

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ГИДРОСФЕРЫ И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Редколлегия:

академик В. Е. СОКОЛОВ — председатель

кандидат экономических наук С. А. СТУДЕНЕЦКИЙ — зам. председателя

доктор биологических наук Л. С. БЕРДИЧЕВСКИЙ — зам. председателя

кандидат технических наук П. Я. ВОЛЬСКИЙ — ученый секретарь

---

член-корреспондент  
АН СССР  
А. П. АНДРИЯШЕВ

доктор экономических наук  
М. Я. ЛЕМЕШЕВ

доктор биологических наук  
И. А. БАРАННИКОВА

доктор биологических наук  
П. А. МОИСЕЕВ

доктор географических наук  
Н. В. БУТОРИН

доктор биологических наук  
Д. С. ПАВЛОВ

доктор биологических наук  
М. Е. ВИНОГРАДОВ

доктор биологических наук  
Н. В. ПАРИН

член-корреспондент АН  
СССР  
Г. В. ВОРОПАЕВ

доктор биологических наук  
Т. С. РАСС

член-корреспондент АН  
СССР  
А. В. ЖИРМУНСКИЙ

член-корреспондент АН  
СССР  
О. А. СКАРЛАТО

доктор экономических наук  
П. М. ЗАГЛУБОЦКИЙ

доктор биологических наук  
С. Г. СОИН

кандидат экономических наук  
Б. В. ИВЧЕНКО

академик  
Н. П. ФЕДОРЕНКО

доктор биологических наук  
Б. Г. ИОГАНЗЕН

доктор биологических наук  
М. И. ШАТУНОВСКИЙ

доктор биологических наук  
Б. Н. КАЗАНСКИЙ

доктор биологических наук  
А. В. ЯБЛОКОВ

доктор биологических наук  
С. В. КОНОВАЛОВ

кандидат биологических наук  
Е. А. ЯБЛОНСКАЯ

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Ответственные редакторы тома:

доктор географических наук

Н. В. БУТОРИН

доктор биологических наук

А. Г. ПОДДУБНЫЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1984

**Биологические ресурсы водохранилищ.** М.: Наука, 1984 г.

Сборник продолжает серию «Биологические ресурсы гидросферы и их использование». Освещаются состояние и перспективы развития и использования биологических ресурсов водохранилищ. Рассматриваются биопродукционные возможности водохранилищ, их гидрологический и гидродинамический режим, формирование и использование кормовой базы рыб в водохранилищах разного типа, комплексное водопользование, эффективность воспроизводства рыбных запасов и ряд других проблем.

Для ихтиологов, гидробиологов, рыбоводов, специалистов рыбного хозяйства, работников охраны природы, преподавателей, аспирантов, студентов.

Рецензенты:

**М. И. ШАТУНОВСКИЙ, В. Н. ЯКОВЛЕВ**

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время, по данным Минводхоза СССР, в стране существует более 2400 водохранилищ, каждое объемом воды более 1 млн. м<sup>3</sup>. Рыбное хозяйство в настоящее время осваивает около 6 млн. га водохранилищ, которые дают 70 тыс. т (12 кг/га) рыбы. Эта величина далеко не предельна. Судя по накопленному гидробиологическими и рыбохозяйственными исследованиями опыту, только за счет водоемов этого типа при выполнении на них обязательного комплекса рыбоводных, мелиоративных и рыбоохранных мероприятий можно получать ежегодно не менее 200 тыс. т (около 40 кг/га) рыбы.

В подавляющем большинстве водохранилищ наблюдается высокая смертность воспроизводимого популяциями рыб потомства, связанная с воздействием комплекса неблагоприятных факторов в период подготовки производителей к размножению, в период икрометания, на ранних этапах развития молоди и во взрослом состоянии. Неблагоприятное воздействие оказывают необеспеченность рыб нерестовым субстратом, резкие изменения гидрофизических и гидрохимических условий при повышенных и пониженных уровнях вод, снижение иммунобиологической устойчивости особей в результате действия на них промышленных стоков и в случае, когда сезонная и годовая динамика температуры воды резко отличается от естественной.

Вследствие повышенной смертности пополнения плотность рыбного населения ниже, чем в естественных водоемах соответствующих широт. Так, в Рыбинском водохранилище по результатам анализа, проведенного Лабораторией ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР, на 1 га акватории приходится около 1500 рыб, а в озерах, по данным прямых подсчетов, — от 6800 до 9500 особей. В водохранилище одна рыба приходится на 40 м<sup>3</sup> воды, в озере — на 3 м<sup>3</sup>.

Факторы повышенной смертности рыб в водохранилищах относятся к категории управляемых человеком, и их негативное действие может быть нивелировано имеющимися в распоряжении водопользователей средствами. Разработанный к настоящему времени комплекс рыбохозяйственных мероприятий включает регулирование режима наполнения и сброса уровня воды водохранилища по согласованному с другими водопользователями графику, мелиорацию и отлов сорных рыб, сооружение на всех водозаборных устройствах водоема средств защиты молоди от попадания в эти устройства, мелиорацию в целях спасения молоди, остающейся в

обсыхающих и промерзающих зонах побережья, рыбоводную помощь популяциям ценных видов в трудные для естественного размножения годы, улучшение видового состава и численности кормовых организмов, борьбу с инвазионными и инфекционными заболеваниями рыб, регулирование рыболовства, охрану от браконьерства и прочих хищений, внедрение селективных способов лова с целью поддержания оптимальных соотношений численности у взятых для получения продукции популяций рыб.

Рыбное хозяйство водохранилищ находится сейчас на разных стадиях этапа становления, т. е. выполнения обязательных мероприятий по повышению эффективности воспроизводства в основном стихийно сформировавшихся популяций массовых видов промысловых рыб. Одновременно делаются попытки реконструкции видового состава ихтиофауны и расширения селективного отлова неохранных и малоценных рыб, промысловые запасы которых ни в одном из водохранилищ не используются полностью.

Материалы приводимых в сборнике статей убедительно показывают, что еще ни в одном из водохранилищ не достигнуто оптимальное соотношение между количеством корма в водоеме и плотностью рыбного населения. Значительно недоиспользуются запасы зоопланктона и моллюсков, имеются огромные резервы пищи для растительноядных рыб и ценных хищников.

В настоящее время основной ценной рыбой уловов в большинстве водохранилищ является лещ. Поэтому оправданы интерес к нему исследователей и довольно большой объем информации по биологии и динамике численности данного вида.

Достоверно установлен факт заметного снижения темпа линейного и весового роста леща в подавляющем большинстве крупных водохранилищ. Попытки объяснить это явление недостаточной пищевой обеспеченностью популяций за счет их высокой численности не получили подтверждения фактическими данными. Вопрос оказался значительно сложнее, чем мог быть определен в схеме простых связей, и сейчас интенсивно ведется поиск его решения в селекционно-генетическом и биоценологическом аспектах.

Большую потенциальную биопroduкцию, пригодную к дополнительной утилизации в рамках сельско- и рыбохозяйственного производства, таит в себе мелководная литоральная зона водохранилищ. На ее частично или полностью отчлененных участках могут быть получены уловы товарной рыбы на порядок больше, чем в основных плёсах водохранилищ, и съемы фитомассы на уровне лучших пойменных сенокосных угодий.

Заросшие участки литорали служат эффективным биофильтром, препятствующим проникновению в водоем вредных веществ промышленных, сельскохозяйственных и бытовых стоков, и одновременно являются оптимальным биотопом для выращивания водоплавающей птицы.

Все более существенное влияние на экосистемы водохранилищ оказывают постоянно развивающееся рекреационное рыболовство и использование этих водоемов населением для отдыха и спорта.

Процесс этот пока в значительной мере не управляем, и одной из актуальных научных проблем остается оценка его воздействия на природные комплексы и разработка системы необходимых охранно-компенсирующих мероприятий.

Рациональная эксплуатация биоресурсов экосистем водохранилищ требует серьезных капиталовложений и новых инженерно-технических решений. В стране ведутся интенсивные разработки рыбопропускных и рыбозащитных устройств, оригинальных панельных перестелищ с искусственным субстратом и других средств рыбоходной помощи популяциям ценных рыб, определяются статус и структура межотраслевого водопользования и индустриальных рыбохозяйственных комплексов.

Достаточная комплексность и широкий охват исследованиями проблемы интенсификации использования биопродукционных возможностей экосистем водохранилищ могут служить серьезной основой для обеспечения населения страны белковыми продуктами животного и растительного происхождения.

Доктора биологических наук  
*Н. В. Буторин, А. Г. Поддубный*

## АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Н. В. БУТОРИН

В Советском Союзе создано большое количество водохранилищ, имеющих различное назначение и разную площадь. Эти искусственные водоемы по происхождению, морфометрии и режиму существенно отличаются от естественных водоемов. Еще в процессе образования водохранилища на одних участках наблюдаются частичные изменения отдельных элементов гидрологического режима исходного водоема, а на других происходит его полное изменение.

С момента создания водохранилища его гидрологический режим определяется не только водным балансом, особенностями питания притоков, метеорологическими условиями, но и требованиями различных отраслей народного хозяйства к особенностям наполнения и эксплуатации водоема. Установленный для водохранилища режим в процессе эксплуатации может многократно меняться в зависимости от требований водопользователей, технико-экономических предпосылок, изменения положения в каскаде и назначения водохранилища.

В результате гидрологический режим этих водоемов по ряду важных для гидробионтов параметров, и прежде всего по морфометрии, донным отложениям, колебаниям уровней воды, проточности и температурным условиям, существенно отличается от исходных водоемов.

Создаются новые условия обитания гидробионтов, оказывающие большое влияние на биологическую продуктивность водохранилищ.

Изучением гидрологического режима водохранилищ занимаются многие учреждения Госкомгидромета, Академии наук СССР, республиканских академий наук, университеты и ведомственные институты, а также проектные и строительные организации. Многолетние исследования дали обширные материалы, характеризующие отдельные элементы гидрологического режима и его особенности в водохранилищах разного типа, в каскадах водохранилищ. Имеется обширная литература, посвященная гидрологическому режиму этих водоемов. По данным В. С. Сметанича [1974], на 1 января 1973 г. число публикаций, характеризующих гидрологические процессы в водохранилищах, превышало 3500. За последнее деся-

илетие накоплены новые данные, значительная часть которых также опубликована, и общее число работ существенно возросло.

Несмотря на большое количество публикаций, современное состояние изученности гидрологического режима не позволяет в равной степени охарактеризовать гидрологические особенности водохранилищ разных типов. Поэтому они рассматриваются нами на примере крупных равнинных водохранилищ Волги. Главное внимание в условиях водохранилищ уделяется специфике проявления элементов гидрологического режима, оказывающих наиболее существенное влияние на гидробионтов и биологические процессы в этих водоемах.

Одним из важнейших факторов, влияющих на величину биологической продуктивности водохранилищ, оказывается морфометрия. Морфометрические показатели определяют форму и размеры водоема. Уже само образование водохранилища приводит к увеличению площади зеркала исходного водоема, а последнее способствует росту суммарной продукции органического вещества [Кудерский, 1977]. Увеличение акватории при образовании водохранилищ хорошо видно как на примере водоемов руслового типа (Горьковское, Саратовское, Дубоссарское), так и относящихся к озерному типу (Рыбинское, Мингечаурское) или обладающих озеровидными плёсами (Куйбышевское, Каховское, Ивановское и др.).

Характерная особенность водохранилищ, особенно на равнинных реках, не только увеличение акватории, но и ее большая изменчивость в годовом цикле и от года к году. Так, в Рыбинском водохранилище акватория в отдельные годы при зимней сработке уровня уменьшается почти наполовину. Аналогичная картина наблюдается в Куйбышевском водохранилище. Таким образом, в крупных равнинных водохранилищах ежегодно существует обширная зона временного затопления. Она представляет собой часть акватории водоема, ограниченную положением самого высокого и наиболее низкого уровня водохранилища за многолетний период с момента его наполнения. Естественно, при определенном соотношении составляющих водного баланса эта зона может быть полностью осушенной.

Осушенная зона — новый и качественно своеобразный ландшафтный элемент водохранилища, характеризующийся своеобразием режимных характеристик, грунтового комплекса. Характерной ее особенностью является промерзание осушенных грунтов в зимнее время. Так, в Рыбинском водохранилище в суровые и малоснежные зимы отрицательные температуры в поверхностном слое грунта этой зоны достигают  $-10$  —  $-15^{\circ}$ , что приводит к почти полной гибели зимующих в нем водных животных.

Осушенная зона отличается от глубоководных частей более ранним прогревом в весеннее время, высокими абсолютными температурами воды летом и ранним охлаждением осенью, причем изменение температуры за короткое время охватывает всю водную толщу и верхний слой донных отложений.



Изменения акватории водохранилищ тесно связаны с изменением других морфометрических характеристик, и прежде всего средней глубины водоема, конфигурации береговой линии (заливы и степень их отчлененности от водоема). Залитие и осушка прибрежных площадей суши и колебания глубин изменяют условия обитания водных животных и растений и тем самым оказывают большое влияние на ход биологических процессов.

Площадь временно затопляемых и осушаемых ежегодно участков водохранилищ, время начала и конца осушения или затопления от года к году сильно колеблется. Учитывая, что продолжительность затопления и осушения рассматриваемой зоны имеет большое значение в жизни водоема, эти процессы подробно рассмотрены нами на примере Рыбинского водохранилища [Буторин и др., 1982].

Для биологической продуктивности водохранилищ и функционирования его экосистемы существенное значение имеют донные отложения. Особенности грунтов оказывают определяющее влияние на развитие донной фауны, а через кормовую базу и нерестовые субстраты — на формирование запасов рыб. Накопление и распределение, механический и химический состав донных отложений, регенерация биогенных элементов в них отражают весь комплекс лимнологических процессов в водохранилищах.

Фондом для формирования грунтового комплекса любого водохранилища служат биотопы русел рек, ручьев, озер и временных водотоков, а также различных затопленных угодий суши. Разнообразием биотопов, составом и запасами материалов, образующих донные отложения, и определяются особенности грунтового комплекса водохранилищ. Интенсивность же его образования, мощность и распределение отложений зависят в первую очередь от гидродинамической активности водоема.

Распределение грунтов в водохранилищах неравномерно. Для многих из них характерны прибрежные пески и сохранившиеся незаиленные почвы. Как правило, на русловых участках верховьев водохранилищ преобладают песок и илистый песок. Наилот, накапливающийся в заросшем растительностью побережье и в островных акваториях, имеет сезонное происхождение и во время весеннего наполнения водохранилищ смывается в русловые участки и озеровидные расширения.

В местах перехода русловых участков в долинные распространены песчанистые серые и серые илы аллювиального происхождения. Илистые отложения на этих участках встречаются редко, там, где годовой прирост ила превышает величину его смыва в период предвесенней сработки водохранилищ и их весеннего наполнения.

В озеровидных участках грунты распределены более сложно. Обычно в местах сопряжения долинных и озерных участков залегают илы переходного типа, а на озерных — илистые отложения. В зависимости от динамических условий глубины залегания илов различны. Так, в Ивановском водохранилище предельная глуби-

на залегания ила 5 м, в Угличском — 4 м, а в Главном плёсе Рыбинского — 10 м [Курдин, 1961]. Волновое перемешивание способствует уменьшению площадей дна, занятых илистыми отложениями, и увеличению площади открытых песков. Общее представление о размерах площадей, занятых различными донными отложениями в водохранилищах Верхней Волги, дает табл. 1.

Распределение грунтов в водохранилищах претерпевает со временем существенные изменения. Это хорошо прослежено на примере наиболее полно изученного Рыбинского водохранилища. Установлено, что вторичные пески, имевшие нижнюю границу в Главном плёсе на глубине 5—6 м, а в речных плесах — на 3—4 м, продвинулись до глубины 7—8 м, а на некоторых участках — до 8—10 м. Одновременно с распространением песков в глубь водоема зафиксировано сокращение площадей, занимаемых торфянистым илом, и постепенное их замещение серым илом [Курдин, Зимина, 1968]. Общая динамика площадей различных грунтов в водохранилище за время его существования приведена в табл. 2.

Результаты зондирования толщи вторичных донных отложений верхневолжских водохранилищ показали, что практически на всех участках наблюдается накопление отложений, но его интенсивность различна. В зависимости от особенностей морфометрии и динамической активности водной массы на отдельных участках водохранилищ происходит резкая дифференциация темпов осадконакопления. Средняя величина годового слоя отложений колеблется по участкам в Ивановском водохранилище от 0 до 1,9 см, в Угличском — от 0 до 1,1 см, в Рыбинском — от 0 до 6,0 см. В среднем по водохранилищу она составляет в Ивановском 0,20, в Угличском — 0,17, в Рыбинском — 0,25 см, в год [Буторин и др., 1975].

Переформирование берегов и грунтов, прежде всего в береговой зоне и на мелководьях, а с течением времени и в открытых частях водохранилищ, исчезновение затопленных кустарников и лесов, торфа на затопленных болотах, минерализация затопленных почв и растительности сопровождается преобразованием флоры и фауны водохранилищ и оказывает влияние на их продуктивность. Так, на примере Рыбинского водохранилища показано, что уменьшение площадей затопленных лесов, отмирание затопленной наземной растительности и кустарников, интенсивный размыв грунтов в результате повторения нескольких маловодных лет заметно ухудшило условия размножения рыб [Поддубный, 1963; Рыбинское водохранилище..., 1972]. Такие факторы, как переработка берегов, переформирование донных отложений, влияют на изменения жизни и продукционных процессов практически всего времени существования водохранилищ.

Важным фактором, влияющим на ход биопродукционных процессов в водохранилищах, является обмен органическим веществом и биогенными элементами между донными осадками и водной массой. В донных осадках относительно мелководных равнинных водохранилищ накапливается большое количество органических веществ. Так, расчеты показывают, что запасы биогенных элемен-

ТАБЛИЦА 1. Соотношение площадей водохранилищ, занятых различными грунтами, % от общей площади водоема [Курдин, 1961]

Грунт	Водохранилище		
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское
Незаиленные почвы	41	19	55
Пески и илстые пески	10	17	20
Песчанистый серый и серый илы	45	64	8
Переходный ил	—	—	4
Торфянистый ил	—	—	13
Отложения из макрофитов	<4	<1	<1

ТАБЛИЦА 2. Площади грунтов Рыбинского водохранилища, % от общей площади водоема [Законнов, 1981]

Грунт	Год съёмки		
	1955	1965	1978
Почва	55	15	5
Песок и илстый песок	20	37	42
Песчанистый серый и серый илы	8	35	40
Переходный ил	4	5	5
Торфянистый ил	13	8	8
Отложения из макрофитов	—	<1	<1

тов, накопившихся к 1976 г. в Иваньковском водохранилище и к 1977 г. в Угличском, составляют соответственно: 416 и 180 тыс. т  $S_{орг}$ , 43,2 и 21,4 тыс. т  $N_{общ}$ , 15,3 и 9,2 тыс. т  $P_{общ}$  [Законнов, 1981]. Анаэробные условия в донных отложениях ускоряют оборачиваемость биогенных элементов в продукционно-деструкционном цикле и тем самым увеличивают продуктивность водоемов.

Сложность морфометрии, непостоянство морфометрических характеристик во времени и в пространстве оказывают определяющее влияние на их гидрологический режим, и прежде всего на водный баланс. Водный баланс и связанный с ним водообмен в той или иной степени определяют элементы гидрологического режима. Водный баланс водохранилищ отличается от такового озер специфическими особенностями в ходе и соотношении составляющих приходной и расходной частей. Своеобразие водного баланса водохранилищ обусловлено искусственным регулированием объема вод, наполняющих водохранилища, и отражает сложное взаимодействие природных и антропогенных факторов. Особенности использования водных ресурсов отдельных водохранилищ и их каскадов накладывает отпечаток на составляющие водного баланса.

В приходной части водного баланса большинства водохранилищ велико значение поверхностного стока с водосбора. Он составляет более 95% общего поступления воды в эти водоемы. Исключением являются водохранилища аридных районов с малыми удельными водосбросами, например Бухтарминское, где доля притока снижается до 78—88% [Матарзин и др., 1977]. В расходной части баланса подавляющую долю (обычно свыше 90%) составляет сброс воды через гидротехнические сооружения.

Атмосферные осадки на зеркало и испарение с водной поверхности играют в водном балансе водохранилищ второстепенную роль. Доля их участия в зависимости от географического положения водохранилища меняется. Так, если в расходной части водного баланса Рыбинского водохранилища на долю испарения приходится 6%, то в Бухтарминском — 17% [Мировой водный баланс..., 1974].

Таким образом, во всех водохранилищах приток с водосборной площади и сток через гидротехнические сооружения резко преобладают над остальными составляющими водного баланса. Их соотношением определяются два характерных, принципиально различающихся между собой периода в годовом цикле водного режима: наполнение и сработка водохранилищ.

Основные составляющие водного баланса водохранилищ подвержены большим многолетним и сезонным колебаниям. Так, годовой приток в Камское водохранилище колебался от 38,04 км<sup>3</sup> в 1967 г. до 66,58 км<sup>3</sup> в 1965 г., сброс через гидроузел — от 36,45 км<sup>3</sup> в 1967 г. до 61,35 км<sup>3</sup> в 1958 г. [Матарзин, 1971]. Годовой приток в Рыбинское водохранилище изменялся от 15,87 км<sup>3</sup> в 1972 г. до 49,49 км<sup>3</sup> в 1955 г., а сброс через гидроузел — от 19,52 км<sup>3</sup> в 1972 г. до 47,51 км<sup>3</sup> в 1955 г. [Фомичев, Литвинов, 1980]. Такие колебания основных составляющих водного баланса оказывают существенное влияние на производственные процессы прежде всего в результате изменений уровня.

Разные по размерам и назначению водохранилища различаются между собой по амплитуде абсолютных и степени относительных колебаний уровня. Если годовая амплитуда колебаний уровня в крупных равнинных водохранилищах обычно не превышает 6—8 м, то в водоемах с высоконапорными плотинами, таких, как Братское, она составляет 10 м, а в Красноярском — 18 м. На горных водохранилищах Средней Азии амплитуда колебаний уровня достигает 50—90 м [Рейзвих, 1968].

Несмотря на различия в амплитуде колебаний, уровенный режим водохранилищ в годовом цикле характеризуется и некоторыми общими чертами: сравнительно быстрым подъемом уровня в начале половодья, наиболее высоким положением в конце половодья и в течение летне-осеннего периода, неодинаковой по продолжительности и срокам сработки, минимальными отметками уровня в предполоводный период.

Наряду с изменениями в течение года уровень водохранилищ испытывает существенные колебания от года к году, но они значи-

тельно уступают сезонным. Так, если в Рыбинском водохранилище средняя многолетняя амплитуда колебаний сезонного хода уровня за 1947—1976 гг. составляла 3,37 м, то многолетняя амплитуда колебаний среднегодовых уровней не превышала 1,70 м [Фомичев, Литвинов, 1980].

Наиболее значительные колебания уровня в водохранилищах характерны для весеннего периода, когда происходит их наполнение и интенсивный прогрев воды. Особенности весны имеют большое значение в развитии биологических процессов, размножении и развитии рыбного населения и других гидробионтов. Неблагоприятный уровеньный режим этого сезона может привести к осушению нерестилищ и массовой гибели отложенной икры, молоди рыб в отштурованных водоемах.

В летне-осенний период на водохранилищах озерного типа и в озерных участках русловых водохранилищ наблюдаются существенные сгонно-нагонные колебания уровня. За их счет разница уровня между северной и южной частями Рыбинского водохранилища может превышать 100 см. При сильных северных ветрах на Куйбышевском водохранилище в районе г. Тольятти уровень воды повышается на 80—90 см, а общий перекося водной поверхности между верхним и приплотинными участками может достигать 100 см и более [Боровкова и др., 1962].

Наложение сгонно-нагонных колебаний уровня на понижение в результате сработки усиливает разрушение нерестовых субстратов рыб, переформирование грунтов мелководий, ухудшает на них условия жизни гидробионтов. Все это в конечном итоге оказывает отрицательное влияние на репродукционные процессы в водохранилищах. Последнее усугубляется в случаях глубокой зимней сработки и резкого понижения уровня [Кудерский, 1977].

