – амурский чебачок	+Ак	+Ак	?	_	_	_
30. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	+Мн	+Мн	+Мн	+ P	+Мн	+Мн
31. <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) – линь	+Мл	_	+Мл	_	+Kp	-
				Семей	іство Catos	stomidae –
32. Catostomus catostomus (Forster, 1773) – обыкновен- ный чукучан	_	_	-	_	_	-
				Cer	мейство Ва	alitoridae –
33. Barbatula toni (Dybowski, 1869) – сибирский голец-усач	+	+	+	+	+	+
34. Cobitis melanoleuca Nichols, 1925 – сибирская щиповка	+	+	+	+Мл	+Мл	+Ma
	1			C	емейство :	Siluridae –
35. <i>Silurus asotus</i> Linnaeus, 1758 – амурский сом	_	_	_	_	_	_

	6	4.0	4.4	4.0	4.0	4.1	4.5	4.0	
8	9	10	11	12	13	14	15	16	
	Карповые								
+АкМн	+АкМл	+АкМн	+АкМл	_	_	_	_	_	
+ Ma	+Мл	+Мл	+Мл	+ P	+ P	+ P	-	_	
+Kp	_	_	_	_	_	_	+	+	
+АкМл	+АкМл	+АкМл	-	_	_	_	_	_	
+	+	+	+	+	+	+	-	_	
+ Aĸ	_	_	_	_	-	_	_	_	
+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	+ P	_	_	
+ Ma	+Мл	+Мл	+Мл	+Мл	+	+Мл	+Мл	+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	
+Мл	+Мл	+Мл	+Мл	+Мл	+ Ma	+Мл	+P	+Мл	
_	+	+	+	_	-	-	-	_	
_	_	_	_	_	_	_	_	_	
+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+ Ma	+ Млч	+Мн	+	
+Kp	_	+Kp	+Kp	_	_	_	_	_	
Чукучано	вые					•		1	
_	_	_	-	-	_	_	_	?	
Балиторие	евые		. '	'					
		+	+	+	+	+	+	+	
+ Ma	+Мл	+ Ma	+ + Ma	+Мл	+Мл	+Мл	+Мл	+	
Сомовые									
_	+Ак	+Ак	_	-	-	_	_	_	

1	2	3	4	5	6	7			
Семейство Lotidae –									
36. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) — налим	+Мн	+Мн	+Мл	+Мл	+ Ma	+Мн			
				Семей	ство Gaster	rosteidae -			
37. Pungitius pungitius (Linna- eus, 1758) – девятииглая ко- люшка	-	_	_	_	_	_			
					Семейство	Percidae -			
38. Gymnocephalus cernuus (Linnaeus, 1758) – обыкновен- ный ерш	+Мл	+ Mл	+Мл	+Мл	+ Mл	+Мл			
39. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	+Мн	+Мн	+Мн	+Мл	+Мн	+Мн			
40. Sander lucioperca Linnaeus, 1758 – обыкновенный судак	+АкМл	+АкМл	+АкМл	_	+АкМн	_			
,		-		Сем	ейство Ele	otrididae –			
41. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – ротан-головешка	_	_	_	_	_	_			
				(Семейство	Cottidae -			
42. Cottus altaicus Kaschenko, 1899 – пестроногий подкамен- щик	_	_	_	-	_	_			
43. Cottus sibiricus Warpa- chowski, 1899 – сибирский подкаменщик	+	+	+	+	+	+			
44. Leocottus kesslerii (Dybow- ski, 1874) — песчаная широко- лобка	-	_	-	_	_	_			
45. Paracottus knerii (Dybow- ski, 1874) – каменная широко- лобка	-	_	_	-	_	_			
46. Cottocomephorus grewingkii (Dybowskii, 1874) — желтокры- лая широколобка	-	_	-	-	_	_			
47. Cottocomephorus inermis (Jakowlew, 1890) — длиннокры- лая широколобка	-	_	_	_	_	_			
1			'	Семей	ство Сотеј	phoridae –			
48. Comephorus dybowski Korotneff, 1905 – малая голомянка	_	_	_	_	_	_			
Итого видов и подвидов рыб	23	22	20	19	26	22			
В т. ч. акклиматизантов	5	4	4	_	5	1			

8	9	10	11	12	13	14	15	16
Налимовые								
+ M _A	+ Ma	+Мл	+ Mл	+Мн	+Мл	+Мн	+ M _Λ	+
Колюшко	вые	'		'	'		ı	'
_	_	_	_	+ Ma	Ş	+ Ma	_	Ş
Окуневые	<u>)</u>	l	I	I	I	I	I	I
+ Ma	+ Ma	+Мл	+ Mл	+ Ma	+ Ma	+ Mл	+ Ma	+
+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+Мн	+
_	_	_	_	_	_	_	_	_
Головешк	овые							
_	+АкМл	_	_	_	_	_	_	_
Керчакові	ые							
_	+	+	+	_	_	_	+	+
+	+	+	+	+	+	+	_	_
_	+ P	+ P	+ P	_	_	_	_	_
_	+ P	+ P	+ P	_	_	_	_	_
_	+ P	+ P	_	_	_	_	_	_
_	+ P	+ P	_	_	_	_	_	_
 Голомянко	OBLIO							
) XHRMOAU 1	овые +Кр							
_		_	_	_	_	_	_	_
30	32	33	28	25	22	23	20	21
5	6	5	3	0	0	0	2	0

Условные обозначения. Ак — акклиматизант, Мн — многочисленный, Мл — малочисленный, Р — редкий, Кр — крайне редкий, — вид отсутствует, ? — сведения не найдены. Данные по Алтайскому и Эвенкийскому водохранилищам прогнозные.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ	
КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ РЫБ	6
1.1. Гидролого-гидрофизическая характеристика водохранилищ	_
1.2. Гидрохимическая характеристика водохранилищ	31
1.3. Гидробиологическая характеристика водохранилищ Сибири	40
Глава 2. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ	
ИХТИОЦЕНОЗОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ	63
2.1. Введение	_
2.2. Бухтарминское водохранилище	66
2.3. Усть-Каменогорское водохранилище	74
2.4. Шульбинское водохранилище	75
2.5. Новосибирское водохранилище	76
2.6. Саяно-Шушенское водохранилище	80
2.7. Красноярское водохранилище	82
2.8. Иркутское водохранилище	85
2.9. Братское водохранилище	86
2.10. Усть-Илимское водохранилище	89
2.11. Хантайское водохранилище	90
2.12. Курейское водохранилище	91
2.13. Вилюйское водохранилище	92
2.14. Прогноз формирования ихтиоценоза водохранилища Алтай-	
ской (Катунской) ГЭС	94
2.15. Прогноз формирования ихтиоценоза в Эвенкийском водохра-	400
нилище	102
Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИХТИОФАУНЫ И ЭКОЛОГИЯ	
ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ ВОДОХРАНИЛИЩ СИБИРИ	112
3.1. Состав ихтиофауны и особенности распространения рыб на	
территории Сибири	_
3.2. Состав ихтиофауны и особенности экологии некоторых про-	
мысловых видов рыб водохранилищ Сибири	115
3.3. Фаунистические комплексы рыб водохранилищ Сибири	144
3.4. Влияние уровенного режима водохранилищ на рыб	148
Заключение	164
Литература	167
Приложение	210