Непостоянный уровеньный режим сказывается на развитии волновых процессов на крупных водохранилищах. Его колебания при наполнении и сработке водохранилищ приводят к изменению условий формирования волн. Сложность волнового режима водохранилищ заключается в том, что для каждого из них в зависимости от акватории, глубины и конфигурации берегов могут быть свои пределы развития волнения и образования максимальных волн. Так, в Ивановском и Угличском водохранилищах ветер в 10 м/с вызывает волну высотой 50—60 см, а на большей части акватории Рыбинского водохранилища при скорости ветра 9 м/с высота волн колеблется около 90 см, при скорости ветра 18 м/с — достигает 170—175 см. Максимальные высоты волн в Рыбинском водохранилище, наблюдавшиеся при сильных штормовых ветрах, превышали 250 см, а в озерной части Горьковского водохранилища колеблются от 215 до 230 см [Гидрометеорологический режим..., 1975]. При штормовых ситуациях на Куйбышевском водохранилище зарегистрирована высота волны 320 см.

Волнение оказывает прямое воздействие на водные организмы и косвенно — путем изменения условий их обитания. Последнее проявляется прежде всего в изменении прозрачности воды, а сле-

довательно, и светового режима, а также в перераспределении тепла и гидрохимических характеристик. При относительной мелководности водохранилищ прозрачность воды в них значительно ниже, чем в озерах. Ниже приведена максимальная прозрачность воды озер и водохранилищ (по белому диску).

Озеро, водохранилище	Прозрачность, м	Озеро, водохранилище	Прозрачность, м
Байкал	40,2	Мингечаурское	8,0
Севан	21,0	Куйбышевское	2,4
Иссык-Куль	20,4	Рыбинское	2,0
Ладожское	8,0	Горьковское	1,8
Онежское	8,0	Иваньковское	1,7

Как правило, наибольшая прозрачность отмечается в глубоководных участках водохранилищ. С приближением к берегам, мелководьям, устьям рек и ручьев она уменьшается. Так, в глубоководном приплотинном участке Иваньковского водохранилища прозрачность воды в летние месяцы 120—160 см, а в мелководном Шошинском плёсе его она не превышает 100 см.

Прозрачность воды в значительной степени определяется ее мутностью. Режим же водных взвесей связан с динамикой вод и главным образом с интенсивностью водообмена. Водообмен в водохранилищах обусловлен природными и антропогенными факторами. В зависимости от величины притока вод и режима работы гидросооружений он может значительно меняться от сезона к сезону. Максимальных значений водообмен достигает обычно весной, в период предвесенней сработки и весеннего наполнения водохранилищ. В летне-осенний период он минимален и несколько увеличивается в конце этого периода из-за дождевых паводков и начала зимней сработки.

Интенсивность водообмена резко возрастает в многоводные годы и уменьшается в маловодные. Так, в многоводный год смена объема водной массы Рыбинского водохранилища происходит за 4 месяца, а в маловодные для этого требуется от 9 до 9,7 месяца [Фомичев, Литвинов, 1980].

С водообменом связана проточность водоема, которая характеризуется скоростью течения. Наблюдениями на Камском и Воткинском водохранилищах установлена тесная зависимость между их проточностью и скоростью течения [Матарзин и др., 1977]. Режим течений на различных участках водохранилища и в отдельных водохранилищах имеет свои особенности, но общим для всех водохранилищ является резкое уменьшение скоростей течения в зоне распространения подпора, их возрастание по длине водохранилищ к зоне выклинивания подпора, а также во время весеннего наполнения, уменьшение в период летне-осенней межени и увеличение в полуденный период. Течения наблюдаются во все сезоны и на большей части акватории водохранилищ. Их скорости в значительной мере определяются особенностями регулирования стока и морфометрии. Наибольшие значения скоростей прослеживаются по дина-

мической оси, обычно приуроченной к руслу реки, на которой создано водохранилище [Буторин, 1969].

Отличительной чертой режима течений в водохранилищах является их периодичность, связанная с образованием волн попусков, обусловленных работой гидротехнических сооружений. Механизм образования и развития этих волн достаточно хорошо изучен [Литвинов, 1968; Чигиринский, 1971]. На примере Куйбышевского водохранилища показано, что смена режима работы ГЭС вызывает изменения уровня в виде волновых колебаний. Одна из составляющих этих колебаний представляет собой обратную волну, которая распространяется по длине водохранилища со скоростью до 50 км/ч и прослеживается на расстоянии до 500 км от плотины.

Волны попуска вызывают изменения скорости течения. Так, за их счет в верхнем бьефе Волжской ГЭС им. В. И. Ленина зарегистрированы колебания скорости в течение суток от 4—7 до 36—47 см/с. Обычно скорости обратных течений составляют в среднем 3—4 см/с, а максимальные — 8—12 см/с, однако это не предел. П. Ф. Чигиринским на Куйбышевском водохранилище у г. Тетюши зафиксирована скорость обратного течения, равная 44 см/с [Матарзин и др., 1977].

В безледный период на водохранилищах часто возникают ветровые течения. В чистом виде ветровое течение отмечается в больших озеровидных расширениях водохранилищ. Его направление совпадает с направлением ветра, а скорость в поверхностных слоях составляет 0,4—7% от скорости ветра. С глубиной величина скорости быстро уменьшается. Так, на Рыбинском водохранилище устойчивые и продолжительные ветры вызывают перемещение поверхностных слоев воды на большие расстояния при средней скорости порядка 9—13 см/с. Обычно в направлении ветра движется лишь верхний 2—3-метровый слой воды. Ниже этого слоя течение направлено или под большим углом к направлению ветра, или в противоположную сторону [Литвинов, 1966]. Это имеет определенное значение для переноса планктонных сообществ и распределения планктоноядных пелагических рыб [Бакастов, Литвинов, 1971].

Ветровые течения характеризуются довольно сложной структурой. Наиболее сложная схема течений с образованием замкнутых циркуляций наблюдается при неравномерном распределении ветра по акватории водоема, особенно если последний имеет сложную конфигурацию берегов и неравномерное распределение глубин [Филатова, 1972; Буторин и др., 1982].

Характерное явление для водохранилищ — наличие в них вдольбереговых течений. Они образуются под воздействием ветра и волнения на водную поверхность и могут играть существенную роль в жизни прибрежных мелководий. Их направление совпадает с направлением береговой линии, а скорости достигают 100 см/с и более. Такие течения, особенности их формирования наиболее обстоятельно изучены на Кайраккумском [Бойко, 1962; Судольский, 1963], Горьковском [Ярославцев, 1967], Кременчугском и других водохранилищах Днепра [Шварцман, 1965; Пышкин и др., 1967].

Течения являются одним из важнейших экологических факторов, прямо и косвенно формирующих среду обитания водных животных и растений, оказывающих непосредственное влияние на ход биопродукционных процессов. Только изменение режима скоростей течения в водохранилищах привело к замене реофильных видов рыб лимнофильными, вызвало процветание пелагических видов рыб, что отразилось на рыбопродуктивности этих водоемов.

В целом влияние динамики водных масс на гидробионтов и среду их обитания сложно и многообразно. В частности, ею определяются особенности термического режима водохранилищ. Наиболее обстоятельно они рассмотрены на примере Рыбинского водохранилища [Буторин и др., 1982] и других работах автора настоящей статьи.

Данные этих исследований свидетельствуют о том, что термический режим водохранилищ определяется рядом факторов, ведущий из них — климат. Его воздействие на водоем проявляется прежде всего через солнечную радиацию. Солнечная радиация, поглощенная водой, служит основной составляющей теплового баланса водоема. Так, в верхневолжских водохранилищах на ее долю приходится 99% общего поступления тепла за безледный период. Главной расходной компонентой теплового баланса в них являются испарение, на которое расходуется около 50%, и эффективное излучение, составляющее примерно 30% общего расхода тепла. Остальное тепло расходуется на изменение теплосодержания в водной массе и грунтах, а также на турбулентный обмен [Гидрометеорологический режим..., 1975]. Следовательно, теплозапас и распределение температуры в водной толще и донных отложениях водохранилищ связаны с тепловым балансом и определяются его особенностями.

Для температурного режима водохранилищ характерны неустойчивая температурная стратификация в весенне-летний период и небольшое вертикальное расслоение воды по температуре при ледоставе. При отмеченном сходстве термический режим в отдельных водохранилищах имеет свои особенности, обусловленные географическим положением, морфометрией, интенсивностью водообмена. Они проявляются наиболее отчетливо в распределении температуры воды по акватории, устойчивости стратификации и в сроках наступления термических и связанных с ними биологических сезонов [Буторин, Курдина, 1965].

В весенне-летний период при теплой и тихой погоде разность температур между поверхностным и придонным слоями воды даже в мелководных водохранилищах типа Рыбинского может достигать 10—15°. При этом образуется слой скачка с градиентом температуры до 2—3°, а в отдельных случаях — до 7° на метр. В более глубоких водохранилищах (Братском, Красноярском, Бухтарминском, Вилюйском) разность температур поверхностных и придонных слоев воды достигает 15—20° [Матарзин и др., 1978].

Температурное расслоение вод в водохранилищах усиливается под влиянием поступления подогретых вод тепловых электростан-



ций. Так, в Иваньковском водохранилище вблизи основного потока подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, при глубине 3,5 м отмечена температура воды на поверхности 21°С, а у дна — 13°С [Буторин, 1969].

Своеобразно распределение температуры в донных отложениях водохранилищ. На значительной части дна таких водохранилищ, как Рыбинское, температура грунта, как и придонных слоев воды, зимой имеет тенденцию к повышению. Общий теплозапас водной массы к концу зимы за счет этого несколько увеличивается [Буторин и др., 1982]. В водохранилищах речного типа наблюдается обратная картина. Поскольку температура донных отложений находится в тесной связи с температурой воды и особенностями ее динамики, существенное влияние на нее оказывают антропогенные факторы. Так, в Иваньковском водохранилище общее теплосодержание грунтов в зоне искусственного подогрева увеличилось по сравнению с естественным на русле Волги в 2,5 раза, а на его склонах примерно в 6 раз [Буторин, Курдина, 1975].

Особенности температурного режима водохранилищ определяет ледообразование, влияющее на ледовые условия. В северных районах образование ледяного покрова на водохранилищах происходит раньше, чем на реках. В умеренных и южных широтах в открытых и особенно приплотинных участках лед появляется несколько позже, чем в реках. Толщина льда на водохранилищах в среднем больше, чем на реках той же климатической зоны, на 15—20%. В умеренных широтах она обычно составляет 60—70 см, в более суровые зимы — 80 и даже 100 см. Наблюдается неравномерность толщины льда по акватории водохранилищ. У берегов лед толще, чем в открытой части. Так, у берегов Куйбышевского водохранилища замерена толщина льда до 100 см, а в открытой части — около 70 см.

Особые ледовые условия наблюдаются на участках водохранилищ, примыкающих к плотинам гидроузлов. На них обширные пространства воды бывают свободны ото льда или покрыты тонким льдом, время от времени разрушающимся. Их площади в отдельных водохранилищах различны и достигают иногда нескольких километров. При сильных ветрах и оттепелях наблюдаются случаи частичного или даже полного вскрытия таких крупных водохранилищ, как Горьковское, Дубоссарское, Цимлянское и др. Продолжительность периода с ледовыми явлениями на водохранилищах Волги, Камы, Днепра, Дона, Оби и Ангары различна и колеблется в широких пределах [Донченко, 1971].

Специфической особенностью ледовых условий на водохранилищах является оседание льда на дно при их сработке в зимний период. Лед, опустившийся на дно, смерзается с грунтом. При этом происходит массовая гибель молоди рыб и донных беспозвоночных. Занимая на некоторых водохранилищах сотни километров, лед при всплытии в период весеннего наполнения их служит существенным фактором в переформировании рельефа дна и донных отложений, в изменении условий жизни донной фауны.

Своеобразие гидрологических условий водохранилищ обуславливает изменения гидрохимического режима вод. При замедленном водообмене происходит снижение цветности воды. Так, в Учинском водохранилище при полугодовом отстое цветность понижалась с 58 до 33° [Францев, 1959]. По расчетам в Рыбинском водохранилище снижение цветности за тот же срок составляет около 30% от исходной [Рыбинское водохранилище..., 1972].

Цветность воды является одной из существенных характеристик для оценки содержания органического вещества. Ее значения, а следовательно, и содержания органического вещества как по сезонам года, так и в отдельных водохранилищах сильно варьируют. Так, в Ивановском водохранилище крайние значения цветности изменяются от 26 до 165°, в Угличском — от 15 до 100°, а в Рыбинском — от 20 до 230°.

Существенно отличается от речных газовый режим водохранилищ. Содержание растворенного кислорода в равнинных водохранилищах хотя и не достигает обычно полного насыщения, но остается на уровне, благоприятном для жизни и развития аэробных организмов. В целом для водохранилищ характерна недонасыщенность воды кислородом на 10—20%. Летом в результате интенсивного окисления автохтонного и аллохтонного органического вещества, а также восстановленных соединений, поступивших из донных отложений, недонасыщенность воды кислородом возрастает до 20—40%.

При температурной стратификации в весенне-летний период содержание кислорода в придонных слоях воды может понижаться до десятых долей мг/л. В поверхностных же слоях воды в это же время может иметь место перенасыщение воды кислородом за счет процессов фотосинтеза. Обычно в водохранилищах периоды кислородной, как и температурной, стратификации непродолжительны.

Зимой при питании водохранилищ грунтовыми водами, обедненными кислородом, при наличии ледового покрова наблюдается ухудшение кислородного режима. В отдельных водохранилищах на ряде участков отмечаются случаи дефицита кислорода и связанные с ним заморные явления [Мейснер, 1971].

Солевой состав водохранилищ в отличие от газового режима при зарегулировании стока существенных изменений не претерпевает, но обычный сезонный ход динамики содержания солей нарушается. Это проявляется в уменьшении внутригодовых колебаний в содержании главных компонентов солевого состава и сумме солей. Изменение содержания и состава солей наиболее ощутимо в водохранилищах, замыкающих каскады, и с длительным регулированием стока, таких, как Рыбинское.

Содержание основных биогенных элементов, прежде всего азота и фосфора, в водах водохранилищ подвержено более значительным изменениям, чем основной солевой состав. Для характеристики режима биогенных элементов приведены некоторые сведения о содержании азота и фосфора, соотношении их форм для ряда водохранилищ различных климатических зон. Наличие азота для во-

дохранилища волжского каскада на примере Рыбинского характеризуется следующими цифрами. Общий азот составляет в среднем 1,21 мг/л. Большая часть (0,85 мг/л) находится в форме органических соединений. Преобладающие формы минерального азота — нитратный (0,21 мг/л) и аммонийный (0,15 мг/л). Зимой и весной нитратный и аммонийный азот находятся примерно в равном количестве. Летом и осенью при общем понижении минерального азота последний находится преимущественно в форме нитратов [Рыбинское водохранилище... 1972]. Аналогично по содержанию суммарного минерального азота Волгоградское водохранилище, замыкающее волжский каскад [Сиденко, 1971].

Содержание минерального азота в днепровских водохранилищах значительно выше, чем в волжских. Так, в первые годы образования Киевского водохранилища его вода характеризовалась высоким содержанием аммонийного азота (0,31—1,94 мг/л). Преобладание аммонийного азота отмечено и в Каховском водохранилище, где в летние месяцы достигало 3,70 мг/л, в то время как нитратного не превышало 1,00 мг/л [Алмазов и др., 1967]. В Цимлянском водохранилище, воды которого относительно богаты связанным азотом, содержание общего азота колебалось от 1,22 до 3,05 мг/л, при этом на минеральный азот приходилось лишь 0,09—0,42 мг/л. Преобладающей формой минерального азота были нитраты, а количество аммонийного азота не превышало 0,05 мг/л. Как и в Рыбинском водохранилище, большая часть азота в Цимлянском находится в форме органических соединений.

Важная роль в биологических процессах водохранилищ принадлежит фосфору. Водохранилища, бедные по содержанию общего фосфора и фосфатов (Рыбинское, Горьковское, Мингечаурское), менее продуктивны. Водохранилища с более высокой концентрацией фосфора при близком содержании соединений азота значительно продуктивнее. Наличие общего фосфора в водохранилищах колеблется в широких пределах. Так, в Рыбинском водохранилище концентрация общего фосфора равна 20—50 мкг/л, в Киевском — достигает 160 мкг/л, в Цимлянском — колеблется от 100 до 200 мкг/л, а в Каховском — достигала 430 мкг/л [Драчев и др., 1974].

Содержание растворенного минерального фосфора в водохранилищах обычно значительно ниже, чем общего. В весенних водах, заполняющих волжские водохранилища, оно колеблется около 15—20 мкг/л. Летом во время массового развития фитопланктона его количество снижается до аналитического нуля. Осенью отмечается некоторое их повышение, а зимой наступает годовой минимум.

Сохраняя общий ход колебаний в году, южные водохранилища имеют повышенное содержание растворенного минерального фосфора. Так, в летние месяцы количество его в Волгоградском водохранилище не снижается ниже 10 мкг/л [Сиденко, 1971]. Еще выше содержание соединений фосфора в водохранилищах днепровского каскада, где максимальные величины фосфора наблюдаются летом. Концентрация растворенного минерального фосфора в этом

сезоне в Киевском водохранилище достигает 80 мкг/л, а в Каховском — 200 мкг/л.

Особенно высокое содержание фосфатов в водах водохранилищ наблюдается в первые годы их создания, когда биогенные элементы освобождаются при распаде органического вещества затопленной растительности и вместе с легкоподвижными органическими веществами затопленных почв создают условия, благоприятные для евтрофирования водоемов.

Многие абиотические факторы, и прежде всего биогенные элементы, оказывают определяющее влияние на продуктивность и качество воды в водохранилищах. В связи с этим обстоятельством изучению особенностей круговорота последних уделяется пристальное внимание [Былинкина, Трифонова, 1982].

Особенности гидрологических процессов в водохранилищах приводят не только к изменению гидрохимических показателей. Они обуславливают неоднородность структуры вод этих водоемов. На примере волжских водохранилищ установлено наличие в них качественно различных водных масс, существующих длительное время и хорошо различающихся между собой по ряду характеристик. Так, в Рыбинском водохранилище четко выделяются воды Волги, Мологи, Шексны и центральной части водоема. Их сезонная динамика сводится к следующему. К концу весеннего наполнения водоема водная масса его центральной части имеет минимальный объем. Летом ее объем резко увеличивается в основном за счет трансформации речных вод, в осенний период — достигает максимума. С началом зимней сработки водохранилища объем этой водной массы снова уменьшается, достигая минимума в конце весны. Обратную картину представляет динамика речных вод. В отдельные сезоны четко прослеживается неоднородность водной толщи и по вертикали. Все это свидетельствует о том, что водные массы в водохранилищах обладают определенной устойчивостью, которая прямо и косвенно оказывает влияние на все физические, химические и биологические процессы в этих водоемах [Буторин, 1969].

Анализ абиотических факторов жизни и особенностей гидрологических процессов в водохранилищах показывает, что они принципиально отличаются от таковых исходных водоемов, обуславливают более высокую по сравнению с ними общую биологическую продуктивность. Их учет при разработке и осуществлении мероприятий, направленных на более полное использование биологических ресурсов водохранилищ и повышение их рыбопродуктивности, имеет важное значение.

## ЛИТЕРАТУРА

- Амзатов А. М., Денисов А. И., Майстренко Ю. Г. и др. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев: Наук. думка, 1967. 316 с.
- Былинкина С. С., Литвинов А. С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона.— В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 217—223.
- Трифонова И. С. Полевые исследования вдоль береговых течений у приглубого берега

- на Кайраккумском водохранилище.— Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1962, вып. 98, с. 247—260.
- Боровкова Г. Н., Никулин П. И., Широков В. М.* Куйбышевское водохранилище: (Физико-географическая характеристика). Куйбышев, 1962. 90 с.
- Буторин Н. В.* Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 319 с.
- Буторин Н. В., Зиминова Н. А., Курдин В. П.* Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 158 с.
- Буторин Н. В., Курдина Т. Н.* Характеристика гидрологических сезонов Рыбинского водохранилища.— В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1965, с. 300—316.
- Буторин Н. В., Курдина Т. Н.* Особенности температурного режима Ивановского водохранилища в условиях искусственного подогрева.— В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л.: Наука, 1975, с. 70—142.
- Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С.* Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982. 224 с.
- Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф.* и др. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока.— В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северодвинской водных систем. Л.: Наука, 1982, с. 150—167.
- Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Круговорот биогенных элементов и проблемы качества воды водохранилищ Волги.— В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северодвинской водных систем. Л.: Наука, 1982, с. 259—270.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 921 с.
- Донченко Р. В.* Ледовый режим водохранилищ СССР.— Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1971, вып. 187, с. 3—108.
- Драчев С. М., Буторин Н. В., Былинкина А. А.* Факторы, определяющие качество воды в водохранилищах.— В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л.: Наука, 1974, с. 3—18.
- Законнов В. В.* Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1981, № 51, с. 68—72.
- Кудерский Л. А.* Влияние гидростроительства на рыбное хозяйство.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 115, с. 4—16.
- Курдин В. П.* Основные положения о процессах образования и распределения грунтов в верхневолжских водохранилищах.— В кн.: Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 10, с. 53—60.
- Курдин В. П., Зиминова Н. А.* Об изменениях в грунтовом комплексе Рыбинского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1968, №2, с. 38—40.
- Литвинов А. С.* Некоторые данные о ветровых течениях в Рыбинском водохранилище.— В кн.: Сборник работ Рыбинской ГМО. Л.: Гидрометеиздат, 1966, вып. 3, с. 50—60.
- Литвинов А. С.* О распространении волн попусков в нижнем бьефе Угличской ГЭС.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1968, № 2, с. 26—30.
- Матарзин Ю. М.* Проблемы комплексных географо-гидрологических исследований формирования крупных водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Пермь: Перм. ун-т, 1971. 46 с.
- Матарзин Ю. М., Богословский Б. Б., Мацкевич И. К.* Гидрологические процессы в водохранилищах. Пермь: Перм. ун-т, 1977. 90 с.
- Матарзин Ю. М., Богословский Б. Б., Мацкевич И. К.* Гидрологические процессы в верхних и нижних бьефах гидроузлов. Пермь: Перм. ун-т, 1978. 90 с.
- Мейснер Е. В.* Зимний кислородный режим Ивановского водохранилища и канала им. Москвы в связи с ледовыми различиями в их эксплуатации.— В кн.: Материалы 1-й конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 40—46.
- Мировой водный баланс и водные ресурсы земли. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 638 с.
- Поддубный А. Г.* О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ.— В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1963, с. 184—194.

- Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 307 с.
- Пышкин Б. А., Максимчук В. А., Цайтц Е. С.* Исследование вдоль берегового движения наносов на морях и водохранилищах. Киев: Наук. думка, 1967. 142 с.
- Рейзвих В. Н.* Некоторые черты гидрологического режима водохранилищ Узбекистана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: Ташк. ун-т, 1968.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 360 с.
- Сиденко В. И.* Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, вып. 10, с. 2—22.
- Сметанич В. С.* Водохранилища СССР. М., 1974. 103 с.
- Судольский А. С.* Вдольбереговые течения на отмелях водохранилищ.— Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1963, вып. 106, с. 174—181.
- Филатова Т. Н.* Исследование течений в озерах и водохранилищах. Л.: Гидрометеоздат, 1972. 319 с.
- Фомичев И. Ф., Литвинов А. С.* Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень.— Вод. ресурсы, 1980, № 4, с. 108—119.
- Францев А. В.* Очистной эффект Учинского водохранилища и некоторые пути его повышения.— В кн.: Тр. VI совещ. по пробл. и биологии внутр. вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 247—259.
- Чигиринский П. Ф.* Исследование гидрометеорологических условий образования волн и течений в Куйбышевском водохранилище.— В кн.: Сборник работ Комсомольской ГМО. Л.: Гидрометеоздат, 1971, вып. 9, с. 121—155.
- Шварцман А. Я.* Вопросы динамики зоны волноприбойя.— Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1965, вып. 124, с. 91—101.
- Ярославцев Н. А.* К вопросу о течениях в береговой зоне водохранилищ.— В кн.: Сборник работ Горьковской и Волжской ГМО. Л.: Гидрометеоздат, 1967, вып. 4, с. 12—27.

УДК 556.551.4+574.605

## ЗНАЧЕНИЕ МЕЛКОВОДИЙ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Н. В. БУТОРИН, С. М. УСПЕНСКИЙ

Характерной особенностью водохранилищ, особенно на равнинных реках, является образование обширных мелководных участков. На этих участках происходит сложное взаимодействие динамических процессов, затрагивающих водную массу, дно и берега, что обуславливает коренное отличие гидробиологического режима от такового глубоководных районов.

По отношению к общей площади зеркала водохранилищ площадь мелководий составляет в среднем 16%, изменяясь в отдельных физико-географических районах от 5% (Закавказье) до 30% (Средняя Азия), достигая в отдельных равнинных водохранилищах до 50% в некоторые сезоны года [Виноградова, 1972]. Общие представления о площади мелководных участков отдельных водохранилищ дает табл. 1.

Площади мелководных участков в водохранилищах не остаются постоянными. На примере некоторых водохранилищ, используя

ТАБЛИЦА 1. Площадь мелководий некоторых крупных водохранилищ

Водохранилище	Площадь зеркала при НПУ, км <sup>2</sup>		Площадь мелководий глубиной до 2 м		Водохранилище	Площадь зеркала при НПУ, км <sup>2</sup>		Площадь мелководий глубиной до 2 м	
	км <sup>2</sup>	% к площади зеркала при НПУ	км <sup>2</sup>	% к площади зеркала при НПУ		км <sup>2</sup>	% к площади зеркала при НПУ	км <sup>2</sup>	% к площади зеркала при НПУ
Иваньковское	330	160	48		Новосибирское	1070	180	16	
Угличское	250	90	36		Братское	5470	270	5	
Рыбинское	4550	950	21		Красноярское	2000	90	4,5	
Горьковское	1590	400	25		Киевское	920	380	42	
Куйбышевское	6450	1040	16		Кременчугское	2250	410	18	
Саратовское	1830	320	18		Днепродзержинское	570	180	31	
Волгоградское	3120	480	18		Днепровское	410	160	38	
Цимлянское	2900	320	12		Каховское	2160	90	4	
Камское	1915	400	21		Бухтарминское	5490	590	11	
Воткинское	1070	140	14		Кайраккумское	510	180	36	
					Хузапское	140	50	34	

данные Д. П. Финарова [1971], С. М. Успенский показал, что прирост площадей мелководий за 10—25-летний период эксплуатации водоемов в основном происходит за счет переформирования берегов и составляет 0,5—5%, а на некоторых достигает 12—23% (табл. 2). С учетом затухания этого процесса во времени прирост мелководий можно принять равным 5% от их первоначальной площади. На основании приведенных данных площадь мелководий крупнейших водохранилищ, определенная от НПУ по 2-метровой изобате, к 1976 г. составляла 11,6 тыс. км<sup>2</sup>.

В действительности на всех водохранилищах уровень в течение года изменяется, поэтому площадь мелководий является величиной переменной и колеблется в больших размерах. Это легко проследить на примере не только отдельных водохранилищ, но и их каскадов. В табл. 3 приведены площади мелководий водохранилищ в некоторых каскадах от уреза воды при НПУ до 2-метровой изобаты, а также максимальные их размеры в диапазоне предельно низких уровней, характерных для летнего (горизонт навигационной сработки) и зимнего (горизонт мертвого объема) периодов с разделением их на обводненные и осушенные участки. Это принципиально важно, так как в отличие от обводненных осушенные мелководья представляют собой качественно своеобразный ландшафтный элемент, характерный особенно для равнинных водохранилищ. Осушенные мелководья характеризуются своеобразием режимных характеристик, грунтового комплекса, на них происходит формирование специфической флоры и фауны. Характерная черта таких мелководий — промерзание в зимнее время грунтов осушенных участков и зарастание наземной растительностью в летний период. При этом важным фактором является не только величина

ТАБЛИЦА 2. Изменение площади мелководий на некоторых водохранилищах СССР

Водохранилище	Год наполнения (в скобках — период эксплуатации до 1976 г.)	Площадь мелководий, км <sup>2</sup>	Прирост площади мелководий, км <sup>2</sup> / то же, % от площади мелководий
Рыбинское	1949 (27)	950	4,1/0,4
Горьковское	1957 (19)	396	6,5/1,6
Куйбышевское	1957 (19)	1040	23,7/2,3
Волгоградское	1960 (16)	480	17,8/3,7
Цимлянское	1953 (23)	320	38,1/12,1
Камское	1956 (30)	400	8,5/2,4
Воткинское	1964 (12)	140	4,8/3,4
Новосибирское	1959 (17)	180	4,9/2,8
Киевское	1966 (9)	380	6,0/1,6
Днепровское	1933 (43)	160	8,2/5,2
Каховское	1958 (18)	90	22,1/23,7

площади затопляемых и осушаемых ежегодно мелководий, но и время начала и конца осушения или затопления, а также общая продолжительность того или иного периода.

Суммарная площадь мелководий рассмотренных водохранилищ достигает 5800 км<sup>2</sup> (см. табл. 3). В водохранилищах волжского каскада мелководья составляют 19,0% от их площади при НПУ, в Днепровском — 20,6%, в Даугавском — 16,0 и в Ангарском — 4,2%. Наличие мелководных участков на водохранилищах связано прежде всего с особенностями морфологии и морфометрии ложа, а также с уровенным режимом, поэтому определенных закономерностей в распределении их по акватории водоемов не наблюдается. Так, по данным Ю. М. Матарзина, Н. Б. Сорокиной [1970], площадь мелководий Камского водохранилища в верхнем районе составляет 191,3 км<sup>2</sup>, а к плотине уменьшается до 64,2 км<sup>2</sup>. На расположенном рядом с ним Воткинском водохранилище в верхнем районе она равняется 84 км<sup>2</sup>, а к плотине увеличивается до 93 км<sup>2</sup>. В Ивановском водохранилище Шошинский плёс, расположенный в его средней части, включает более 50% всех мелководий этого водоема.

Занимая обширные площади, располагаясь между глубоководными участками водоема и его прибрежной территорией, мелководья представляют собой своеобразные биотопы, часто включающие элементы реки, озера, болота, пашни, луга или выгонов. Вследствие этого мелководья неоднородны. Их специфика определяется гидрологическим режимом затопленных территорий, степенью и особенностями зарастания высшей водной растительностью.

Все это влияет на их биологический режим, роль которого в продуктивности водохранилищ весьма существенна. Велико и общелимнологическое значение мелководий. Прежде всего они оказы-



ТАБЛИЦА 3. Площадь мелководий крупных водохранилищ при различных уровнях воды

Водохранилище	НПУ				Уровень навигационной сработки				Уровень зимней сработки			
	отметка, м	площадь водохранилища, км <sup>2</sup>	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь мелководий от площади водохранилища, %	понижение уровня, м	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь обводненных мелководий, км <sup>2</sup>	площадь осушенных мелководий, км <sup>2</sup>	понижение уровня, м	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь обводненных мелководий, км <sup>2</sup>	площадь осушенных мелководий, км <sup>2</sup>
<b>Волжский каскад</b>												
Иваньковское	124	330	160	47,7	2,3	240	70	170	4,5	280	40	240
Угличское	113	250	90	35,7	—	90	90	—	5,5	180	20	160
Рыбинское	102	4 550	950	20,9	2,5	2010	840	1170	4,9	2870	710	2160
Горьковское	84	1 590	400	24,9	1,0	560	350	210	3,0	840	280	560
Куйбышевское	53	6 450	1040	16,1	4,0	2860	850	2010	7,5	3940	560	3380
Саратовское	28	1 830	320	17,6	0,5	420	330	90	1,0	500	330	170
Волгоградское	15	3 120	480	15,5	2,0	870	390	480	3,0	1050	350	700
Итого	—	18 120	3440	—	—	7050	2920	4130	—	9660	2290	7370
<b>Камский каскад</b>												
Камское	108,5	1915	400	20,9	2,5	820	320	500	7,5	1460	200	1260
Воткинское	89	1070	140	13,2	2,0	250	110	140	4,0	310	140	250
Итого	—	2985	540	—	—	1070	430	640	—	1770	340	1510
<b>Днепровский каскад</b>												
Киевское	103	920	380	41,7	1,0	450	270	180	1,5	480	230	250
Капевское	91,5	640	210	31,9	—	190	190	—	0,5	250	180	70
Кременчугское	81	2250	410	18,2	2,0	800	420	380	5,3	1470	370	1100
Днепродзержинское	64	570	180	31,4	—	180	180	—	1,0	230	130	100
Днепровское	51,4	410	160	38,5	—	170	170	—	2,9	270	60	210
Каховское	16	2160	90	4,3	2,0	310	200	110	3,3	510	270	240
Итого	—	6950	1430	—	—	2100	1430	670	—	3210	1240	1970

ТАБЛИЦА 3. (окончание)

Водохранилище	НПУ				Уровень навигационной сработки				Уровень зимней сработки			
	отметка, м	площадь водохранилища, км <sup>2</sup>	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь мелководий от площади водохранилища, %	понижение уровня, м	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь обводненных мелководий, км <sup>2</sup>	площадь осушенных мелководий, км <sup>2</sup>	понижение уровня, м	площадь мелководий, км <sup>2</sup>	площадь обводненных мелководий, км <sup>2</sup>	площадь осушенных мелководий, км <sup>2</sup>
Даугавский каскад												
Плявиньское	72	40	6	17,1	—	6	6	—	5,0	13	2	11
Кегумское	32	20	5	20,8	—	5	5	—	1,6	8	6	—
Рижское	18	40	5	15	—	6	6	—	1,0	7	5	2
Итого	—	100	16	—	—	17	17	—	—	28	13	15
Ангарский каскад												
Иркутское	457	150	15	9,1	1,0	16	10	6	1,5	16	6	10
Братское	402	5470	270	4,9	1,0	450	300	150	1,5—10,0	930	670	260
Усть-Илимское	296	1920	130	6,8	—	130	130	—	1,5	200	80	110
Итого	—	7540	315	—	—	596	440	156	—	1146	756	380

вают влияние на температурные условия водохранилищ. Годовой и сезонный ход температуры на них весьма динамичен. Мелководья отличаются от глубоководных частей водоемов более ранним прогревом в весеннее время, наиболее высокими температурами летом и ранним охлаждением осенью, причем изменение температуры на них за короткое время охватывает всю водную толщу, включая верхний слой донных отложений. Весьма своеобразен зимний температурный режим мелководий. При неблагоприятных условиях, в суровые и малоснежные зимы, на водохранилищах, расположенных в умеренных широтах, отрицательные температуры в поверхностном слое грунта осушенных мелководий могут достигать  $-10-15^{\circ}\text{C}$ , что приводит к почти полной гибели зимующих в них животных. Несмотря на это, изучение мелководий водохранилищ и роли их в биопродукционных процессах уделяется недостаточно внимания. Мелководья водохранилищ до сих пор остаются слабоизученными объектами, практически отсутствует строгое определение понятия «мелководье». Большинство исследователей под мелководьем понимают часть акватории водоема, ограниченную 2-метровой изобатой [Потапов, 1959; Авакян и др., 1970; Корелякова, 1970; Мельникова, 1970; Вендров, 1972]. Естественно, такое определение понятия мелководья условно, но, учитывая, что многие равнинные водохранилища имеют навигационную сработку 2 м и менее, ограничение площади мелководий 2-метровой изобатой от НПУ по крайней мере для вегетационного периода может быть оправдано.

В библиографическом обзоре литературы по водохранилищам В. С. Сметанича [1974] из 16 тыс. публикаций только 182 в той или иной степени касаются мелководий. Общелимнологические проблемы мелководий, помимо отдельных статей, освещаются в монографиях: И. А. Кибальчич [1965], В. М. Багнюк и др. [1972], Рыбинское водохранилище и его жизнь [1972], Ивановское водохранилище и его жизнь [1978], Волга и ее жизнь [1978], Н. В. Зимбалевская и др. [1979] и Ю. Г. Егоров [1980].

Закономерности эволюции зарастания мелководий в зависимости от возраста, геоморфологических особенностей водохранилищ, окружающего ландшафта и других факторов нашли отражение в работах А. П. Богачева [1950], А. А. Потапова [1954, 1962], В. А. Экзерцева [1958, 1961], Ю. М. Матарзина, Н. Б. Сорокиной [1970], Н. Б. Сорокиной [1970], Т. К. Небольсиной [1974], К. К. Зерова [1976], И. Л. Кореляковой [1977], В. М. Катанской [1979] и др.

Биологический режим и рыбохозяйственное значение мелководий водохранилищ обстоятельно рассмотрены в некоторых сборниках [Рыбохозяйственное значение мелководий волжских водохранилищ 1974], а также в отдельных публикациях, среди которых представляют интерес работы Л. К. Ильиной, Н. А. Гордеева [1971], П. Г. Сухойвана [1971], П. Г. Сухойвана, А. Ф. Ляшенко [1970], Э. П. Цыплакова [1974]. Но в общей сложности работ, посвященных исследованию биологического режима мелководий и их значению в биопродуктивности водохранилищ, крайне мало.

Своеобразие мелководий и их биологического режима в значительной мере определяется процессами формирования этих природных объектов. Одним из важнейших факторов образования и формирования мелководий являются геодинамические процессы. Образование водохранилищ приводит к возникновению принципиального противоречия между долиной реки, сформированной в процессе ее палеоразвития, и гидрологическим режимом нового водоема. Переход к нему с точки зрения эволюционного развития природных процессов мгновенен во времени и практически равносителен геологическому катаклизму, в процессе которого происходит преобразование исходной формы первичного склона (надводной и подводной его частей); продукты абразии берегов и поступающие из других источников наносы, транспортируемые вдольбереговыми течениями, образуют аккумулятивные формы, обладающие активными берегозащитными функциями. В результате с течением времени образуется динамически устойчивая к новому гидрологическому режиму форма берегового склона, подводной частью которой является мелководье.

Интенсивность проявления этих процессов зависит от генетического типа берега, преобладающего геологического процесса, уклонов берегового склона и литологии и в конечном итоге приводит к образованию абразионных, абразионно-аккумулятивных и аккумулятивных отмелей — мелководий [Печеркин, 1959, 1969]. Несмотря на тесную взаимосвязь в развитии абразионных и аккумулятивных процессов в водохранилищах прослеживаются отличительные особенности формирования аккумулятивных мелководий. Наиболее интенсивно процессы аккумуляции взвешенных и влекомых наносов, особенно в прибрежной мелководной зоне, происходят в период становления подводного рельефа, когда из-за несоответствия формы заполняемой чаши новым гидродинамическим условиям наиболее интенсивно происходят абразионные процессы. Формирование ложа водоема в этот период, включая мелководья, сводится к выравниванию поверхности дна. Характер процесса в значительной мере определяется особенностями начального рельефа ложа.

Аккумулятивное развитие свойственно мелководьям, генетическая основа которых представлена прилегающими к низким берегам поймой, надпойменными террасами, склонами озерных впадин. Долинные речные водохранилища, к которым относится большинство водохранилищ волжско-камского и днепровского каскадов, имеют большие площади таких мелководий. Эти мелководья характеризуются значительной шириной и малыми уклонами дна, не превышающими 1—3°. Они располагаются в устьях малых и крупных притоков, заливах, образованных небольшими балками и оврагами, а также иногда в открытых частях водоема и около островов.

Аккумулятивные процессы наблюдаются как на защищенных, так и на открытых мелководьях, однако протекают они по-разному. Аккумулятивное развитие открытых мелководий происходит в основном под влиянием вдольбереговых течений, обуславливающих перенос наносов и переотложение продуктов разрушения бере-

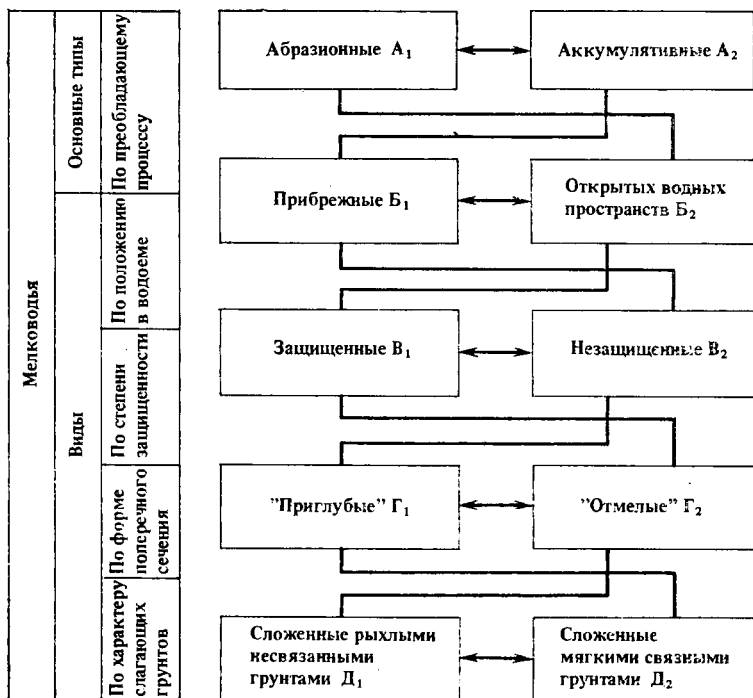
гов. Гидродинамическая активность водных масс является решающим фактором их формирования.

На формирование аккумулятивных защищенных мелководий, особенно на водохранилищах с большим в безледный период понижением уровня, преобладающее влияние оказывает не гидродинамическая активность водной массы, а поступление материала с водами половодья и дождевых паводков, его перераспределение в период подвижек льда за счет ветровых процессов, отмирания водной и прибрежно-водной растительности. Это приводит к образованию лугово-болотных и болотных отложений, накоплению в верхних горизонтах донных отложений легкоусвояемых форм фосфора, калия, общего азота, органических веществ, и тем самым поддерживается плодородие затопленных почв на этих мелководьях [Виноградов, 1978].

По исследованиям В. Н. Андриенко [1980], дерново-подзолистые легкосуглинистые почвы мелководий на Ивановском водохранилище сохранили свое естественное плодородие, находясь под водой более 30 лет. Это несомненно оказывает влияние на развитие биологических процессов, и прежде всего зарастание мелководий высшей водной растительностью. Различие мелководий по генезису, большое разнообразие экологических условий вызывают необходимость классификации мелководий. Попытки создания классификационных схем мелководий водохранилищ предпринимались многими исследователями. В. А. Экзерцев [1958] и А. А. Потапов [1962] подразделяют мелководья по их защищенности от ветроволнового воздействия (защищенные, незащищенные), по условиям зарастания. С. А. Владыченский [1958] классифицирует их по характеру исходных затопленных почв при образовании водохранилища. Аналогичный принцип использует И. Л. Корелякова [1977]. А. Б. Авакян и др. [1970] делят мелководья на искусственные и естественные, а Г. Л. Мельникова [1970] наряду с учетом планового положения мелководий на акватории водохранилища и защищенности их от ветроволнового воздействия при классификации мелководий учитывает уровневый режим и степень влияния водосбора.

Не останавливаясь подробно на анализе предложенных классификационных схем мелководий водохранилищ, отметим, что все они далеки от универсальности и до сих пор существует необходимость разработки достаточно полной и удобной для практического использования классификации мелководий. Предпринимая очередную попытку в этом направлении, в основу классификационной схемы мелководий мы положили ведущие процессы их образования — абразию и аккумуляцию [Успенский, 1981]. В зависимости от них четко выделяются два типа мелководий: абразионные и аккумулятивные. Поскольку эти два процесса часто взаимосвязаны, то, естественно, возможен переходный, абразионно-аккумулятивный тип мелководий (см. рисунок).

Следующей таксономической единицей в предлагаемой классификации является вид мелководий. При его определении используются следующие признаки или показатели.



Классификационная схема мелководий для целей их хозяйственного использования [по: Успенский, 1981]

*Положение мелководья в водоеме.* Выделяются прибрежные мелководья, примыкающие к берегам или островам, и мелководья открытых водных пространств, представляющие собой поднятия рельефа, разрушенные острова, затопленные гривы и т. п.

*Степень защищенности мелководья.* Выделяются защищенные мелководья, когда волновое воздействие и течение не оказывают решающего влияния, и незащищенные мелководья, подверженные активному гидродинамическому воздействию водных масс открытой части водоема.

*Уклон дна.* Данный признак позволяет выделить приглубые мелководья с уклоном дна, превышающим 3—4°, когда угол первичного склона больше угла естественного откоса в подводном состоянии и отмели мелководья с углом первичного склона, меньшим такового естественного откоса в подводном состоянии.

Особенности донных отложений позволяют выделить мелководья, сложенные рыхлыми, несвязанными грунтами (гравий, галька, песок) и сложенные мягкими связанными грунтами (глина, суглинок, супесь и т. п.).

Такая классификация мелководий учитывает не только основные процессы, обуславливающие их формирование, но и специфи-

ку экологических условий на них, определяющих развитие биологических процессов. Кроме того, она позволяет выявить наиболее оптимальные направления хозяйственного использования мелководий и прилегающих к ним территорий побережья.

Каждому типу мелководий свойственны особенности биологического режима, которые наглядно проявляются в их зарастании высшей водной растительностью. Процесс зарастания мелководий начинается с создания водохранилищ. Он обусловлен совокупным действием многих факторов: физико-географическими условиями, характером исходных биотопов, типом мелководья и особенностями их морфометрии, уровенным режимом, наличием зачатков растительности и т. п. При зарастании мелководий каждый перечисленный фактор может быть лимитирующим.

В первые годы образования водохранилищ определяющую роль в зарастании мелководий играют природные условия, и прежде всего солнечная радиация, от которой зависит урожайность фитоценозов различных видов. Физико-географические условия определяют наличие различных видов зачатков высшей водной растительности. Так, обилие озер и болот не только на пойме, но и на водоразделах водохранилищ в зоне лесов умеренного климата обеспечивает семенным материалом водохранилища и способствует зарастанию их мелководий. На мелководьях наблюдается быстрое распространение погруженных, неприкрепленных, воздушно-водных растений. Примером интенсивного зарастания мелководий водохранилищ этой зоны является Ивановское [Иваньковское водохранилище..., 1978; Успенский, Федоров, 1979].

На водохранилищах, расположенных в степной, полупустынной и пустынной зонах, дефицит семян и органов вегетативного размножения водных растений задерживает зарастание мелководий. Так, несмотря на благоприятный уровенный режим и избыток солнечной радиации, зарастаемость мелководий Волгоградского водохранилища составляет лишь около 7% их площади.

Повышенная интенсивность формирования растительного покрова на мелководьях прослеживается в долинных водохранилищах с сильно изрезанной береговой линией. Наиболее благоприятные условия для зарастания создаются в верховьях этих водоемов благодаря поступающим со стоком зачатков и на защищенных мелководьях, особенно в заливах с замедленным водообменом и хорошим прогревом водной массы.

Большинство формаций высших водных растений развивается на мелко- и среднезернистых, в разной степени заиленных песках на крупных алевритах, мелкоалевритных и алеврито-глинистых илах. Гравийные, галечные крупнопесчаные грунты малоблагоприятны для развития растительности и обычно не зарастают или зарастают слабо [Катанская, 1979].

Грунты — не только основа развития зарослей, но и субстрат для многих видов рыб. Ими определяется пригодность мелководий как естественных нерестилищ. Являясь субстратом для размноже-

ния рыб, кормовых организмов, грунты влияют на их видовой состав, обилие и распределение.

Из гидрологических факторов решающее влияние на зарастание мелководий оказывают уровенный режим, и прежде всего сроки наполнения водохранилищ, продолжительность сохранения уровня на максимальной отметке наполнения, величина, интенсивность и особенности летне-осеннего понижения уровня. Уровенный режим определяет развитие зарослей воздушно-водной и погруженной растительности, и его роль в этом процессе хорошо изучена [Потапов, 1959; Гусева, Экзерцев, 1965, 1966; Кутова, 1974; Корелякова, 1977].

В результате взаимодействия перечисленных факторов развитие растительности на мелководьях водохранилищ в настоящее время характеризуется формированием устойчивых группировок, определяющих ее продукцию. Ее объем в отдельных водоемах может быть достаточно велик. Так, по расчетам И. Л. Кореляковой [1977], годовая продукция растительности в органическом веществе для Кременчугского водохранилища составляет 99 тыс. т, для Киевского — 39,6 тыс. т. Для водохранилищ волжского каскада объем годовой продукции высшей водной растительности в органическом веществе составляет около 12,2 тыс. т [Волга и ее жизнь, 1978]. Как на днепровских, так и на волжских водохранилищах ее основная масса представлена воздушно-водной растительностью.

Дальнейшее развитие растительности на мелководьях приведет к более четкому поясному делению зарослей, распространению наиболее устойчивых сообществ, увеличению площадей и особенно к увеличению продуцирования фитомассы воздушно-водных растений. Продуцирование растительности будет проходить за счет формирования густых травостоев с более высокой продуктивностью на 1 м<sup>2</sup>, возрастания доли наиболее продуктивной воздушно-водной растительности и заселения зарослями некоторых, еще не заросших участков мелководий. Однако, как показали исследования И. Л. Кореляковой [1977], в результате постоянного воздействия сдерживающих факторов зарастание мелководий немногим более 50% их площади будет предельным.

Развитие растительности на мелководьях оказывает влияние на общую продуктивность водохранилищ. В зоне зарослей по сравнению с незаросшими мелководьями и глубоководными участками водохранилищ создаются более благоприятные условия для развития водных животных. Животные используют водные растения как субстрат, убежища, а размножающиеся растения вместе с аллохтонным детритом мелководий служат пищей для планктона и бентоса [Мордухай-Болтовский, Экзерцев, 1971]. В зарослях мелководий развивается особая фитофильная фауна, являющаяся кормовой базой для личинок и молоди рыб [Зимбалевская, 1967, 1971].

В Рыбинском и других волжских водохранилищах общее количество беспозвоночных на защищенных зарастающих мелководьях на 1 м<sup>2</sup> водной поверхности в десятки раз больше, чем на глубоководных участках [Волга и ее жизнь, 1978]. По данным Л. Н. Зим-



балеvской [1971], кормовой зообентос в зарослях погруженной растительности на мелководьях днепровских водохранилищ измеряется величинами от сотен миллиграммов до сотен граммов на  $1 \text{ м}^2$ , а биомасса зоопланктона колеблется в пределах  $10\text{--}25 \text{ г/м}^3$ , достигая в некоторых местах  $500\text{--}600 \text{ г/м}^3$ .

Сопоставление водохранилищ с различной степенью зарастания по их биологической продуктивности показывает, что между ними прослеживается вполне определенная зависимость. Так, в Ивановском и Угличском водохранилищах, в которых площадь зарастания составляет  $6\text{--}17\%$  от площади зеркала водохранилищ, биомасса бентоса равна в среднем  $5\text{--}15 \text{ г/м}^2$ , а на других водохранилищах волжского каскада, где площадь зарастающих участков не превышает  $1\text{--}1,5\%$ , наблюдается низкая биомасса бентоса. Обычные ее значения на мелководьях  $1\text{--}3 \text{ г/м}^2$ , а в русловых участках  $3\text{--}5 \text{ г/м}^2$ , редко достигают  $10 \text{ г/м}^2$ . При высокой зарастаемости мелководий водохранилищ днепровского каскада, где она достигает  $15\text{--}30\%$  от площади зеркала, биомасса бентоса составляет  $10\text{--}20 \text{ г/м}^2$  и более.

Большое значение мелководий в биопродуктивности водохранилищ имеет размножение на них большинства фитофильных рыб, развитие и нагул их молоди. Мелководья являются основной рыбопродуцирующей зоной водохранилищ, с которой в различные периоды жизни связаны почти все виды рыб. Исследования П. Г. Сухойван, А. Ф. Ляшенко [1970] и других авторов показали, что в пределах этой зоны воспроизводится  $85\text{--}90\%$  и более общих рыбных ресурсов равнинных водохранилищ.

Общеизвестно, что основную группу рыб в равнинных водохранилищах составляют фитофильные виды, дающие около  $85\text{--}90\%$  общего годового улова. К этой группе относятся лещ, сазан, щука, сом, язь, синец, карась, линь, густера, плотва, красноперка, уклей, представляющие собой типичные фитофилы и, кроме того, судак, берш, окунь, ерш. Все они размножаются на мелководных участках водохранилищ с глубинами от  $10\text{--}25$  до  $100\text{--}250$  см, откладывая клейкую икру на растительность. Обычным субстратом для откладки икры этих рыб является затопленная наземная (луговая, кустарниковая, древесная), а также водная растительность, в том числе полупогруженная, широко распространенная (воздушно-водные растения, тростник, рогоз, камыш, манник, осока и др.) на мелководьях водохранилищ. Большинство указанных видов рыб почти в одинаковой мере используют как отмершую, так и вегетирующую растительность, откладывая икру на различные части растений: стебли, листья, корневую систему, ветки, побеги и на прошлогодние остатки. Хорошим субстратом для нереста многих рыб могут служить и заросли кустарниковых ив.

Мелководья, характеризующиеся преимущественным развитием полупогруженной растительности до глубин  $150$  см, служат в основном для нереста, инкубации икры и нагула личинок, а на больших глубинах, где преобладает погруженная растительность, происходит нагул мальков и сеголетков. На умеренно заросших

участках мелководий происходит нагул не только большей части молоди, но и рыб старших возрастов, от одного до пяти лет, а также взрослых особей щуки, карася, линя, красноперки, отчасти сазана, окуня, густеры и плотвы. Особенно благоприятные условия создаются на мелководьях с разреженным растительным покровом — они наиболее продуктивны по развитию фитопланктона, зоопланктона и бентоса [Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971]. Такие защищенные мелководья представляют собой естественные рыбопитомники и встречаются обычно в верховьях водохранилищ, а также в приустьевых участках малых рек и в крупных заливах, расположенных в средних и нижних частях водохранилищ.

Следует отметить, что разные мелководья и различные типы зарослей играют неодинаковую роль в биопродукционных процессах и, в частности, в естественном воспроизводстве рыб и нагуле их потомства. Густые заросли полупогруженной растительности обычно не используются для нереста, в них не заходят ни взрослые рыбы, ни их молодь, так как на этих участках создается неблагоприятный газовый и термический режим, бедная кормовая база. При малой площади зарастания мелководий многие фитофильные виды рыб не обеспечиваются полностью нерестилищами. Они вынуждены откладывать икру в неблагоприятных для ее развития условиях. Отсутствие нерестилищ приводит к массовому перерождению невыметанной икры и в итоге к резкому уменьшению урожайности молоди рыб. На мелководьях же, не защищенных от волнобоя и лишенных растительности, обитает преимущественно мелкая, непромысловая рыба (бычки, пискари, ерши, тюлька и др.).

На основании литературных данных [Поддубный, 1971; Исаев, Карпова, 1980] нами предпринята попытка выявления наиболее оптимальных условий естественного воспроизводства промысловых рыб на мелководьях водохранилищ (табл. 4). Оказалось, что, за исключением абразионных, приглубых и открытых мелководий, все их разновидности пригодны для нереста основных промысловых рыб и при прочих благоприятных условиях используются для воспроизводства, но эффективность этого использования во многом определяется наличием субстрата и особенностями гидрологического режима.

Многолетними исследованиями установлено, что для обеспечения нормального икрометания и нагула молоди фитофильных видов рыб, нагула взрослых фитофильных и нефитофильных рыб площадь зарастающих мелководий должна составлять в среднем до 10% общей площади водохранилища. Для более крупных и глубоководных водохранилищ эта величина может понижаться до 7%, а для небольших составлять 10% [Сухойван, Лященко, 1970].

Мелководья водохранилищ являются не только местом нереста и нагула рыб, но и используются как рыболовные угодья. Плотные концентрации мелкочастиковых видов рыб в весенний период дают возможность без больших затрат повысить их добычу. Так, в Куйбышевском водохранилище уловы плотвы и густеры на мелководных участках достигают 17—18 тыс. ц [Цыплаков, 1974]. Сущест-

ТАБЛИЦА 4. Основные требования к условиям воспроизводства некоторых видов промысловых рыб на мелководьях водохранилищ

Вид	Тип мелководий	Субстрат	Скорость течения, см/с	Температура, °С	Глубина, м	Максимальная навигационная сработка уровня (м), продолжительность стояния уровня от наивысшего весеннего наполнения, % от безледного периода			
						до 0,5	0,5—2,0	2,0—3,5	более 3,5
						80—100	60—80	40—60	20—40
Лещ Судак Плотва	Аккумулятивное, прибрежное защищенное, отмелое, сложенное рыхлыми несвязанными или мягкими связанными грунтами	Растительный	0:10	11—15	0,2—2,0	++	++	+	—
		Произвольный	0:20	12—25	0,5—3,0	++	++	+	—
		Растительный	0:10	10—12	0,1—1,0	++	++	+	—
Сазан	Аккумулятивное, прибрежное, защищенное, приглубное, сложенное несвязанными или мягкими связанными грунтами	»	0:10	18—20	до 0,5	++	+	—	—
Окунь Щука	Аккумулятивное, прибрежное защищенное, отмелое, сложенное рыхлыми несвязанными или мягкими связанными грунтами	Произвольный	0:10	6—10	0,5—2,5	++	++	+	—
		Растительный	0:20	7—10	0,2—1,0	++	++	+	—

Примечание. (++) — благоприятные условия нереста; (+) — менее благоприятные; (—) неблагоприятные.

венны они и на Рыбинском водохранилище. Совершенствование технических возможностей промысла этих видов рыб может не только повысить общие уловы, но представит возможность более направленного формирования ихтиофауны водохранилищ.

В биопродуктивности мелководий отдельных водохранилищ существенную роль играют водоплавающие и болотные птицы. Мелководья используются ими как места гнездовых, нагула и обитания. Так, в Кременчугском водохранилище, по данным П. П. Ревы [1972], водно-болотные угодья для птиц составляют 68% площади мелководий. Заросли высшей растительности служат кормовой базой и местами обитания для некоторых пушных млекопитающих животных, таких, как ондатра, мощные корневища ряда растений используются в пищу нутрий и кабанам.

Птицы являются в большинстве случаев промежуточными хозяевами паразитов рыб, поэтому при их появлении на заросших участках мелководий создаются наиболее благоприятные условия для развития паразитов и их контакта с хозяевами — промежуточными и окончательными.

Биологический режим водоема и его продуктивность зависят от ряда причин. Из них существенное значение имеет качество воды. В силу промежуточного положения между прибрежной территорией суши и глубоководными участками водохранилищ мелководья, особенно заросшие высшей водной растительностью, играют роль механического фильтра. На них задерживаются различные предметы, взвешенные в воде вещества минерального и органического происхождения. В результате прохождения воды через заросли мелководий ее прозрачность увеличивается [Кокин, 1962б].

Большинство широко распространенных высших водных растений способствует очищению воды от загрязнения фенолами, нефтью, тяжелыми металлами и радиоактивными отходами. В процессе жизнедеятельности растения, разлагая или усваивая эти вещества, изымают их из воды. Так, в процессах самоочищения воды от нефтяного загрязнения растительность является, с одной стороны, механическим фильтром, задерживающим взвешенную и пленочную нефть, а с другой — участвует в процессах разложения нефтепродуктов за счет деятельности живущих на ней биоценозов с большим количеством бактерий. Заросли высших растений ускоряют процесс бактериального окисления нефти, бензина, керосина до углекислоты и воды [Морозов и др., 1969; Карасева, 1970].

Заросли высших растений на мелководьях оказывают положительное влияние на некоторые химические свойства водной среды. Они снижают содержание свободной углекислоты, ускоряют фазу нитрификации, снижают содержание аммиачного азота, оказывают воздействие на гидрокарбонатные системы, вызывая иногда повышение рН воды в зарослях [Кокин, 1962а]. Высшая растительность оказывает существенное влияние, и в большинстве случаев положительное, на кислородный режим. Кислородный баланс в зоне зарослей определяется выделением его в процессе фотосинтеза, поглощением в процессе дыхания и расходом при разложении расти-

тельности. Иногда аэрация воды в результате фотосинтеза на мелководьях преобладает над атмосферной, и в зарослях погруженной растительности в дневные часы нередко наблюдается перенасыщение воды кислородом до 200% и более [Кабанов, 1961, 1962].

На заросших мелководьях обычно не наблюдается цветения воды. Это связано прежде всего с конкуренцией между высшими растениями и фитопланктоном. Высшие растения, поглощая в процессе питания минеральные вещества, выводят из круговорота в весенне-летний период и тем самым затрудняют развитие фитопланктона. В литературе имеются данные, что некоторые водные растения обладают альгицидными свойствами по отношению к основным видам синезеленых водорослей и оказывают угнетающее действие на развитие сапрофитной бактериофлоры [Кабанов, 1961; Неграш, Бондаренко, 1965].

Таким образом, высшая водная растительность мелководий — один из основных факторов регулирования качества воды в водохранилищах. Заросли высших растений играют существенную роль в процессах очищения воды как от промышленного и бытового загрязнения, так и от цветения воды. Следует, однако, отметить, что это осуществляется только зарослями вегетирующей растительности в процессе жизнедеятельности.

При отмирании зарослей высшей растительности и их разложении могут проявляться и неблагоприятные воздействия на качество воды, заключающиеся в уменьшении количества кислорода и увеличении содержания углекислоты аммиачного азота, окисляемости и т. д. [Потапов, 1961; Бекасова, Кокин, 1962]. Несмотря на это, положительное значение водной растительности как естественного биофильтра против различного рода загрязнений трудно переоценить.

В целом значение мелководий для жизни водохранилищ нельзя оценивать однозначно, но для подавляющего их большинства положительная роль в биопродукционных процессах очевидна. Наиболее продуктивными по состоянию кормовой базы и важными в воспроизводстве рыбных запасов являются аккумулятивные мелководья, расположенные на затопленной пойме, в приустьевых участках малых притоков и в крупных заливах. Несомненно, дальнейшее изучение мелководий, их роли в продукционных процессах будет способствовать решению важной задачи, стоящей перед биологической наукой, решение которой позволит обосновать необходимые мероприятия по повышению биологической продуктивности водохранилищ и рациональному использованию их рыбных запасов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. Б., Погорельцева Г. В., Шаранов В. А. О классификации мелководий водохранилищ. — В кн.: Тез. докл. к Совещ. по комплекс. использованию мелководий водохранилищ в нар. хоз-ве. М., 1970, с. 28—30.
- Андрюенко В. Н. Плодородие почв затопляемых мелководий водохранилищ: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1980.
- Багнюк В. М., Владимирова К. С., Гак Д. З. Киевское водохранилище. Киев: Наук. думка, 1972. 459 с.

- Бекасова О. Д., Кокин К. А. О влиянии разложения некоторых пресноводных макрофитов на качество воды.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962, № 3, с. 152—153.
- Богачев В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище.— Тр. Биол. ст. Борок АН СССР, 1950, № 1, с. 280—301.
- Вендров С. Л. Эволюция берегов и дна водохранилищ.— В кн.: Инженерно-географические проблемы: Проектирование и эксплуатация крупных водохранилищ. М.: Наука, 1972, с. 7—49.
- Виноградов В. Г. Классификация мелководных участков водохранилищ дерново-подзолистой зоны и перспективы их использования на примере Учинского водохранилища.— В кн.: Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Наука, 1978, вып. 2, с. 46—51.
- Виноградова Т. В. О мелководьях водохранилищ СССР.— В кн.: Проектирование и комплексное использование водохранилищ. Л.: Энергия, 1972, с. 43—49.
- Влабьиченский С. А. Влияние водохранилищ на почвы.— Почвоведение, 1958, № 9, с. 70—79.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Гусева К. А., Экзерцев В. А. Итоги изучения фитопланктона и высшей водной растительности волжских водохранилищ.— В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1965, с. 78—95.
- Гусева К. А., Экзерцев В. А. Формирование фитопланктона и высшей водной растительности в равнинных водохранилищах.— В кн.: Экология водных организмов. М.: Наука, 1966, с. 92—98.
- Егоров Ю. Е. Структура островных экосистем Куйбышевского водохранилища. М.: Наука, 1980. 176 с.
- Зеров К. К. Формирование растительности и зарастание водохранилищ днепровского каскада. Киев: Наук. думка, 1976. 141 с.
- Зимбалева Л. Н. Закономерности формирования фауны зарослей высшей водной растительности Днепра и его водохранилищ.— В кн.: Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Наук. думка, 1967, с. 249—269.
- Зимбалева Л. Н. Фитофильные беспозвоночные как кормовая база рыб в днепровских водохранилищах.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 92—93.
- Зимбалева Л. Н., Пикуш Н. В., Кудина А. В. и др. Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1979. 281 с.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
- Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Значение мелководий в воспроизводстве рыбного населения верхневолжских водохранилищ.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 63—64.
- Исаев А. И., Карпова Е. И. Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 303 с.
- Кабанов Н. М. О химической и санитарно-биологической роли макрофитов в Клязьминском водохранилище.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 11, с. 361—369.
- Кабанов Н. М. Высшие водные растения в связи с загрязнением континентальных водоемов.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т. 12, с. 410—416.
- Карасева Н. Н. Пути повышения эффективности очистки нефтяных стоков путем введения в схему очистных станций прудов с высшей водной растительностью.— Тр. Респ. науч.-техн. конф. по гидравлике и сан. технике. Казань, 1970.
- Катанская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л.: Наука, 1979. 278 с.
- Кибальчич И. А. Санитарные вопросы гидростроительства. М.: Медицина, 1965. 247 с.
- Кокин К. А. Влияние погруженной водной растительности на гидрохимический режим и процессы самоочищения р. Москвы.— Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1962а, № 6, с. 33—39.
- Кокин К. А. О фильтрующей роли высшей водной растительности в процессах самоочищения р. Москвы.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1962б, № 1, с. 151—152.
- Корелякова И. Л. Зарастание мелководий днепровских водохранилищ и роль

- высшей растительности в их биологическом режиме.— В кн.: Тез. докл. к Совещ. по комплекс. использованию мелководий водохранилищ в нар. хоз-ве. М., 1970, с. 46—52.
- Корелякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 197 с.
- Кутова Т. Н.* Растительность мелководий Горьковского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 30—36.
- Матарзин Ю. М., Сорокина Н. Б.* Формирование высшей водной растительности в Камском водохранилище.— В кн.: Вопросы формирования водохранилищ и их влияние на природу и хозяйство. Пермь, 1970, вып. 1, с. 64—84.
- Мельникова Г. Л.* Основные принципы классификации мелководий.— В кн.: Тез. докл. к Совещ. по комплекс. использованию мелководий водохранилищ в нар. хоз-ве. М., 1970, с. 31—35.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Экзерцев В. А.* Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности волжских водохранилищ.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 57—58.
- Морозов Н. В., Петрова Р. Б., Петров Г. Н.* Роль высшей водной растительности в самоочищении рек от нефтяного загрязнения.— Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 4, с. 73—79.
- Небольсина Т. К.* Растительность мелководий Волгоградского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 164—167.
- Неграш А. К., Бондаренко А. С.* Альгицидная активность водных и прибрежных растений в отношении культуры синезеленых водорослей *Anabaena flos-aquae*.— В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.; Л.: Наука, 1965, с. 227—230.
- Печеркин И. А.* Формирование прибрежной отмели на Камском водохранилище.— Гидротехн. стр-во, 1959, № 12, с. 23—25.
- Печеркин И. А.* Геодинамика побережий камских водохранилищ. Пермь, 1969. ч. 2. 308 с.
- Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
- Потапов А. А.* Распределение водных растений в заливах Ивановского и Истринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблемы малярии. М.: Медгиз, 1954, с. 40—64.
- Потапов А. А.* Зарастание водохранилищ при различном режиме уровней.— Ботан. журн., 1959, т. 44, № 9, с. 1271—1278.
- Потапов А. А.* Распределение гидрофитов на водохранилищах Волго-Донского канала и их санитарно-эпидемиологическая оценка.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 11, с. 354—360.
- Потапов А. А.* Зарастание мелководий водохранилищ европейской части СССР гидрофитами, их хозяйственное использование и санитарно-эпидемиологическое значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1962.
- Рева П. П.* Охотничье-промысловые птицы Кременчугского водохранилища и пути их рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1972.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рыбохозяйственное значение мелководий волжских водохранилищ. 1974. 233 с. (Изв. ГосНИОРХ; Т. 89).
- Сметанич В. С.* Водоохранилища СССР. М., 1974. 103 с.
- Сорокина Н. Б.* Роль гидрологического режима Камского водохранилища в формировании экологических условий развития макрофитов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1970. 21 с.
- Сухойван П. Г.* Значение мелководной зоны равнинных водохранилищ СССР для естественного воспроизводства их рыбных запасов.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 62—63.
- Сухойван П. Г., Ляшенко А. Ф.* Значение мелководий для воспроизводства рыбных запасов в днепровских водохранилищах.— В кн.: Тез. докл. к Совещ. по комплекс. использованию мелководий водохранилищ в нар. хоз-ве. М., 1970, с. 25—27.

- Успенский С. М. Роль гидрологического режима в формировании и хозяйственном использовании мелководий водохранилищ: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Пермь, 1981. 21 с.
- Успенский С. М., Федоров И. П. О нормах и правилах проектирования водохранилищ с учетом охраны окружающей среды.— В кн.: Вопросы охраны окружающей среды. М., 1979.
- Финаров Д. П. Формирование мелководий водохранилищ в результате абразионно-аккумулятивных процессов.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 56—57.
- Цыплаков Э. П. Рыбохозяйственное значение мелководий зоны Куйбышевского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 138—150.
- Экзерцев В. А. Продукция прибрежноводной растительности Иваньковского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958, № 1, с. 19—21.
- Экзерцев В. А. Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1961, № 10, с. 11—13.
- Экзерцев В. А. Растительность Иваньковского водохранилища.— В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 75—95.

УДК 556.55 : 574.55

## БИОПРОДУКЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ

В. И. РОМАНЕНКО

Процессы круговорота веществ в водохранилищах интенсивно исследуются около 30 лет. Естественно, многие элементы круговорота пока еще не изучены, и мы имеем лишь предварительные данные, а следовательно, и суждения о значении этих процессов. Сильным толчком, способствовавшим расширению исследований количественных закономерностей процессов в озерах и водохранилищах, послужила Международная биологическая программа (МБП). В результате на ряде совещаний подведены итоги исследований биотического баланса.

Ранее в области круговорота веществ в водной микробиологии были детально разработаны лишь принципиальные циклы круговорота отдельных элементов и выявлены осуществляющие их микроорганизмы [Кузнецов, 1952, 1970]. И хотя количественные закономерности круговорота органического вещества начали разрабатываться в нашей стране с конца 30-х — начала 40-х годов (Биологическая станция в Косине), интенсивно процессы изучаются после 1952 г., когда в гидробиологических исследованиях стали широко применяться радиоактивные изотопы [Steeman-Nielsen, 1952; Иванов, 1956; Сорокин, 1966].

Разными авторами в зависимости от цели в основу классификации водохранилищ положены различные признаки и принципы: по морфометрии и соотношению площадей и объемов литорали, пелагиали и бентали [Долгов, 1948], по полезной емкости и объему [Фортунатов, 1963], по комплексу геоморфологических признаков и расположению над уровнем моря [Авякан, Шарاپов, 1962], по ландшафтным зонам и ценным породам рыб [Дрягин, 1957], по происхождению и морфометрии [Жадин, 1957], по развитию дон-



ной фауны [Иоффе, 1961], по рыбопродуктивности [Тюрин, 1961], по хозяйственному использованию [Thomas, Harbeck, 1956], по степени трофии [Abdin, 1949]. Для классификации водохранилищ гидростроители используют такие показатели, как высота плотины, количество получаемой электроэнергии и т. д. Из сказанного следует, что все использованные классификации искусственные, в их основу положен один или ряд наиболее важных признаков, имеющих значение для тех или иных специалистов.

Биологи, и особенно специалисты, изучающие биологические процессы в водоемах, пользуются всем известной системой подразделения водоемов Тинемана и Наумана. Эту систему нельзя назвать классификацией. Это типизация, так как в ее основу положены интегрирующие величины: содержание и распределение кислорода в толще воды. В дальнейшем стали использовать первичную продукцию и содержание органического вещества, численность и биомассу зоопланктона, фитопланктона, зообентоса, бактерий, рыб и высшей водной растительности. Развитие организмов как бы отражает условия окружающей среды: морфометрические особенности водоема, солнечную радиацию, а следовательно, прозрачность воды, содержание биогенных элементов, кислорода, глубины, температуру, рН и т. д. Таким образом, степень развития организмов определяется множеством факторов, и поэтому по численности, биомассе, скорости размножения и особенно по таким процессам, как интенсивность фотосинтеза и деструкции органического вещества, можно судить о типе водоема в целом.

Абдин [Abdin, 1949] полагает, что типизацию Тинемана и Наумана для озер можно применять и для водохранилищ.

В настоящее время принято выделять четыре типа: олиготрофный, мезотрофный, евтрофный и дистрофный. Границы между отдельными типами в какой-то мере условны. Это особенно чувствуется при сравнении водоемов, находящихся на разных широтах. Олиготрофный водоем на севере Канады или на Аляске отличается от такового в южных штатах Северной Америки или в средней полосе Европы. Поэтому у многих исследователей возникло желание расширить рамки этой типизации. В литературе появились такие термины, как ультраолиготрофный, умеренноевтрофный и гипиревтрофный. Возникла необходимость установить и промежуточные типы. Любопытно, что идентичная типизация (табл. 1) с похожими терминами опубликована почти одновременно [Романенко, 1974; Wetzel, 1975]. Как известно, Тинеман и Науман в качестве основного критерия принимали содержание и распределение кислорода в толще воды. Все более становится очевидным, что при установлении типа водоема по интенсивности процессов, выраженных количеством образовавшейся или разрушенной органической материи, за основу следует принимать удельную величину, т. е. производительность единицы объема воды озера, водохранилища, реки. К использованию величин продукции органического вещества в качестве критерия типа трофии в расчете на единицу площади водоема следует подходить осторожно. Во многих случаях в заведомо оли-

ТАБЛИЦА 1. Уточненная типизация водоемов и относительная интенсивность фотосинтеза в середине лета в ряде озер и водохранилищ

Тип водоема	Водоем	Местонахождение	Интенсивность фотосинтеза, мг С/л·сут <sup>-1</sup>	Относительные единицы
Ультраолиготрофный	Урозеро	Карелия	0,005	1
Олиготрофный	Пертозеро	Карелия	0,032	7
Олиготрофно-мезотрофный	Алаукстс	Латвия	0,056	11
Мезотрофный	Рыбинское водохранилище	Ярославская обл.	0,100	20
Мезотрофно-евтрофный	Иваньковское водохранилище	Калининская обл.	0,200	40
Евтрофный	Цимлянское водохранилище	Ростовская и Волгоградская обл.	0,500	100
Высокевтрофный	оз. Доткас	Латвия	11,4	9000
Дистрофный	оз. Слокас	Латвия	0,05	10

готрофных водоемах с обширной эвфотической зоной в процессе фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности водного зеркала образуется одинаковое количество органического вещества — Байкал и Рыбинское водохранилище. В данном случае сравнивается лишь производительность эвфотических зон. В расчете на единицу объема воды по многим показателям водоемы различаются между собой в десятки и тысячи раз (см. табл. 1).

В настоящее время организмы, их жизнедеятельность и биологические процессы в водохранилищах изучены недостаточно, для того чтобы можно было выразить математически и представить в цифрах всю полноту их взаимодействия. Сейчас мы располагаем лишь приближенными величинами, полученными чаще всего со значительной вариацией. Это определяется как несовершенством метода, так и исключительной сложностью и динамичностью в пространстве и времени биологических объектов. Теперь уже окончательно стало очевидным, что для выявления основных закономерностей и взаимосвязей между абиотическими и биотическими параметрами кратковременных и даже годовых наблюдений недостаточно. Требуется многолетние анализы, чтобы выявить естественный размах их колебаний из года в год.

Наиболее полные многолетние данные получены на Рыбинском водохранилище, где с 1954 г. проводятся анализы некоторых биологических параметров. С мая по ноябрь (безледный период) рейсы проводились каждые 15 дней. Из полученных данных следует, что в водохранилище многие средние параметры за вегетационный период с середины мая по середину октября изменялись из года в год в 1,3—5,0 раз (табл. 2). Многие абиотические факторы (площадь, объем водохранилища, температура воды, карбонаты,

ТАБЛИЦА 2. Средние величины и колебания средних абиотических и биотических показателей в Рыбинском водохранилище по данным за 25 лет с мая по ноябрь

	Площадь водного зеркала, км <sup>2</sup>	Объем воды, км <sup>3</sup>	Солнечная активность за год, числа Вольфа	Суммарная падающая солнечная радиация, ккал	Прозрачность воды по диску Секки, м	Температура воды по стандартным рейсам, °С	Температура воды у мыса Рожновского, °С	Электропроводность воды, мксим	Содержание O <sub>2</sub> в эвфотической зоне, мг/л	Содержание карбонатов, мг С/л	Осадки дождя и снега, мм	Осадки (дождя), мм	Скорость ветра на высоте 15 м, м/с
Средняя	4078	21,40	71	615	1,32	13,97	13,29	187,9	9,18	18,00	616	396	4,89
Максимальная	4649	25,38	190	671	1,64	15,90	14,80	244,5	10,41	20,25	744	536	6,17
Минимальная	3325	15,24	6,6	502	0,98	12,60	10,30	167,3	7,55	14,77	412	237	2,80

	Интенсивность фотосинтеза		Интенсивность деструкции органического вещества		Общее количество бактерий в воде, млн./мл	Биомасса фитопланктона сырая, мг/л	Биомасса зоопланктона сырая, мг/л	Гетеротрофная ассимиляция CO <sub>2</sub> , мкг С/л·сут <sup>-1</sup>	Продукция бактериальной биомассы		Время удвоения биомассы бактерий, ч
	мг С/л·сут <sup>-1</sup>	г С/м <sup>2</sup>	мг С/л·сут <sup>-1</sup>	г С/м <sup>2</sup>					мкг С/л·сут <sup>-1</sup>	г С/м <sup>2</sup>	
Средняя	0,170	81,9	0,124	112	1,58	1,79	0,52	2,11	34,4	31,2	60
Максимальная	0,498	166	0,228	214	3,12	3,41	3,41	4,32	71,7	55	140
Минимальная	0,091	31	0,069	64	0,62	0,84	0,90	0,71	11,8	12	23

кислород, электропроводность, прозрачность воды и пр.) из года в год изменяются в 1,3—1,7 раза, скорость ветра, осадки в виде дождя и снега — в 2—2,3 раза. Биологические параметры более изменчивы. Так, интенсивность фотосинтеза из года в год колеблется более чем в 5 раз, деструкция органических веществ — в 3,3 раза, биомасса фитопланктона, зоопланктона, численность бактерий — в 4—5 раз, продукция бактериальной биомассы и скорость размножения бактерий в 5—6 раз. Пока лишь примерно можно сказать, что резко различающиеся результаты бывают примерно раз в 10 лет<sup>1</sup>. Следовательно, при изучении водоема в 10% случаев (один год из 10) мы можем прийти к совершенно неверному заключению даже о типе водоема.

Характерная особенность гидробиологических параметров — численности организмов, интенсивность многих процессов и абиотических факторов состоит в том, что частоты встречаемости величин выражаются асимметричными кривыми. Особой асимметричностью отличаются величины интенсивности фотосинтеза, деструкции, численности бактерий (некоторые параметры приведены на рис. 1)<sup>2</sup>.

Резкие изменения в водохранилищах происходят при смене времен года: в половодье — не только количественные изменения объема поступающей воды, но и смена химического состава. В водоем поступает громадное количество снеговой, мягкой воды, о чем можно судить по резкому изменению ее электропроводности (рис. 2). Кроме того, полые воды приносят большое количество взвешенных частиц с суши, в результате чего уменьшилась прозрачность и возросло количество бактерий (рис. 3). В основном это аллохтонная микрофлора, не характерная для водоемов.

В этот же период изменяется и «температурный» состав микрофлоры. В течение зимнего периода постепенно возрастает количество психрофильных форм, имеющих температурный оптимум около 20° С. Постепенно по мере увеличения температуры от показаний, близких к нулю (зимняя), к температурам, характерным для лета, психрофильная микрофлора заменяется на мезофильную. В середине лета в водоеме начинают доминировать микроорганизмы с температурным оптимумом около 29—30° С. Вообще же температура играет громадную роль в жизнедеятельности гидробионтов, и особенно бактерий, реагирующих на малейшие изменения внешних факторов. Но температура в последовательной цепи событий является лишь третьей ступенью, первая из них — солнечная активность, вторая — падающая солнечная радиация, которые определяют и погоду, и температуру воды. Во всяком случае, между численностью организмов, их активностью и названными параметрами имеется достоверная корреляция. В многолетних рядах наблюдений максимальные величины численности бактерий отмечены в период максимальной солнечной активности.

<sup>1</sup> Даже 27-летних данных недостаточно, чтобы точнее решить данную задачу.

<sup>2</sup> Частота встречаемости верна лишь в том случае, когда пробы отбирались в течение сезона через равные промежутки времени.

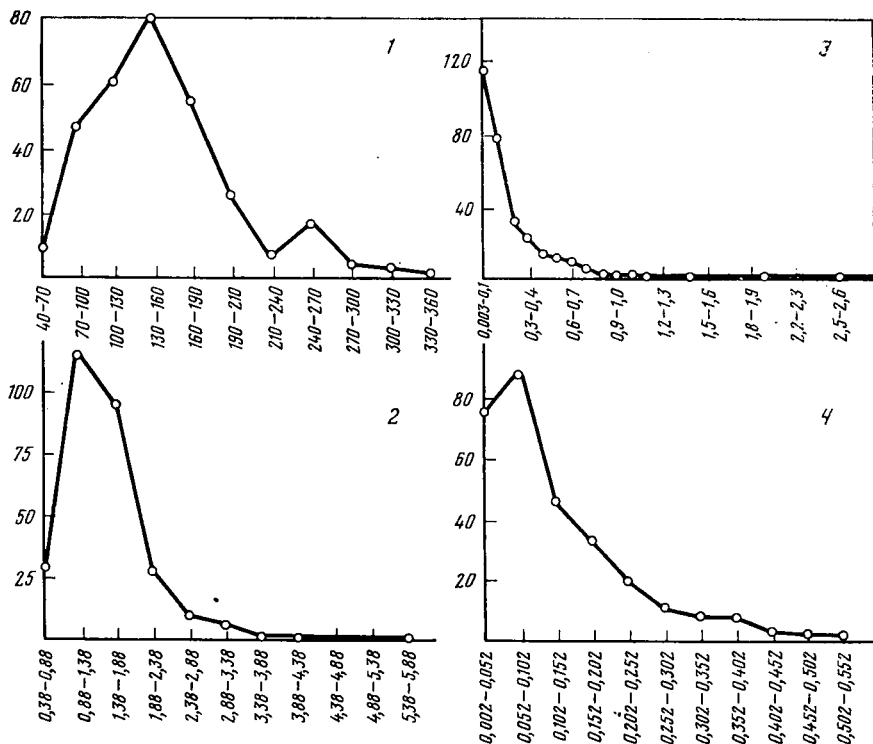


РИС. 1. Распределение частот встречаемости гидробиологических параметров в Рыбинском водохранилище

1 — прозрачность воды по диску Секки; 2 — общее количество бактерий; 3 — интенсивность фотосинтеза; 4 — интенсивность деструкции органического вещества. В каждом ряду около 300 результатов, которые были разбиты на 10—15 классов. Анализы проводили равномерно через каждые 15 дней с мая по ноябрь

Результаты стандартных наблюдений за пятилетие 1970—1974 гг. по температуре—310 анализов—были расположены в порядке возрастания температуры от низких значений к высоким, и с учетом даты анализа к полученным температурным результатам были приписаны соответствующие им величины интенсивности фотосинтеза, деструкции органического вещества и гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  как показателя активности бактерий. При осреднении всех результатов (31 параметр) были получены результаты, приведенные на рис. 4. Все процессы следовали за изменением температуры. По средним данным за 19 лет наблюдается взаимосвязь между интенсивностью размножения бактерий и температурой воды—наиболее интенсивно бактерии размножаются при самом высоком прогреве воды (см. рис. 5). Правда, на графике заметна некоторая асимметрия между названными параметрами, что свидетельствует о том, что, вероятно, имеются и другие факторы, влияющие на жизнедеятельность бактерий. Скорее всего, это поступление органического вещества в результате фотосинтеза.

РИС. 2. Средняя многолетняя динамика уровня воды и электропроводности в течение года в Рыбинском водохранилище

1 — уровень воды в относительных единицах; 2 — электропроводность, мкСм. На ординате слева — метры, справа — единицы мкСм. На абсциссе — месяцы

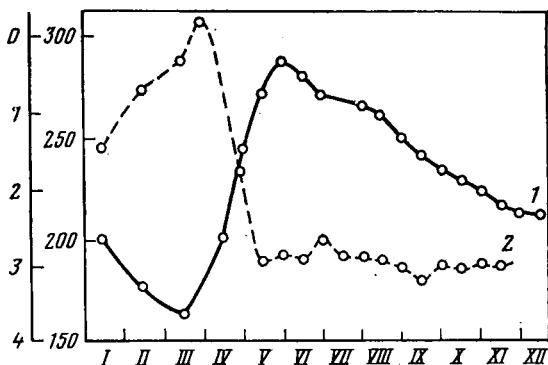


РИС. 3. Средняя многолетняя динамика численности бактерий в воде (1), уровня воды (2) и прозрачности воды по диску Секки (3) в Рыбинском водохранилище в течение года

По оси ординат слева — прозрачность воды, см; в центре — уровень воды в относительных единицах, м; справа — количество бактерий в 1 мл воды, млн. По оси абсцисс — месяцы

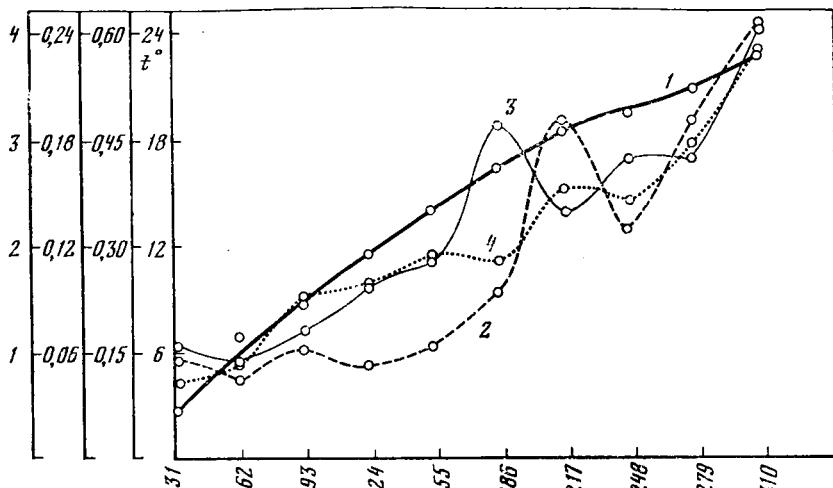
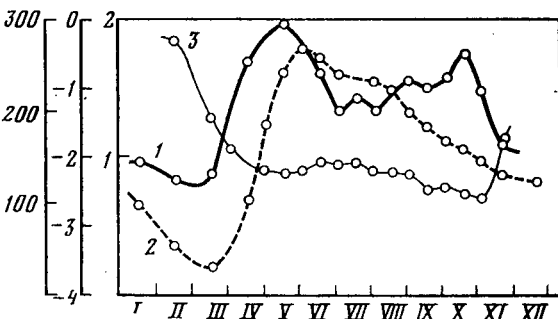


РИС. 4. Привязка биологических процессов к температуре воды в диапазоне от 0 до 24°С по осредненным данным за 5 лет (1970—1974 гг.) в Рыбинском водохранилище

1 — температура воды, осредненная в порядке возрастания через каждый 31 результат, и соответствующие ей величины; 2 — интенсивность фотосинтеза; 3 — деструкция органического вещества; 4 — гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  как показатель активности бактерий. По оси ординат слева направо: гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  (мкг С/л·сут<sup>-1</sup>), деструкция (мг С/л·сут<sup>-1</sup>), фотосинтез (мг С/л·сут<sup>-1</sup>), температура (°С). По оси абсцисс — количество осредненных анализов в диапазоне от и до

В настоящее время, когда процессы евтрофирования приняли глобальные размеры, результаты ощущаются даже на таких крупных водоемах, как Рыбинское водохранилище. При осреднении многолетних данных по количеству бактерий в воде выявлена явная тенденция к неуклонному возрастанию их численности. Сейчас скорость этого процесса можно характеризовать временем, за которое произойдет удвоение количества бактерий в данном водоеме. По расчетам [Романенко, 1980], оно оказалось равно 120 годам. Эту цифру следует принимать лишь как скорость процесса евтрофирования на данном этапе состояния водоема. В дальнейшем она может возрасти или уменьшиться.

Естественно, общая картина численности организмов, интенсивности процесса по сезонам года и в длительном времени характерна для водохранилищ средней полосы Советского Союза. В других районах, например в горах и предгорьях, основная масса воды поступает летом во время таяния снегов и соответственно будут смещены и процессы. Тем не менее размах многолетних изменений, связь развития организмов с метеорологическими условиями года, с водосборной площадью в целом, с поступлением солнечной радиации должна наблюдаться и в других районах, подобно тому как наблюдаются значительные изменения урожая наземных растений в зависимости от метеорологических условий года.

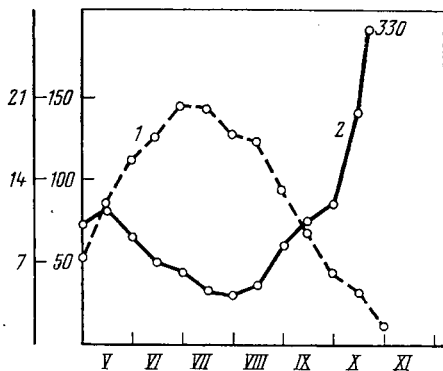
Пока еще обследовано мало водохранилищ с должной полнотой, когда можно рассчитать приход и расход органического вещества и сопоставить его с другими величинами. Круговорот химических элементов и жизнедеятельность организмов в водоемах теснейшим образом связаны с поступлением, продукцией и деструкцией органического вещества. Эти процессы являются самыми масштабными в водоемах. В рамках этих процессов определяется состояние всего населения вплоть до полезной продукции и качество воды. Полезная продукция составляет лишь малую толику от синтеза и разрушения органических соединений, происходящих на уровне фотосинтезирующих и гетеротрофных микроорганизмов.

Во многих случаях отсутствуют полные химические данные, которые желательно было бы сопоставить с интенсивностью биологических процессов. Например, зачастую отсутствуют данные о содержании общего фосфора и общего азота, а проанализированы лишь их минеральные формы, количество которых есть величина, результирующая и зависящая от фотосинтеза и деструкции, зачастую случайная в данный момент. Это не позволяет судить о продукционных возможностях водоема в целом.

Ниже приводятся данные о численности микроорганизмов, продукции и деструкции органического вещества в некоторых водохранилищах разного трофического уровня. Естественно, были выбраны водоемы, в которых эти параметры изучены наиболее подробно. При этом мы пошли по пути максимального осреднения результатов, для того чтобы выявить основные продукционно-деструкционные закономерности.

РИС. 5. Взаимосвязь между температурой воды (1) и временем удвоения бактериальной биомассы (2) в Рыбинском водохранилище по осредненным данным за 19 лет с частотой наблюдений через каждые 15 дней

По оси ординат слева — температура (°С), справа — время (ч). По оси абсцисс — месяца



Необходимо иметь в виду, с одной стороны, что концентрированное выражение явления, доведенное до одной или нескольких цифр, позволяет более надежно судить о количественном выражении процесса в целом, с другой же стороны, при этом теряется не менее важная информация вариабельности явления и динамики в течение какого-то времени. Приведенные ниже цифры получены из всего количества данных, опубликованных в той или иной работе или серии работ. При осреднении в ряде случаев были выброшены лишь цифры, выходящие за рамки реальности.

## ПРОДУКЦИЯ И ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РАЗНЫХ ТИПОВ

### ОЛИГОТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Олиготрофия водохранилищ может быть обусловлена разными причинами. Одна из них — малое содержание биогенных элементов или низкая температура воды, что и обуславливает медленные процессы оборота органического вещества. Как правило, такие водохранилища питаются водами, стекающими с кристаллических изверженных пород, покрытых лесными подзолистыми или торфянистыми почвами, или водами, вытекающими из крупных олиготрофных озер. Это водохранилища с большой прозрачностью воды, с глубокой эвфотической зоной. Другой тип олиготрофных водоемов — это водохранилища, расположенные в горах, предгорьях, аридной или полуаридной зон. Эти водоемы также не очень богаты биогенными элементами, так как питаются снеговыми или водами тающих ледников и располагаются на бедных почвах. Тем не менее высокая инсоляция и температура воды могли бы обеспечить интенсивный круговорот органического вещества, но малая прозрачность воды из-за большого содержания взвешенных минеральных частиц обуславливает тонкую эвфотическую зону, что и тормозит процессы фотосинтеза. Кроме того, песчанисто-глинистые



коллоиды при оседании, вероятно, сорбируют биогенные элементы, особенно фосфор, и захватывают водоросли, что, в свою очередь, снижает процессы продуцирования органического вещества.

В водохранилищах второго типа при малых абсолютных величинах продукции и деструкции органического вещества в расчете на всю толщу воды его разрушается в десятки и сотни раз больше, чем образуется. Примером олиготрофных водохранилищ с большой прозрачностью воды служат Иркутское и Братское на Ангаре. Первое типично олиготрофное, второе — олиготрофно-мезотрофное.

*Водохранилища с большой прозрачностью воды.* Иркутское водохранилище долинное, создано в 1956 г., питается непосредственно холодными и бедными биогенными элементами водами Байкала. Еще в 1926 г. Г. Ю. Верещегин [1932] показал, что через Ангару стекают не только поверхностные, но подтягиваются и глубинные воды Байкала. Иркутское водохранилище небольшое: площадь водного зеркала 154 км<sup>2</sup>, объем 2,1 км<sup>3</sup>, с интенсивным водообменом (табл. 3). Средняя температура воды с мая по ноябрь равна 7,9°С [Кожова, 1964б].

Братское водохранилище озерно-руслонное, относится к водохранилищам-гигантам, площадь водного зеркала 5500 км<sup>2</sup>, объем 179 км<sup>3</sup>. Оно расположено в каскаде на Ангаре, вслед за Иркутским. Более медленный водообмен и боковая приточность создают интенсивный прогрев воды — с апреля по ноябрь включительно в среднем она равна 8,7°С — и большее содержание биогенных элементов. Зимой Братское водохранилище в основном питается водами Байкала через Иркутское водохранилище, весной и летом поступление воды из озера и различных притоков выражается почти равновеликими величинами: 6,05 и 5,57 км<sup>3</sup> соответственно [Бочков, Качурин, 1970].

Если в Иркутском водохранилище гидрохимический состав воды близок к водам Байкала, то в Братском общая сумма ионов почти в 1,5 раза больше, а некоторых химических элементов больше в 2—3 раза (табл. 4).

В Братском водохранилище примерно в 3 раза больше и перманганатная окисляемость, что свидетельствует о значительно большем содержании органического вещества. При этом почти в 2 раза уменьшается средняя прозрачность воды: в Иркутском — 6 м, в Братском — 3,5 м.

По данным О. М. Кожовой [1964б, 1970, 1973], в Иркутском водохранилище зарегистрировано 43 вида планктонных водорослей, среди которых доминируют диатомовые — 14, зеленые — 14, золотистые — 7, синезеленые — 6, а по численности и биомассе преобладают диатомовые. При этом отмечено, что состав и сезонные изменения биомассы фитопланктона в водохранилище идентичны с оз. Байкал в заливе Лиственничном.

В Братском водохранилище отмечено 118 таксонов водорослей, из которых доминируют зеленые — 47, синезеленые — 20, диатомовые — 17, пиррофитовые — 14. По биомассе первое место принадлежит синезеленым и диатомовым [Кожова, 1970].

ТАБЛИЦА 3. Гидрологическая характеристика ангарских водохранилищ

Водохранилище	Площадь, км <sup>2</sup>	Объем, км <sup>3</sup>	Средняя глубина, м	Прозрачность воды по диску Секки (средняя и колебание), м	Средняя температура с IV по XI, °С	Водообмен, раз в год	Тип водоема
Иркутское	154	2,1	14	6 (1—17)	6,7	42,8	Олиготрофный
Братское	5500	179	40	3,5 (2—8)	8,7	0,5	Олиготрофно-мезотрофный

ТАБЛИЦА 4. Гидрохимическая характеристика ангарских водохранилищ

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Fe, общее, мг/л	Na+K, мг/л	Карбонаты, мг С/л	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , мг/л	Cl <sup>-</sup> , мг/л
Иркутское	95	15,4	3,3	0,014	5,3	12,8	1,57	2,0
Братское	142	19,9	11,9	0,098	7,5	7,4	2,30	5,3

Водохранилище	Si, мг/л	Перманганатная окисляемость, мг О/л	Азот минеральный, мг/л	Фосфор минеральный, мг Р/л
Иркутское	1,08	1,09	0,037	0,016
Братское	1,6	3,53	0,11	0,009

Средняя биомасса водорослей за навигационный период в Братском водохранилище в 7 раз больше, чем в Иркутском, а численность бактерий — в 4 раза (табл. 5). Из сопоставления численности организмов и интенсивности ряда процессов в этих водохранилищах можно представить, какое громадное воздействие на внутриводоемные процессы оказывают аллохтонные поступления биогенных элементов и органического вещества.

Первичная продукция органического вещества фитопланктона в обоих водохранилищах выражается равновеликими величинами в расчете под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема, но в Иркутском удельная величина продукции эвфотической зоны почти в 2 раза слабее, чем в Братском. Определенная разными методами — радиоуглеродным [Калашникова, Сорокин, 1966а, б] и кислородным [Глазунов, 1969; Кожова, 1973а, б] — в Братском водохранилище продукция фитопланктона, приведенная к валовой величине, колеблется от 38 до

ТАБЛИЦА 5. Количество микроорганизмов, продукция и деструкция органического вещества в ангарских водохранилищах за навигационный период

Водохранилище	Продукция фитопланктона		Деструкция органического вещества		Сырая биомасса фитопланктона во всей толще, мг/л
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С	
Иркутское	17,7	115	19,6	127	0,035
Братское	556	101	3300	600	2,3

Водохранилище	Количество бактерий		Продукция бактериальной биомассы		Время удвоения численности, ч	Эффективность использования солнечной энергии в процессе фотосинтеза, %
	в воде, млн./мл	в илу, млрд./г	тыс. т С/год	мг С/л-год		
Иркутское	0,23	—	2,52	1,2	92 (12—301)	0,12
Братское	0,89	1,94	197	1,1	—	0,11

146 г С/м<sup>2</sup> за вегетационный период. Автохтонные и аллохтонные поступления в этом водоеме обеспечивают превышение деструкции над продукцией почти в 6 раз (см. табл. 5). Исходя из установленных данных Б. А. Скопинцева, А. Г. Бакулиной [1966], что 1 мг О перманганатной окисляемости природных вод соответствует 1 мг С органического вещества, следует, что в Иркутском водохранилище<sup>3</sup> содержание органического вещества равно 1,09 [Николаева, 1964], в Братском — 3,53 мг С/л [Бочков, Качурин, 1970]. Эти величины соответствуют олиготрофным и олиго-мезотрофным водоемам и представляют собой, как и всегда, среднюю результирующую процессов поступления и убыли. Э. П. Калашникова и Ю. И. Сорокин в указанной работе отмечают, что деструкция органического вещества спустя 3 года после затопления ложа превышала продукцию почти в 10 раз. Вероятно, в это время еще сказывалось выщелачивание органических веществ из затопленных угодий.

Среднее количество бактерий в воде Иркутского водохранилища 0,23 млн./мл при колебаниях от 0,5 до 0,7 млн./мл. По акватории в разные периоды года и в разные годы содержание бактерий изменяется в 2—3 раза без постоянных закономерностей [Кожова, 1964б; Кожова, Мамонтова, 1979]. Меньше всего бактерий бывает зимой, наибольшее количество отмечено в августе. Время удвоения количества бактерий колеблется в пределах 12—301 ч при средней величине 92 ч [Кожова, Казанцева, 1961].

В Братском водохранилище содержание бактериальных клеток в воде в среднем равно 1 млн./мл с вариацией в пределах 0,4—1,6

<sup>3</sup> Наблюдения за продукцией фитопланктона в Иркутском водохранилище имеют лишь за 1 год по данным М. Д. Николаевой [Кожова, 1973].

[Калашникова, Сорокин, 1966а, б; Кожова, Мамонтова, 1969, 1970, 1979; Мамонтова, 1976а, б; Григорьева, 1973]. Чаще всего наибольшее количество бактерий приурочено к нижней части эвфотической зоны. Водохранилище делится на две части — ангарскую (руслового типа) и окинскую (расширения лощинного типа). В обеих частях как общее количество бактерий, так и содержание сапрофитов выражено близкими величинами. Как и в большинстве водоемов, наименьшее содержание бактерий отмечается в подледный период, весной их количество увеличивается и максимум чаще всего отмечается в августе, но не каждый год [Кожова, Мамонтова, 1979].

В среднем по многолетним данным количество гетеротрофных бактерий, вырастающих на среде Горбенко (стандартный МПА, разведенный в 10 раз), равно 669 в 1 млн. Если принять, что на нормальном МПА учитывается примерно в 10 раз меньше бактерий, чем на указанной среде, то соотношение сапрофитов к общему количеству бактерий по многолетним данным по всем сезонам года для Братского водохранилища будет равно 0,007%, что характерно для водоемов с очень чистой водой. Близкие величины были получены И. А. Кибальчич, Т. З. Артемовой [1970] для 1962 и 1963 гг.—0,02%, исключение составили данные за август 1962 г.—0,23%, но это было на второй год после залития ложа<sup>4</sup>.

Продукция бактериальной биомассы выражена примерными величинами. Об этом свидетельствует грубая соразмерность отношения продукции бактериальной биомассы к количеству разрушенного в водоеме органического вещества.

В грунтах Братского водохранилища среднее количество бактерий для водоемов этого типа очень велико — 1,94 млрд./г сырого грунта [Путятин, 1976].

В водной толще здесь в небольших количествах встречаются нитрифицирующие и денитрифицирующие бактерии — от 0,2 до 20 клеток в 1 мл. Были обнаружены также единичные клетки клетчатковых и значительно больше железобактерий — до 53 в 1 мл [Григорьева, 1973].

*Водохранилища с малой прозрачностью воды.* Особый подтип олиготрофных водохранилищ располагается на склонах гор и в долинах предгорий аридной и полуаридной зон. Их олиготрофия определяется высоким содержанием влекомых водой взвешенных частиц, которые, с одной стороны, задерживают лучистую энергию и резко снижают толщину эвфотической зоны, с другой — при оседании захватывают планктонные водоросли и некоторые биогенные элементы. В таких водохранилищах, как правило, выделяются два участка: один — в верховье, с большим количеством взвешенных частиц и другой, приплотинный, где в результате снижения скоростей течения взвеси оседают и вода осветляется. И поэтому

---

<sup>4</sup> Соотношением сапрофитов и общей численности бактерий как показателей качества воды следует пользоваться лишь при применении стандартных растворов МПА или РПА.

численность микроорганизмов, интенсивность и направленность процессов в них совершенно разные.

Водохранилища подобного рода располагаются на реках Средней Азии и Кавказа (табл. 6). Они резко различаются по объему и площади водного зеркала. Средняя температура воды с мая по ноябрь включительно колеблется в пределах 15,9—19,4°С. Прозрачность в речном верхнем участке выражается сотыми долями метра, а у плотины некоторых водохранилищ достигает нескольких метров. Количество влекомых почвенных частиц, как, например, на водохранилищах р. Мургаб, достигает 1,5—3 кг на 1 м<sup>3</sup> [Старостин, 1955а]. Немного меньше взвешенных частиц в Сионском водохранилище на Кавказе. Они имеют среднюю или повышенную минерализацию (табл. 7). Эта особенность накладывает особый отпечаток на происходящие здесь процессы. Как правило, в воде этих водохранилищ очень мало фитопланктона — лишь несколько десятков тысяч на 1 л воды [Коган, 1958; Арсенашвили, 1972], в противоположность водохранилищам средней полосы СССР, где их количество достигает нескольких миллионов в 1 л. В связи с этим и интенсивность фотосинтеза в верховьях зачастую равна темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> [Романенко, 1963; Кузнецов и др., 1965]. Здесь отмечается громадная численность бактерий, достигающих нескольких десятков миллионов в 1 мл воды (табл. 8). В основном это аллохтонные почвенные микроорганизмы, большинство из них сидит на органо-минеральных частицах, и при оседании последних содержание бактерий резко уменьшается [Романенко, 1963; Богданов, 1973]. Наблюдается также резкая диспропорция между численностью бактерий и интенсивностью процессов дыхания микрофлоры. Это же выражается и временем удвоения численности бактерий, которое здесь зачастую равно многим суткам. Несмотря на благоприятный солевой состав, зачастую даже повышенную общую минерализацию [Кошкалда, 1958], очень благоприятный температурный режим и солнечную радиацию, продукция органического вещества планктонных водорослей в результате фотосинтеза мала. Но она резко усиливается после оседания почвенных частиц. И в некоторых водохранилищах, как Кайраккумское [Богданов, 1973] и Сионское [Арсенашвили, 1972], достигает в расчете под 1 м<sup>2</sup> площади водоема таких же величин, как в водоемах мезотрофного типа<sup>5</sup>. В этих водохранилищах деструкция в расчете на весь объем воды, или под 1 м<sup>2</sup> поверхности, даже без учета деструкционных процессов в иловых отложениях всегда превышает его продукцию за счет фотосинтеза фитопланктона.

Содержание сапрофитных бактерий относительно невелико, если учесть, что посевы проводятся фактически из почвенной болтушки. Их количество резко уменьшается после оседания частиц — к середине и у плотины (см. табл. 8). В водной толще присутствуют бактерии различных физиологических групп — азотфиксирую-

<sup>5</sup> В. Г. Арсенашвили [1972] приводит лишь исходные данные. Нами пересчитана продукция фитопланктона с использованием связи между продукцией и прозрачностью воды под 1 м<sup>2</sup> площади водоема.

ТАБЛИЦА 6. Гидрологическая характеристика некоторых водохранилищ Средней Азии и Кавказа

Водохранилище	Река	Площадь, км <sup>2</sup>	Объем, км <sup>3</sup>	Средняя глубина, м	Температура воды с IV по XI, °С	Содержание взвешенных частиц, мг/л		Прозрачность воды, м		
						в верховье	у плотины	в верховье	в середине	у плотины
Ташкепринское	Мургаб	39,3	0,166	4,2	19,4	3086	4,3	0,002	0,015	0,0
Сарыязынское	»	60	0,263	4,4	19,4	—	—	0,009	1,6	1,3
Кайраккумское	Сырдарья	520	4,2	8,0	18,3	300	6	0,05	0,5	1,0
Чиркентское	Сулак	7,5	0,1	13	—	2750	—	0,01	0,3	0,4
Сионское	Иори	5,2	0,091	17,5	15,9	1416	6	0,05	1,4	3,2

ТАБЛИЦА 7. Химический состав воды в некоторых водохранилищах Средней Азии и Кавказа

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Fe, общее, мг/л	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> , мг/л	Карбонаты, мг С/л	SO <sub>4</sub> <sup>''</sup> , мг S/л	Cl <sup>'</sup> , мг/л	Перманганатная окисляемость, мг O/л	N минеральный, мг/л	P минеральный, мг/л
Ташкепринское	369	69	11	—	26	32	23	38	2,4	—	—
Кайраккумское	1320	—	—	0,05	—	—	—	—	1,9	—	—
Сионское	219	39	6,5	—	6,6	29	5,8	1	2,9	0,042	0,007

ТАБЛИЦА 8. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и количество микроорганизмов в водохранилищах Средней Азии и Кавказа

Водохранилище и участок	Продукция фитопланктона в середине лета за сутки		Деструкция органиче- ского вещества за сутки		Общее коли- чество бакте- рий в воде, млн/мл	Количество сапрофитов в 1 мл	Гетеротрофная ассимиляция СО <sub>2</sub> , мкг С/л·сут <sup>-1</sup>	Продукция бактериальной биомассы, мкг С/л·сут <sup>-1</sup>	Время удвое- ния бактерий, ч
	в эвфотической зоне, мг С/л	мг С/м <sup>2</sup>	мг С/л	мг С/м <sup>2</sup>					
Ташкепринское									
верховье	0,056	0,5	0,08	160	14,6	19 500	1,40	23,2	387
середина	0,11	2,6	0,08	160	8,9	9 500	1,50	24,9	245
у плотины	0,017	0,2	0,02	80	5,6	32 100	0,43	7,1	505
Сарыязынское									
верховье	0,009	0,2	0,10	293	16	7 393	0,60	*9,9	1003
середина	0,008	5,2	0,12	600	0,68	453	0,50	8,3	59
у плотины	0,064	43	0,15	1 536	0,75	153	0,78	12,9	23
Кайраккумское									
верховье	—	—	—	—	7,5	3 000	—	—	—
середина	0,12	183	0,032	256	0,7	650	—	41	—
у плотины	—	—	—	—	0,2	200	—	—	—
Чирюртское									
верховье	0	0	0,55	5 550	21,8	261	5,0	83	174
середина	0,023	9,7	0,14	4 000	2,6	200	2,2	37	52
у плотины	0,050	21,0	0,42	13 440	5,6	69	2,2	37	52
Сионское в среднем	0,08	370	0,066	1 151	0,21	134	—	7	26

Примечание. Ташкепринское водохранилище почти полностью заилено, и поэтому четкие различия между верховьем и у плотины отсутствуют.

щине, клетчатковые, метан- и водородокисляющие, а также анаэробные микроорганизмы, которые, как правило, живут в донных отложениях — метанобразующие и сульфатредуцирующие, т. е. специфичные для данной экологической ниши [Аливердиева, 1964; Якобашвили, 1972]. Но относительно небольшое количество сапрофитных организмов свидетельствует о малом содержании легкоусвояемого органического вещества во влекомых почвенных частицах, хотя потери при прокаливании колеблются от 2,3 до 33% [Кошкалда, 1958; Цискаришвили, 1972] и возрастают к концу лета и осени.

#### ОЛИГОТРОФНО-МЕЗОТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

К водохранилищам переходного типа можно отнести Мингечаурское, Бухтарминское, Усть-Каменогорское. Первые два — очень большие по площади и объему воды (табл. 9). По ряду показателей эти водоемы имеют признаки олиготрофных водоемов: повышенное содержание взвешенных частиц, что сказывается на содержании бактерий; большие как средние, так и максимальные глубины, достигающие 46—75 м; резкое возрастание прозрачности при отстаивании воды — до 5—7 м. В то же время по продуктивности (первичная продукция), численности бактерий и интенсивности деструкционных процессов они являются водоемами мезотрофного типа, но в расчете на единицу всего объема воды продуктивность у них ниже, чем у истинно мезотрофных.

Вода имеет среднюю минерализацию и относится к карбонатно-кальциевому классу (табл. 10). В Мингечаурском водохранилище [Журавлев, 1954] содержится значительное количество сульфатов и хлоридов. В Мингечаурском перманганатная окисляемость в среднем равна 2,7 мг О/л, что свидетельствует об очень небольшом содержании органического вещества, в водохранилищах Иртыша его в 3,5 раза больше по данным А. Л. Козляткина [цит. по: Гулая, 1975].

В Мингечаурском водохранилище обнаружено 232 вида водорослей [Рзаева, 1958], в Бухтарминском — 279 [Носков, Вотинова цит. по: Гулая, 1975]. В первом доминируют зеленые (40,5%), диатомовые (37%), синезеленые (12,6%), во втором — диатомовые (50%), зеленые (26,2%), синезеленые (21,1%). Количество водорослей в период наиболее интенсивного цветения достигает нескольких миллионов в 1 л воды.

Интенсивность фотосинтеза в Мингечаурском водохранилище с июня по октябрь равна 138 г С/м<sup>2</sup>, годовая величина должна быть примерно в 1,5 раза больше [Салманов, 1960]. Если принять во внимание общую глубину водохранилища — 26,5 м — и период, для которого была рассчитана продукция фитопланктона (153 дня), то получается, что первичная продуктивность воды будет соответствовать 0,033 мг С/л·сут<sup>-1</sup>. Количество разрушаемого органического вещества во всей толще воды, без учета процессов в донных отложениях, в 2 раза больше, чем его образуется в про-



ТАБЛИЦА 9. Гидрологическая характеристика некоторых водохранилищ олиготрофно-мезотрофного типа

Водохранилище	Река	Площадь, км <sup>2</sup>	Объем, км <sup>3</sup>	Средняя глубина, м	Прозрачность воды по диску Секки, м		Температура воды с IV по XI, °С
					верховье	у плотины	
Мингечаурское	Кура, Алазань, Иори	600	16	26,5	0,1	5,3	20,9
Бухтарминское	Иртыш	5500	53,1	9,1	0,2	4,1	12,3
Усть-Каменогорское	Иртыш	37	0,6	17	0,8	2,5	14,1

ТАБЛИЦА 10. Химический состав воды некоторых водохранилищ олиготрофно-мезотрофного типа

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Fe общее, мг/л	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> , мг/л	Карбонаты, мг С/л
Мингечаурское	212	47	15	0,05	11	20
Бухтарминское	170	18	4,5	0,2	16	17

Водохранилище	SO <sub>4</sub> <sup>''</sup> , мг/л	Cl <sup>'</sup> , мг/л	Si, мг/л	Перманганатная окисляемость, мг О/л	N минеральный, мг/л	P минеральный, мг/л
Мингечаурское	17	13	7,2	2,7	1	0,008
Бухтарминское	4,3	7	—	9,6	1,5	—

Примечание. Химический состав воды Усть-Каменогорского водохранилища близок к составу Бухтарминского, из которого оно наполняется.

цессе фотосинтеза. Для Бухтарминского водохранилища имеются лишь примерные данные (табл. 11), но близкие к результатам для первого водоема и тоже с двукратным превышением деструкции над продукцией.

Общее количество бактерий в Мингечаурском водохранилище в среднем равно 2,4 млн/мл. Такие величины характерны для очень богатых водоемов, но здесь также необходимо принимать во внимание, что их большую часть составляют аллохтонные микроорганизмы. То же наблюдается и в Бухтарминском водохранилище, после создания которого содержание бактерий в Усть-Каменогорском уменьшилось до 1,4 млн/мл [Гулая, 1966]. Еще до создания водохранилища Н. К. Гулая [1961] отмечала резкое увеличение бактерий в паводки, особенно в р. Черный Иртыш.

Отношение численности сапрофитных бактерий к их общему количеству равно 0,03--0,04% в водохранилищах на Иртыше, что

ТАБЛИЦА 11. Продукция и деструкция органического вещества и количество микроорганизмов в олиготрофно-мезотрофных водохранилищах

Водохранилище	Продукция фитопланктона в навигационный период		Деструкция органического вещества за навигационный период		Общее количество бактерий в воде, млн./мл	Количество сапрофитных бактерий в 1 мл	Биомасса фитопланктона, мг/л	Общее количество бактерий в донных отложениях, млрд./г	Время удвоения количества бактерий, ч
	т С на весь водоем	г С/м <sup>2</sup>	т С на весь водоем	г С/м <sup>2</sup>					
Мингечаурское	82 620	138	206 550	344	2,4	3000	0,35	—	34
Бухтарминское	896 500	163	—	—	2,7	678	—	3,3	11,3
Усть-Каменогорское	—	—	—	—	1,4	515	—	1,8	15,4*

\* Определено при температуре около 24° С.

свидетельствует о доброкачественных свойствах воды, и 0,1% — в Мингечаурском, что также неплохо, но сюда, по-видимому, поступает больше взвешенных частиц, и поэтому соотношение числа сапрофитов к общему числу выше. Вероятно, большую роль играет также взмучивание донных отложений на мелководьях при волнении.

Общее количество бактерий в донных отложениях в Иркутском водохранилище 1,8, в Бухтарминском — 3,3 млрд./г сырого ила [Гулая, 1969].

Бактериальное население в этих водоемах осуществляет громадную не только разрушительную роль — основу круговорота вещества, но и синтетическую. Выход бактериальной биомассы даже по предварительным данным в конечном итоге выражается величинами, близкими к первичной продукции органического вещества. Следовательно, в питании планктонных животных — тонких фильтраторов — бактериальная пища играет громадную роль.

Во всех пробах воды в этих водоемах встречаются в том или ином количестве бактерии различных физиологических групп: азотфиксирующие, денитрифицирующие, клетчатковые и бактерии, мобилизующие и приципитирующие фосфаты [Илялетдинов, Гулая, 1961].

#### ВОДОХРАНИЛИЩА МЕЗОТРОФНОГО ТИПА

Примером типично мезотрофных водоемов могут служить волжские водохранилища. Лишь Ивановское водохранилище можно отнести к мезотрофно-евтрофным водоемам, таким может быть вновь созданное Чебоксарское. Волга изучена наиболее полно во всех отношениях. Этому способствовали расположенные на ней отделения ГосНИОРХ, университеты ряда городов, Саратовская

биологическая станция и др. Особенно весомый вклад в изучение Волги внес Институт биологии внутренних вод АН СССР и его Куйбышевская биологическая станция.

#### МИКРОФЛОРА И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА

Волгу подразделяют на три части — верхнюю (до Рыбинского водохранилища), среднюю (до плотины Волжской ГЭС) и нижнюю [Фортунатов, 1971]. На протяжении сотен километров она пересекает ряд климатических областей и ландшафтно-географических зон: лесную, лесостепную, зону полупустынь и пустынь.

В настоящее время река почти полностью зарегулирована и превращена в каскад водохранилищ. Лишь небольшой участок от Волгоградской ГЭС до Каспийского моря не имеет плотин.

Разработка прогнозов по евтрофированию, санитарному состоянию, влиянию крупных технических сооружений, транспортной нагрузки, роста населенных пунктов и промышленности на реку — важнейшие задачи многочисленных научных учреждений страны, и в первую очередь расположенных на Волге.

В каскаде волжских водохранилищ имеются относительно небольшие, как Ивановское (392 км<sup>2</sup>), и водохранилища-гиганты, как Куйбышевское, Рыбинское (6450 и 4550 км<sup>2</sup>).

Один из важнейших показателей воды — ее прозрачность. Это самая элементарная характеристика воды, но в то же самое время и наиболее емкая и важная, так как определяет толщину слоя фотосинтеза и содержание взвесей. Элементарный прибор — диск Секки, работающий в совокупности с одним из самых совершенных органов — человеческим глазом, обладающим аккомодацией в зависимости от освещенности — позволяет охарактеризовать самым совершенным образом эвфотический слой воды. В отдельных пунктах в различные периоды года она изменяется от 50 до 350 см, но по осредненным данным за навигационный период (табл. 12) колеблется от 81 до 161 см и в целом хорошо согласуется с общей численностью микроорганизмов и активностью биологических процессов в волжских водохранилищах.

Наименьшие величины прозрачности наблюдаются в наиболее евтрофированных участках — Чебоксарское и Ивановское водохранилища, наибольшие — в Саратовском и Рыбинском, что определяется содержанием взвешенных минеральных и органических частиц, косных и живых.

Средняя температура воды в Волге с мая по ноябрь включительно равна 12,6°С. Разница между температурами водохранилищ, расположенных на севере и юге, достигает 4° (см. табл. 12).

Как впервые показано Ю. И. Сорокиным [1958], в волжских водохранилищах из-за малой прозрачности воды часть водорослей испытывает постоянное или частичное световое голодание. В зависимости от экологических условий обитания, глубины и других факторов голоданию подвержены от 30 до 90% водорослей. В подавляющем большинстве случаев фитопланктон равномерно рас-

ТАБЛИЦА 12. Морфометрия волжских водохранилищ, прозрачность воды по диску Секки и температура по осредненным данным за ряд лет

Водохранилище	Полный объем		Площадь водного зеркала		Средняя глубина, м	Прозрачность воды по диску Секки, см	Температура воды с IV по XI, °С
	км <sup>3</sup>	% от суммы	км <sup>2</sup>	% от суммы			
Иваньковское	1,12	1,09	327	1,60	3,4	93	12,9
Угличское	1,24	1,21	249	1,22	4,8	140	12,1
Рыбинское	25,42	24,7	4 550	22,5	5,6	140	11,3
Горьковское	8,81	8,6	1 591	7,80	5,5	115	11,4
Чебоксарское	13,85	13,5	2 274	11,2	6,1	81	12,1
Куйбышевское	58,00	56,4	6 450	31,6	8,9	107	12,5
Саратовское	12,86	12,5	1 831	8,98	7,0	161	12,0
Волгоградское	31,45	30,6	3 117	15,3	10,0	139	13,3
Низовье Волги	—	—	—	—	—	102	15,5
Сумма или среднее	102,76	100	20 389	100	5,0	120	12,6

Примечание. Морфология приведена по Н. В. Буторину, М. А. Фортунатову [1976], прозрачность воды — по трем экспедициям в 1972 г. и одной экспедиции в 1975 г., температура воды — средние данные гидрометеорологической службы за 5 лет (1973—1977 гг.).

пределяется по евфотической зоне в результате постоянного ветрового перемешивания. Во многих водохранилищах в течение вегетационного периода отмечается смена руководящих форм фитопланктона: весной и осенью чаще всего доминируют диатомовые, летом — синезеленые. Соответственно меняется и температурный оптимум фотосинтеза: для диатомовых — около 22°, для синезеленых — около 26°С.

По химическому составу воды волжских водохранилищ относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. В среднем по всему каскаду водохранилищ сумма ионов равна 219 мг/л, содержание карбонатов — 20,6, хлоридов — 18,5, сульфатов — 12,2, кальция — 37,4, общего азота — 1,4 и общего фосфора — 0,067 мг/л и т. д. (табл. 13). По всей трассе Волги содержание отдельных элементов меняется в 3—5—10 раз. Общая закономерность состоит в том, что содержание большинства элементов постепенно возрастает от верховья к дельте. Например, количество хлоридов возрастает в 7—9 раз, сульфатов — в 5 раз, калия и натрия — почти в 8 раз, кальция — в 2 раза. Несколько по-иному ведут себя основные биогенные элементы — фосфор и азот. Наибольшие величины фосфора отмечены в наиболее евтрофированных участках Волги, на трассе Чебоксарского и в Иваньковском водохранилищах — 0,105 и 0,095 мг P/л; в других водохранилищах его количество близко к средней величине — 0,067. Исключение представляет лишь Верхневолжское водохранилище, в котором содержание фосфора выражается цифрой 0,020 мг/л, т. е. фосфор распределяется по трассе 3500 км более или менее равномерно. То же наблюдается и с общим

ТАБЛИЦА 13. Химический состав воды волжских водохранилищ в среднем за вегетационный период

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Карбонаты, мг С/л	Хлориды, мг/л	Сульфаты, мг S/л	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> , мг/л
Верхневолжское	122	14,7	4,40	3,59	2,63
Иваньковское	205	24,6	6,52	7,36	7,28
Угличское	196	22,8	6,31	8,26	6,92
Рыбинское	168	19,3	3,67	8,38	3,95
Горьковское	173	19,0	6,63	8,34	6,83
Чебоксарское	200	20,1	9,40	12,2	8,38
Куйбышевское	280	22,8	31,8	17,8	23,6
Саратовское	291	22,0	39,9	18,5	23,4
Волгоградское	260	18,2	38,6	18,9	15,6
Низовье Волги	292	22,9	37,5	18,4	20,5

Водохранилище	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Общий фосфор, мг P/л	Общий азот, мг N/л	Перманганатная окисляемость, мг O/л
Верхневолжское	3,88	25,2	0,020	0,48	—
Иваньковское	7,90	35,4	0,095	1,28	15,1
Угличское	7,27	33,9	0,073	1,45	14,6
Рыбинское	7,93	29,2	0,049	1,30	11,6
Горьковское	7,83	28,9	0,055	1,29	11,9
Чебоксарское	8,14	34,2	0,105	1,77	12,4
Куйбышевское	10,5	43,0	0,076	1,76	9,29
Саратовское	12,1	44,7	0,057	1,50	10,4
Волгоградское	15,2	39,0	0,059	1,49	8,13
Низовье Волги	10,1	50,1	0,078	1,68	7,60

Примечание. Представленные здесь результаты — средние нами величины из данных, приведенных А. А. Былинкиной и др. [1978].

азотом (см. табл. 13): если исключить Верхневолжское водохранилище, которое отличается по всем показателям, то в остальных восьми водохранилищах концентрация общего азота в воде колеблется от 1,28 до 1,77 мг N/л, т. е. намного равномернее, чем другие элементы. Это свидетельствует о том, что фосфор депонируется в донных отложениях по трассе, а связанные формы азота под действием микроорганизмов разрушаются и в конечном итоге выбрасываются в виде свободного азота в атмосферу, хотя частично он также депонируется на некоторое время в иловых отложениях.

Исключительный интерес представляет изменение перманганатной окисляемости в каскаде, по которой можно судить о содержании органического вещества. Несмотря на то что в средне- и нижневолжских водохранилищах в процессе фотосинтеза его образуется больше, чем в верхневолжских, его концентрация в воде убывает. Это — результат того, что по мере продвижения воды на юг

с повышением температуры деструкционные процессы усиливаются и содержание органического вещества уменьшается примерно на 5—6 мг/л. Если принять, что за год по Волге проходит около 196 км<sup>3</sup> воды, то деструкция органического вещества лишь в результате этого процесса составит около 1 млн. т С.

Из автотрофных организмов основную массу органического вещества продуцирует фитопланктон, и лишь в Ивановском и Угличском водохранилищах значительная доля принадлежит высшей водной растительности. В процессе хемосинтеза аэробными и анаэробными микроорганизмами синтезируется ничтожно малое количество вещества, которое не может иметь большого значения в общем балансе.

В волжских водохранилищах господствуют деатомовые и синезеленые водоросли, биомасса которых в среднем за вегетационный период равна 1—5 г/м<sup>3</sup> [Кузьмин, 194], эвгленовые, протококковые, пиропитовые, золотистые. Ведущая роль в продуцировании органического вещества среди высших водных растений принадлежит рогозу (Typha), рдесту (Potamogeton) и хвощу (Equisetum), маннику (Glyceria) [Экзерцев, Довбня, 1974].

В расчете на единицу площади водного зеркала самое малое количество органического вещества в процессе фотосинтеза образуется в Рыбинском водохранилище — 76, самое большое — в Чебоксарском — 198 и Ивановском — 170 г С/м<sup>2</sup> за летний сезон, что в общем согласуется с содержанием в воде биогенных элементов (см. табл. 13).

Общее количество органического вещества, образующегося в результате фотосинтеза фитопланктона во всей Волге, равно 2 164 000 т С за год. Наибольший вклад в продукцию фитопланктона вносит Куйбышевское водохранилище — более 25%, большую долю будет вносить Чебоксарское — примерно около 20%. Почти одинаковое количество органического вещества образуется в Рыбинском и Волгоградском — по 16%, в сумме около 33%. Совсем ничтожные величины дают, хотя и высокопродуктивные, но малые по площади, Ивановское — 2,6% и Угличское — 1,4%.

Средневзвешенная арифметическая продукция фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> во всей системе равна 106 г С за навигационный период.

Второй источник автохтонного органического вещества — высшая водная растительность — не играет существенной роли для Волги и составляет, по данным В. А. Экзерцева, И. В. Довбня [1974], 53 290 т С, или 4,37% от суммарной продукции фитопланктона и высшей водной растительности. За исключением Куйбышевского и трассы Чебоксарского водохранилищ, данные по продукции макрофитов отсутствуют, площадь зарослей во всех остальных водохранилищах составляет 148,5 км<sup>2</sup>, т. е. 1,07% общей площади водохранилищ. Но для некоторых водохранилищ она имеет существенное значение, как, например, для Ивановского, в котором площади зарастания достигают 20,4%, и Угличского — 5,9%. В первом производстве макрофитов составляет 1/3 от общей продукции, во втором — 1/13. При этом в расчете на площадь зарослей она дости-

гает очень высоких значений (184—314 г С/м<sup>2</sup> за сезон) и повышается от северных водохранилищ к южным, достигая в Волгоградском максимальных значений — 314 г С/м<sup>2</sup>. Необходимо отметить существенное различие между биомассой фитопланктона и макрофитов. Фитопланктон представлен особями размером в несколько десятков мкм, да и по химическому составу он сильно отличается от высших растений — в нем мало клетчатки. Следовательно, макрофиты разлагаются медленно, и поэтому формируемые здесь биоценозы (растения, микроорганизмы, перифитон на поверхности вегетативных органов, зоопланктон и др.) характеризуются большим постоянством и стабильностью.

Итак, с учетом продукции фитопланктона и высшей водной растительности в каскаде волжских водохранилищ образуется 2 213 000 т С органического вещества за вегетационный период в процессе фотосинтеза, разрушается в воде 3 767 000 т. В расчете на 1 м<sup>2</sup> поверхности воды в среднем образуется 109, подвергается деструкции 185 г С органического вещества (табл. 14).

Эффективность использования энергии фитопланктоном в волжских водохранилищах колеблется от 0,1 до 0,3% от суммарной проникающей в воду радиации [Пырина, 1966].

В табл. 15 проведено сравнение первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза с уловами и биомассой рыбы. Для сопоставления были использованы данные по уловам (с учетом государственного любительского вылова и ихтиомассы) [Поддубный, 1978] и первичной продукции.

По всему каскаду волжских водохранилищ были получены поразительно близкие цифры: средняя величина улова (от интенсивности фотосинтеза) 0,053% с колебанием в различных водохранилищах от самой малой (0,033%) в Горьковском до самой большой (0,077%) в Волгоградском.

Общая ихтиомасса обитающих в Волге рыб составляет в среднем 1,15% от продукции фитопланктона с колебанием от 0,053% в Горьковском до 1,73% в Рыбинском.

## МИКРОФЛОРА ВОЛГИ

Микроорганизмы воды изучаются около 100 лет, но и до сих пор даже на самые простые вопросы — какова численность бактерий, скорость их размножения, взаимоотношения с более высокоорганизованными существами и внутри микромира — нельзя дать исчерпывающего ответа. Более того, основная масса микроорганизмов только еще начинает изучаться. Микробиология круговорота веществ и водная ее часть приобрели высокую значимость в последнее время в связи с загрязнением окружающей среды.

В среднем общее количество бактерий, определяемых методом прямого подсчета на мембранных фильтрах под микроскопом по методу А. С. Разумова [1932], для всей Волги равно 1—3 млн. в 1 мл. Крайние величины от наиболее чистых участков Рыбинского водохранилища до наиболее богатых — заросли высшей водной рас-

ТАБЛИЦА 14. Баланс первичной продукции и деструкции органического вещества в водохранилищах Волги

Водохранилище	Продукция фитопланктона и высшей растительности			Деструкция органического вещества в воде			Примечание
	на весь водоем, т С	в % от суммы	под 1 м <sup>2</sup> , г С	на весь водоем, т С	в % от суммы	под 1 м <sup>2</sup> , г С	
Иваньковское	76 000	3,43	226	52 000	1,38	160	Вероятно, деструкция занижена
Угличское	34 000	1,53	155	36 000	0,93	144	
Рыбинское	360 000	16,23	80	587 000	15,58	129	
Горьковское	183 000	8,25	115	294 000	7,80	185	—
Чебоксарское	450 000	20,28	198	546 000	14,49	240	Для Чебоксарского водохранилища расчеты проведены по результатам под 1 м <sup>2</sup> и проектируемой площади
Куйбышевское	550 000	24,79	100	1 180 000	31,32	220	
Саратовское	188 000	8,48	101	375 000	9,95	201	Для Куйбышевского и трассы Чебоксарского водохранилищ данных по продукции высших растений нет
Волгоградское	377 000	17,00	121	698 000	18,52	201	
Итого по Волге	2 218 000	100	X= =109*	3 767 000	100	X=185*	

\* Продукция и деструкция органического вещества под 1 м<sup>2</sup> в среднем на Волге рассчитаны как средневзвешенные арифметические.

ТАБЛИЦА 15. Первичная продукция органического вещества, ихтиомасса и уловы рыбы в каскаде волжских водохранилищ (в сыром весе на 1 м<sup>2</sup>)

Водохранилище	Продукция фитопланктона и макрофитов, г	Уловы за год		Ихтиомасса	
		г	% от первичной продукции	г	% от первичной продукции
Иваньковское	4520	2,32	0,051	40,3	0,89
Угличское	3100	1,69	0,054	39,0	1,26
Рыбинское	1600	1,18	0,073	27,7	1,73
Горьковское	2300	0,75	0,033	12,1	0,53
Куйбышевское	2000	1,35	0,068	20,3	1,02
Саратовское	2020	0,66	0,033	12,5	0,62
Волгоградское	2420	1,86	0,077	24,0	0,99
Итого по Волге	2180	1,15	0,053	25,1	1,15

тивности в Иваньковском водохранилище и дельтовых водоемов Волги [Горбунов, 1963] — колеблются от 0,6 до 10 млн. в 1 мл. В отдельных случаях их может быть больше.

Отношение количества сапрофитов, растущих на МПА, к общему количеству бактерий в среднем для Волги равно 0,03%, а на



отдельных участках — доходит до 0,1—0,5%. Это свидетельствует о том, что основная масса бактерий развивается и приспособлена к росту на тех минимальных количествах органического вещества (порядка 7—15 мг С/л), которые содержатся в воде волжских водохранилищ.

Общее количество бактерий в воде волжских водохранилищ теснейшим образом связано с содержанием органико-минеральных частиц. С одной стороны, зимой, в подледный период, когда все органико-минеральные частицы оседают, происходит резкое уменьшение количества бактерий, с другой стороны, летом коэффициент корреляции между количеством бактерий и содержанием взвешенных веществ [Иватин, 1975] равен 0,7—0,9, что свидетельствует о тесной связи между этими показателями.

Максимальные средние величины бактерий наблюдаются в наиболее продуктивных районах Волги: Ивановском водохранилище (2,8 млн./мл) и в районе Балахна—Чебоксары — 2,5 млн./мл (табл. 16).

Наименьшее количество клеток микроорганизмов всегда наблюдается в подледный период, когда оседают взвешенные частицы и нет ветрового перемешивания — 0,6—1,3 млн./мл. Несколько больше бактерий летом — 1,2—2,0 млн./мл. Максимумы же численности наблюдаются весной, в половодье, и осенью — 1,8—2,5 млн./мл. Таким образом, мы имеем два минимума в содержании бактерий — зимой и летом и два максимума — весной и осенью.

Особняком стоят водоемы низовьев дельты Волги. Здесь в протоках, ериках и полях численность бактерий [Горбунов, 1963] достигает иногда 10 млн. в 1 мл воды и выше, особенно весной. Такое насыщение воды микроорганизмами приводит к резкому потреблению кислорода летом и зимой подо льдом, в результате чего здесь происходят заморы рыб.

Время, за которое удваивается количество бактерий в водохранилищах Волги, по данным разных авторов колеблется от 5 до 48 ч в самый теплый период года (июнь—август).

Ранней весной и поздней осенью, когда температура воды снижается до 5—2° С, оно выражается величинами порядка 50—90—150 ч, а зимой, в подледный период, достигает нескольких сот часов.

Время генерации, определенное по всей системе волжских водохранилищ в двух рейсах в 1970 г. [Кудрявцев, 1971], изменялось от 12 до 76 ч.

Размеры бактериальных клеток в открытых частях водохранилищ повсеместно выражаются величинами одного порядка: длина 1,2—2,0 мк, ширина 0,3—0,5 мк, объем клеток 0,2—0,5 мкм<sup>3</sup>. Лишь в зарослях водной растительности и в сточных водах их размеры в 2—4 раза больше.

В среднем для всей Волги продукция бактерий равна 55 мкг С в 1 л воды за сутки. Это соответствует 0,7 мг сырой биомассы, или  $0,7 \cdot 10^9$  бактериальных клеток, что хорошо согласуется с прямыми

ТАБЛИЦА 16. Общее количество бактерий в воде волжских водохранилищ, млн./мл

Участок Волги или водохранилище	Среднее 1970 и 1972 гг.	Участок Волги или водохранилище	Среднее 1970 и 1972 гг.
Выше Калинина	1,2	Куйбышевское	2,2
Иваньковское	2,8	Саратовское	1,9
Угличское	2,0	Волгоградское	1,9
Рыбинское	1,6	Волгоград—Астрахань	2,4
Горьковское	1,8	Среднее за рейс	2,0
Балахна—Чебоксары	2,5		

наблюдениями за скоростью их прироста. Подобно численности, наиболее высокая продукция микроорганизмов отмечена в Ивановском водохранилище — 136 мкг С/л·сут<sup>-1</sup>, а затем на участке Балахна—Чебоксары и в Куйбышевском водохранилище — 62 мкг С/л·сут<sup>-1</sup>. Самая низкая величина — 25 мкг С/л·сут<sup>-1</sup> — была в Рыбинском водохранилище.

О количестве бактерий в водоемах в подледный период сведений мало, еще меньше — по интенсивности деструкции органического вещества. Зимой количество бактерий в Рыбинском водохранилище год от года колеблется от 0,5 до 1,5 млн./мл. Причины этой вариации пока еще не ясны; возможно, они определяются интенсивностью продукции органического вещества летом в водоеме и поступлением его с водосборной площади перед ледоставом.

Зимой 1964/65 г. в Рыбинском водохранилище было проведено систематическое наблюдение за потреблением кислорода в пробах воды, инкубируемых длительное время подо льдом [Романенко, 1979]. С помощью <sup>14</sup>C было установлено, что ни на одной из шести стандартных станций прироста органического вещества за счет фотосинтеза не наблюдалось: ассимиляция CO<sub>2</sub> была одинакова в светлых и затемненных склянках при толщине снега на льду от 10 до 50 см. Примечательно, что к концу зимы при неизменной температуре воды активность бактерий возрастала, что связано, по всей вероятности, с увеличением количества психрофильных бактерий. Гетеротрофная ассимиляция CO<sub>2</sub> с декабря по середину марта колебалась в пределах 0,1—0,15 мкг С/л·сут<sup>-1</sup> и лишь в последней декаде марта — начале апреля возросла в 5 раз и достигала 0,6 мкг С/л·сут<sup>-1</sup>.

В конце декабря в районе Коприно исходное содержание кислорода в воде было 11,66 мг/л и выражалось близкими величинами на русле и пойме на всех горизонтах. С декабря по март потребление кислорода в расчете на 1 сут было весьма стабильным — около 0,05 мг/л.

За 97 дней, с декабря по апрель, суммарная величина потребления кислорода в склянках составила 5,7 у поверхности и 4,9 мг/л — в глубинных пробах. Убыль кислорода в самом водоеме в этих же пунктах равнялась 8,7 и 8,8 мг/л. Разница между натурными изме-

нениями в концентрации кислорода и в склянках была 3,4 мг/л, при этом больше в глубоких слоях, чем у поверхности с близкими результатами на русле и пойме.

Различие может быть объяснено двумя причинами: первая — часть кислорода могла быть использована на окисление метана, который в природных условиях поступает в воду из донных отложений постоянно, и вторая — подток бескислородных грунтовых вод. Вероятно, в данном случае имеют место оба фактора.

По осредненным данным была рассчитана интенсивность деструкции органического вещества во всем водохранилище за весь подледный период (табл. 17).

ТАБЛИЦА 17. Деструкция органического вещества и гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  в воде Рыбинского водохранилища подо льдом в 1965/66 г. (в углероде)

Процесс	Объем водохранилища км <sup>3</sup>	Число дней	Период с ноября по апрель			В среднем за сутки		
			в 1 л, мг	под 1 м <sup>2</sup> , г	на весь водоем, г	в 1 л, мг	под 1 м <sup>2</sup> , г	на весь водоем, г
Деструкция	14,5	160	2,4	10,7	35 000	0,015	0,067	218
Ассимиляция $\text{CO}_2$	14,5	160	0,032	0,145	464	0,0002	0,0009	2,9

Таким образом, зимой в Рыбинском водохранилище при полном отсутствии фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  подо льдом образуется 464 т С, разрушается микроорганизмами 35 000 т С органического вещества, что составляет 10% от деструкции летом.

Количество бактерий в донных отложениях выше на три порядка, чем в воде. Если в воде их содержится 1—3 млн. на 1 мл, то в илах — 1—3 млрд. на 1 г.

### *Сапрофитные бактерии*

Если количество бактерий по прямому счету изменяется на протяжении нескольких сот километров по Волге незначительно — в 2—3 раза, то содержание сапрофитных бактерий — в десятки и сотни раз. Их отношение варьирует от 0,05 до 4,18%. У населенных пунктов, в маленьких речках, куда попадают стоки бытовых вод, количество сапрофитов резко возрастает до 2—200 тыс. в 1 мл воды.

По течению реки ниже всех крупных населенных пунктов тянется шлейф из сапрофитных бактерий. Чаще всего вместе со сточными водами они прижаты к тому берегу, на котором находится город. Их содержание через 3—5 км заметно уменьшается, а через 10 км стабилизируется в результате процесса самоочищения. По судоходной трассе их, как правило, меньше, чем у берегов.

В целом для Волги численность сапрофитных бактерий (табл. 18) соответствует водомам мезотрофного типа с умеренным поступлением сточных вод, лишь локально их содержание выше

ТАБЛИЦА 18. Среднее количество сапрофитных бактерий в различных водохранилищах Волги

Водохранилище	Сапрофиты, тыс./мл	Общее количество бактерий, млн./мл	% сапрофитов от общего количества	Автор
Иваньковское	2,0	2,0	0,10	Марголина, 1966
Углинское	1,7	1,8	0,10	Тот же
Рыбинское	0,27	1,4	0,019	Романенко, 1971
Горьковское	1,7	4,5	0,03	Кузнецов, 1959
Трасса будущего Чебоксарского	6,5	2,3	0,30	Тарасова, 1974
Куйбышевское	0,45	2,6	0,018	Иватин, 1973
Саратовское	0,32	1,6	0,03	Дзюбан, 1975
Волгоградское	2,20	2,85	0,074	Кудрявцев, 1971
Дельта Волги	3,00	3,00	0,10	Горбунов, 1963

### *Интенсивность отдельных бактериальных процессов*

В донных отложениях Волги, как и в других водоемах, в зависимости от физико-химических условий с той или иной скоростью протекают некоторые бактериальные процессы. Не все процессы круговорота отдельных элементов изучены с достаточной полнотой. Например, серия исследований проведена по редукации сульфатов в донных отложениях, но совсем слабо изучена интенсивность фиксации азота, нитрификация и пр.

В воде и илах волжских водохранилищ всегда присутствуют азотфиксирующие бактерии. В воде повсеместно есть *Azotobacter*, но при посевах он вырастает лишь из первого или второго разведения. В значительно большем количестве он встречается в обрастаниях на высшей водной растительности, а также поверхностном слое илов — 1—5 тыс. на 1 г. Повсеместно в колонках ила в глубине 20—30 см находится *Clostridium pasteurianum*. Его количество достигает иногда 300 000 на 1 г ила [Салманов, 1966].

Основную роль в фиксации азота в воде играют синезеленые водоросли. Интенсивность фиксации молекулярного азота при анализе ацетиленовым методом в период массового цветения воды синезелеными водорослями в Рыбинском водохранилище [Саралов, 1975] достигает 40 мг  $N_2$  на 1 м<sup>2</sup>. Примерно столько же фиксируется азота в донных отложениях масляно-кислыми бактериями.

Повсеместно в илах всех водохранилищ присутствуют сульфатредуцирующие бактерии. В зависимости от особенностей ила при посевах на элективных средах их вырастает от нескольких единиц до нескольких десятков тысяч на 1 г. Содержание сульфатов в грунтах верхневолжских водохранилищ 30—150 мг  $SO_4$ /л, в Куйбышевском водохранилище их больше — 100—400 мг. Количество сульфидов колеблется от 5—10 до 300 мг/л, и лишь с Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища в первые годы после заливания водой достигло 2000 мг  $H_2S$ /л [Сорокин, 1960].

Интенсивность редукции сульфатов в Волге [Кравцов, Сорокин, 1959; Сорокин, 1960, 1961] колеблется летом чаще всего в пределах 0,01—0,02 мг  $H_2S$  на 1 л ила за сутки.

В наиболее глубоких местах водохранилищ, куда скатывается детрит и накапливается органическое вещество, а также по затопленным руслам рек интенсивно идут процессы образования метана. Количество метанобразующих бактерий колеблется в пределах нескольких сот, а иногда десятков тысяч на 1 г [Романенко, 1966].

Особенно интенсивно идут бактериальные процессы окисления озерного газа с интенсивным потреблением кислорода в дельте Волги [Горбунов, 1963].

#### ЕВТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА В БАССЕЙНЕ ДНЕСТРА, ДОНА, АЛГЕТИ И КУРЫ

В бассейне Днестра и Дона находится ряд водохранилищ, различающихся по морфометрии, но близких по продукционно-биологическим показателям — евтрофные. Крупнейшее из них Цимлянское, расположенное в пределах Волгоградской и Ростовской областей, имеет площадь водного зеркала 2700 км<sup>2</sup>, по сравнению с ним водохранилища Молдавии очень маленькие — от 0,75—6,8 км<sup>2</sup> (табл. 19)<sup>6</sup>. Такие же примерно водохранилища расположены на Кавказе и Нижне-Картлийской равнине [Цхомелидзе, 1976]. Они расположены южнее 49° с. ш. и потому имеют более длительный вегетационный период по сравнению с водохранилищами Днепра, Волжско-Камского бассейна и другими и более высокую температуру воды. Водосбор Днестра и Дона находится на богатых черноземах, темно-серых лесных песчаных почвах, а Куры и Алгети — на богатых каштановых почвах. Сумма атмосферных осадков колеблется от 450 до 600 мм за год. В бассейне Днестра происходит настолько интенсивный смыв почвы, что с каждого гектара ее выносится около 16 т за год [данные Б. В. Полякова, цит. по: Бызгу и др., 1964]. Поступающие в водохранилище воды содержат большие количества органико-минеральных взвесей, и поэтому прозрачность воды невелика — несколько сантиметров (см. табл. 19). Например, в Дубоссарском водохранилище за год поступает 7,8 млн. м<sup>3</sup> взвесей, через плотину сбрасывается всего лишь 3,8%. Поэтому полное заиливание мертвого объема чаши произойдет через 18—20 лет, и срок эксплуатации его будет равен 33—35 годам [Корчинский, 1973]. Еще интенсивнее происходит заиливание малых водохранилищ Молдавии. В Цимлянское водохранилище за первые 5 лет эксплуатации поступило 144,5 млн. м<sup>3</sup> взвесей [Кокоулин, 1961]. Поступающие взвеси оказывают большое влияние на содержание бактерий в этих водоемах, так как каждая взвешенная частица несет большое количество микробов. Органические вещества, поступающие со взвесями, первоначально в воде, а затем в донных

<sup>6</sup> Для сравнения с северными водоемами в табл. 19 приведены средние величины температуры вод с апреля по ноябрь включительно. Результаты взяты с графиков из статей М. Ф. Ярошенко и др. [1965] и Л. П. Цискаришвили [1976].

ТАБЛИЦА 19. Морфометрия, прозрачность и средняя температура воды в водохранилищах бассейнов Днестра, Дона, Алгет и Куры

Водохранилище	Морфометрия			Прозрачность воды по диску Секки, м	Температура воды с IV по XI, °С
	площадь, км	объем, млн. м <sup>3</sup>	средняя глубина, м		
Цимлянское	2700	23 800	8,8	0,85	—
Дубоссарское	6,8	500	7,5	0,80	15,1
Лазовское	0,75	1,7	2,5	0,70	16,4
Комратское	1,7	4,0	2,4	0,25	16,5
Кишкаренское	1,0	1,2	1,2	0,30	16,1
Марабдинское	0,15	0,5	3,3	0,8	18,8
Кумисское	3,4	15	3,4	0,3	17,0

отложениям подвергаются деструкции и являются существенным источником аллохтонных поступлений органического материала.

В отличие от олиготрофных водоемов в евтрофных поступающие частицы значительно богаче органическими веществами. Сюда приносится больше биогенных элементов и прозрачность воды в 30—50 см достаточна для продуцирования значительных величин органического вещества. Здесь мы видим ярчайшее влияние почвенно-климатических условий на внутриводоемные процессы и богатство водоемов в целом.

Повышенная минерализация воды — характерная черта евтрофных водоемов. Например, электропроводность воды в мезотрофных молдавских водохранилищах колеблется в пределах 100—200 мкСим, в Цимлянском водохранилище летом 1965 г. она изменялась от 250 до 653 кмСим [Кузнецов, Романенко, 1967].

По химическому составу воды отдельные водохранилища относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу, сульфатно- и хлоридно-натриевому, Кишкаринское водохранилище — к сульфатно-магниевому. Сумма ионов в Цимлянском и Дубоссарском колеблется около 303—397, в малых водохранилищах Молдавии — 1240—2930 мг/л. В Лазовском, Комратском и Кишкаринском водохранилищах в воде содержится много сульфатов (табл. 20) и мало кремния, в Кумисском сумма ионов достигает 4500 мг/л. К сожалению, по всем этим водохранилищам приводятся лишь минеральные формы азота, содержание которых из-за интенсивно протекающих процессов фотосинтеза невелико, основная масса биогенов находится в клетках водорослей и бактерий. Перманганатная окисляемость воды в Цимлянском водохранилище 6,5, в Дубоссарском — 13,9 и в малых водохранилищах — колеблется от 33,1 до 43,4 мг О/л [Фесенко, 1955; Фесенко, Зенин, 1955; Горбатенький, Бызгу, 1964]. В Марабдинском и Кумисском — 7,5 и 22 мг О/л [Цискаришвили, 1976].

В водохранилищах интенсивно протекают процессы фотосинтеза и деструкции, чему способствуют высокая инсоляция, темпера-

ТАБЛИЦА 20. Химический состав воды в водохранилищах бассейна Дона и Днестра

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Fe общее, мг/л	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> , мг/л	Карбонаты, мг С/л
Цимлянское	303	53,1	13,0	0,013	—	35
Дубоссарское	397	59	13,3	0,24	34,2	40,7
Лазовское	1920	74	97	0,16	371	135
Комратское	1240	59	38	0,25	282	54
Кишкаринское	2930	67	101	0,30	733	93
Марабдинское	1000	240	40	1,7	150	30
Кумисское	4500	290	110	—	1000	49

Водохранилище	SO <sub>4</sub> <sup>''</sup> , мг S/л	Cl <sup>'</sup> , мг/л	SiO <sub>2</sub> , мг Si/л	P <sub>мин</sub> , мг/л	N <sub>мин</sub> , мг/л	Перманганатная окисляемость, мг О/л
Цимлянское	11,4	17,7	—	0,023	0,30	6,5
Дубоссарское	16,3	31	3,21	0,06	2,16	13,9
Лазовское	193	102	1,78	0,142	1,35	36,0
Комратское	125	168	1,30	0,055	1,29	33,1
Кишкаринское	463	117	1,63	0,081	1,95	43,4
Марабдинское	70	40	—	0,004	0,49	7,5
Кумисское	400	300	—	0,004	0,21	22

тура, длительный вегетационный период, большое содержание биогенных элементов. В Цимлянском водохранилище господствуют диатомовые и синезеленые водоросли, общая биомасса фитопланктона за 11 лет, с 1953 по 1974 г., равна 6,4 с колебанием от 2,3 до 21,8 мг/л в сыром весе [Мирошниченко и др., 1976; Лапицкий, 1976]. По количеству таксонов в Дубоссарском водохранилище преобладают протококковые, эвгленовые, диатомовые и синезеленые, в то время как по численности первое место принадлежит синезеленым, второе — диатомовым, а по биомассе на первом месте находятся диатомовые, а в отдельные периоды — синезеленые водоросли [Шаларь, 1964; Бызгу и др., 1964]. В Кумисском и Марабдинском водохранилищах ведущую роль играют зеленые и диатомовые, а сырая биомасса водорослей в среднем равна 190 в первом и 80 мг/л во втором [Арсенашвили, Цискаришвили, 1976].

Продукция фитопланктона колеблется в пределах 212—436 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>, что характерно для евтрофных водоемов [Винберг, 1960]. Лишь в Цимлянском водохранилище продукция фитопланктона несколько превышает деструкцию, да и то без учета деструкционных процессов в донных отложениях. В водохранилищах Молдавии деструкция органического вещества в водной толще превышает продукцию фитопланктона в 1,5—2 раза (табл. 21). В среднем за 4 года в Дубоссарском водохранилище первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза была равна

ТАБЛИЦА 21. Количество микроорганизмов, продукция и деструкция органического вещества в евтрофных водохранилищах в бассейне Дона, Днестра, Алгети и Куры

Водохранилище	Продукция фитопланктона		Деструкция органического вещества в воде		Биомасса фитопланктона (сырая), мг/л
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С	
Цимлянское	995	418	910	395	6,4
Дубоссарское	25	436	32	739	1,91
Лазовское	0,16	212	0,35	467	1,31
Комратское	0,41	241	0,55	321	15,4
Кишкаренское	0,24	241	0,47	471	14,2
Марабдинское	64	424	77	514	23
Кумисское	1100	324	2060	607	138

Водохранилище	Количество бактерий		Биомасса бактерий		Сапрофиты на РПА		Продукция бактериальной биомассы IV—XI, мг С/л
	в воде, млн./мл	в илу, млрд./г	в воде, мг С/л	в илу, г С/кг	вода, тыс. мл	ил, млн. 1 г сырого	
Цимлянское	2,5	1,4	0,16	—	—	—	21
Дубоссарское	5,3	35	0,34	2,2	2,4	789	2,9
Лазовское	15,8	—	0,86	—	5,3	—	10,3
Комратское	19,2	—	1,31	—	3,3	—	16
Кишкаренское	16,6	—	1,63	—	6,9	—	10,1
Марабдинское	1,5	—	0,09	—	—	—	—
Кумисское	7,4	—	0,66	—	—	—	—

25 178 т С, деструкция — 31 707 т С. Суммарное поступление органического вещества (фотосинтез+аллохтонное) в среднем за год составляет 85 812 т С, расход (деструкция+сток в нижний бьеф) был равен 78 775 т С, т. е. баланс был положительным, превышение прихода над расходом составило 7037 т С органического вещества (табл. 22).

В водохранилищах с небольшими глубинами (2—3 м) водоросли в среднем более или менее равномерно распределяются в толще воды. В Цимлянском водохранилище при постоянном волнении они относительно равномерно распределяются в эвфотической зоне до глубины утроенной прозрачности по диску Секки, глубже их количество уменьшается в 3—5 раз.

С учетом губительного воздействия инсоляции в поверхностных слоях воды оптимальные величины фотосинтеза находятся в слое 0,6—0,9 м. В заливах с большим скоплением синезеленых водорослей в Цимлянском водохранилище в процессе фотосинтеза за сутки выделялось до 35 г О<sub>2</sub> под 1 м<sup>2</sup> поверхности (табл. 23).



ТАБЛИЦА 22. Поступление и расход органического вещества в Дубоссарском водохранилище за ряд лет [по: Кривенцова, Борш, 1974]

Год	В тоннах С			
	продукция фитопланктона	деструкция органического вещества в воде	поступление со стоком Днестра	сброс через плотину
1964	14 920	23 126	101 265	36 600
1965	30 800	22 000	46 736	69 071
1971	32 760	47 160	45 686	41 595
1972	22 230	34 542	48 848	41 006
Среднее	25 178	31 707	60 634	47 068

ТАБЛИЦА 23. Интенсивность фотосинтеза и деструкции органического вещества в Цимлянском водохранилище в июле-августе 1965 г. [Кузнецов, Романенко, 1967], г O<sub>2</sub> под 1 м<sup>2</sup>

Участок, плёс	Число станций	Валовый фотосинтез			Деструкция		
		средний	максимальный	минимальный	средняя	максимальная	минимальная
Дон выше Калача	3	8,61	9,90	6,18	5,29	6,00	4,80
Чирский	5	8,55	15,4	3,62	9,84	24,9	2,21
Потемкинский	9	17,8	35,3	6,85	14,3	22,8	7,01
Предплотинный	7	7,39	11,9	4,88	12,0	17,0	6,60
Средние величины	6	10,6	18,1	5,38	10,4	17,7	5,16

В среднем на 24 станциях с учетом интенсивности фотосинтеза и деструкции по глубине по слоям воды валовая продукция органического вещества была равна 10,6, деструкция — 10,4 г O<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>. Вероятно, при учете интенсивности разрушения органических веществ в донных отложениях должно наблюдаться небольшое превышение деструкции над продукцией.

Если принять, что в этом водохранилище основная масса органического вещества автохтонного происхождения, то, разделив его количество, определенное с помощью бихроматной окисляемости, на соответствующую величину продукции органического вещества на тех же станциях, можно рассчитать приблизительную величину «оборачиваемости» органического вещества (табл. 24). Таким образом, «оборачиваемость» органического вещества в самые теплые месяцы вегетационного периода при температуре 24,4°С в Чирском и Потемкинском плёсах колеблется в пределах 4—7 сут, в Предплотинном — 7—10 сут. Отсюда видно, насколько интенсивно протекают процессы образования и распада органического вещества летом. По-видимому, это максимальные величины. При более низкой температуре воды весной и осенью скорость оборота органического вещества должна резко замедлиться.

ТАБЛИЦА 24. Скорость оборачиваемости органического вещества в Цимлянском водохранилище, июль-август 1965 г.

Плѣс	Номер станции	Бихроматная окисляемость, мг О <sub>2</sub> /л (А)	Температура воды, °С	Валовая продукция органического вещества, мг О <sub>2</sub> /л·сут (В)	Оборачиваемость органического вещества, сут (А/В)
Чирский	33	28,6	25,8	5,6	5,1
	34	23,9	—	5,1	4,7
	36	90,0	26,2	14,4	6,2
Потемкинский	55	27,9	22,7	5,1	5,5
	42	25,5	24,6	3,5	7,3
Предплотинный	43	31,0	23,3	3,1	10,0
	45	15,5	23,8	1,5	10,3
Средняя	—	34,6	24,4	5,5	7,01

Общее количество бактерий в водохранилищах бассейна Дона и Днестра выражается большими величинами — от 2,5 в Цимлянском до 19,2 млн/мл в Комратском. Лишь в Цимлянском и частично в Дубоссарском водохранилищах (см. табл. 21) количество бактерий соответствует степени трофии этих водоемов, т. е. здесь преобладает автохтонная микрофлора. В малых водохранилищах Молдавии подавляющее количество бактериальных клеток в воде аллохтонного происхождения. Это бактерии, принесенные в водоем с водосборной площади в основном с почвенными частицами, о чем свидетельствует большое содержание органо-минеральных взвесей и малая прозрачность воды. Обычно при отстаивании в таких водах количество бактерий сразу же уменьшается [Романенко, 1963]. Здесь наблюдается диспропорция между содержанием микроорганизмов и потреблением кислорода на дыхание.

Столь большие величины численности можно назвать ложными величинами, не соответствующими количеству и продукции органического вещества. На Кавказе большие величины количества бактерий (см. табл. 21) наблюдаются в Кумисском водохранилище [Якобашвили, Цискаришвили, 1976]. В данном случае мы имеем дело с евтрофными по другим (не по количеству бактерий) показателям водоемами. Подобное явление наблюдается и в олиготрофных и мезотрофных водохранилищах Средней Азии, где из-за огромного количества влекомых водой взвешенных частиц численность бактерий непомерно велика и не соответствует степени их трофии.

Продукция бактериальной биомассы в этих водоемах пока еще изучена слабо. В Цимлянском водохранилище за вегетационный период, по приблизительным данным, продукция бактериальной биомассы равна 191 г С/м<sup>2</sup> [Мирошниченко и др., 1976], что составляет 45% первичной продукции органического вещества фитопланктона. В водохранилищах Молдавии продукция бактериальной биомассы за вегетационный период равна: в Дубоссарском — 1,7, в Лазовском — 0,6, в Комратском — 9,0, в Кишкаренском —

5,4 мг С/л [Кривенцова, 1971]. Результаты свидетельствуют о весьма высокой бактериальной продукции этих водоемов.

В донных отложениях численность бактерий изменяется в 2—3 раза, в зависимости от их физического состава. Например, в Цимлянском водохранилище в песчаных почвах их количество колеблется в пределах 0,13—0,36 млрд./г (на сырой вес), в глинистых почвах с наилком 1,23, а в среднем за ряд лет 1,43 млрд./г [Катрецкий, 1976]. В илах Дубоссарского водохранилища количество бактериальных клеток доходит до 35 млрд./г. Столь высокое содержание микроорганизмов в илах водохранилищ Молдавии не есть результат интенсивного развития микроорганизмов в илах. Здесь также какое-то время господствует аллохтонная микрофлора, которая оседает на дно вместе со взвешенными частицами. Но они не находят здесь благоприятных условий для развития, так как содержание органического вещества в илах очень низкое — 2,5—5,3% [Кожухарь, 1964]. Быстрое наслоение ила приводит к резкому изменению физических условий. Аэробные условия сменяются анаэробными, и микроорганизмы, использующие свободный кислород, должны отмереть. По данным того же автора, среднегодовое заиливание в Комратском водохранилище составляет 9—10, в Лазовском — 7—9, Кишкаринском — 15—20 см.

Совершенно особые условия создаются в донных отложениях Цимлянского водохранилища. Казалось бы, в столь высокопродуктивном водоеме должны быть и очень богатые донные отложения. Но в водоемах подобного типа при глубинах 25—30 м бактериальные процессы деструкции органического вещества в толще воды протекают настолько интенсивно, что на экранирующий слой ила седиментируется очень мало легкоусвояемого органического вещества, и поэтому бактериальные процессы протекают здесь не столь интенсивно, как можно было ожидать. То же самое наблюдается в некоторых евтрофных водохранилищах Кубы [Perez Eiriz у отр., 1976].

В донных отложениях Цимлянского водохранилища наблюдается очень низкое значение окислительно-восстановительного потенциала [Кузнецова, Романенко, 1967; Цыба, 1971]. Во многих пунктах Eh достигает —240. Эти величины отмечаются в самом поверхностном слое ила, 0—1 см, а также на глубине 3—10 см. При слабощелочном рН 7,2—7,9  $\gamma_{\text{H}_2} = 6,5 \div 7,7$ . Такие низкие величины О—В-потенциала объясняются протекающими процессами редукции сульфатов и накоплением сероводорода. Действительно, количество сульфатредуцирующих бактерий в илах колеблется от 0,3 до 26 тыс. в 1 г сырого ила. Как и вообще при учете физиологических групп бактерий на питательных средах, эти данные во много раз занижены. Посевы были проведены на питательную среду Кравцова—Сорокина. Современные среды (среда Постгейта) позволяют учесть значительно большее количество бактерий этой группы. Редукция сульфатов протекает с интенсивностью 4,9—15,4 мг S/л·сут<sup>-1</sup>. По всей вероятности, окисление сульфатов происходит не сразу ввиду отсутствия кислорода в придонных слоях воды, и по-

этому наблюдается их накопление, достигающее на некоторых станциях 296 мг S/л. Зачастую почти половина серы находится в сульфидной форме. Это явление не может не сказаться отрицательно на бентосоядных рыбах. В придонных слоях воды и поверхностных слоях ила постоянно присутствуют тионовые бактерии, окисляющие сульфиды при первой же возможности, когда они диффундируют в воду и достигают слоев воды, содержащих следы кислорода.

Тионовые бактерии здесь приурочены к самому поверхностному слою ила, на глубине 5 см чаще всего их нет, отдельные величины, скорее всего, результат загрязнения или длительного сохранения при захоронении. Повсеместно здесь встречаются бактерии различных физиологических групп: нитрифицирующие, денитрифицирующие, азотфиксирующие, клетчатокластурующие и т. п. [Цыба, 1971],

В широком диапазоне изменяется содержание бактерий различных физиологических групп в Дубоссарском водохранилище (табл. 25).

ТАБЛИЦА 25. Количество бактерий различных физиологических групп в Дубоссарском водохранилище

Физиологическая группа	В 1 мл воды	В 1 г сырого ила
Амилолитические	54—6 400	5 тыс. — 2,2 млн.
Целлюлозные		
аэробные	0—10 000	1 тыс. — 1 млн.
анаэробные	0—1 000	1 тыс. — 10 тыс.
Углекислородокисляющие	1—10 000	1 млн. — 10 млн.
Метанообразующие	—	10 млн. — 1 млн.
Метаноокисляющие	0—9,3	—
Сульфатредуцирующие	—	10 млн. — 100 тыс.
Тионовые	—	10 тыс. — 1 млн.

Например, содержание клетчатковых, углекислородокисляющих бактерий колеблется в разных пробах в десятки тысяч раз. И если в воде их количество выражается сотнями и десятками тысяч, то в илах — десятками тысяч и миллионами [Кривенцова, 1970]. В целом в евтрофных водоемах численность большинства физиологических групп выражается большими величинами, что свидетельствует о напряженности всех процессов трансформации органических веществ.

МИКРОФЛОРА  
И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРОДУКЦИИ  
И ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
В ДНЕПРОВСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Днепр — одна из крупнейших рек Европы: длина 2200 км, водосборная площадь 482 тыс. км<sup>2</sup>, годовой сток 52 км<sup>3</sup>. По количеству водохранилищ и по изученности Днепр занимает второе место после Волги. Первым в 1932 г. было создано Запорожское водохранилище, восстановленное в 1946 г. В 60—70-е годы было создано еще пять водохранилищ, и таким образом река стала почти полностью зарегулированной. Днепр делится на Верхний (от истоков до Киева — 1375 км), Средний (до Запорожья — 570 км), Нижний (до устья — 340 км). Водосборная площадь Верхнего Днепра расположена в Полесье на подзолистых почвах, суглинистых и супесчаных; Среднего — в лесостепной зоне на мощных черноземах и подзолах; Нижнего Днепра — в степной зоне с южными черноземами и каштановыми почвами.

В каскаде днепровских водохранилищ сосредоточено около 70% пресных вод Украины. Суммарная площадь их водного зеркала равна 7 тыс. км<sup>2</sup>, объем — около 44 км<sup>3</sup>. Наименьшие из них — Каневское и Запорожское, самые большие — Кременчугское и Каховское. В целом это мелководные водоемы, средняя глубина Каневского водохранилища 3,9 м, Каховского — 8,5 м, всего каскада — 5,8 м (табл. 26). Степень зарастания площадей высшей водной растительностью колеблется от 7,9 до 20,4% [Зеров, 1976; Корелякова, 1977].

По химическому составу воды Днепра относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу с суммой солей 268 мг/л, содержание которых незначительно изменяется по всему каскаду. Весьма невелико содержание в воде сульфатов, хлоридов и железа (табл. 27). Несмотря на интенсивно протекающие процессы образования органического вещества в процессе фотосинтеза и поступления аллохтонных веществ, содержание органических соединений в воде невелико и мало изменяется по всему каскаду — от 10,5 в Днепро-дзержинском до 12,9 мг С/л в Киевском, что свидетельствует о том, что бактериальные процессы деструкции органического вещества протекают здесь весьма интенсивно и уравнивают процессы поступления. Любопытно, что средние величины концентрации органических веществ и перманганатная окисляемость соотносятся между собой как 1 : 1, что было уже отмечено и на других водоемах [Скопинцев, Бакулина, 1966].

О благоприятных условиях для жизнедеятельности микроорганизмов свидетельствует высокая температура воды. Среднемесячная температура воды с апреля по ноябрь колеблется по многолетним данным от 14,16 (в Киевском, северном) до 15,98°С (в Каховском, самом южном). Это на 2,5—3° выше, чем, например, в волжских водохранилищах за эти месяцы, что определяется широтностью, глубинами и объемом водных масс. В целом по каскаду

ТАБЛИЦА 26. Морфометрия и ряд важнейших параметров днепровских водохранилищ

Водохранилище	Площадь водного зеркала, км <sup>2</sup>	Объем, км <sup>3</sup>	Водообмен в год, раз	Средняя глубина, м	Степень зарастания, %
Киевское	922	3,73	12	4,0	32
Каневское	564	2,62	17	3,9	—
Кременчугское	2250	13,5	3	6,0	6,8
Днепродзержинское	567	2,45	19	4,3	—
Запорожское	410	3,30	13	8,0	—
Каховское	2150	18,2	2,5	8,5	2,0
Сумма или средняя	6863	43,8	11,1	5,8	—

Водохранилище	Температура воды, средняя из среднемесячных, °		Донные отложения за год	
	с III по XII	с IV по XI	на весь водоем, 10 <sup>3</sup> т	заиление, мм
Киевское	11,37	14,46	2 030	1,8
Каневское	—	—	—	—
Кременчугское	12,46	15,33	8 560	3,1
Днепродзержинское	12,24	15,05	3 530	5,5
Запорожское	13,06	15,93	3 670	7,1
Каховское	13,17	15,93	21 310	7,6
Сумма или средняя	12,46	15,29	39 100	5,0

Примечание. По температуре приведены осредненные данные по результатам, приведенным в книге «Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР: Каскад днепровских водохранилищ». Л., 1976. 348 с. Степень зарастания приведена по данным И. М. Кореляковой [1977].

происходит интенсивная переработка берегов, что является одним из важных факторов поступления органических соединений в водохранилища.

Вода днепровских водохранилищ содержит большие количества биогенных элементов, особенно важнейших: общего азота — 2,1 мг/л, фосфора — 0,094 мг Р/л. По данным ЦСУ [цит. по: Денисова, 1979] в 1972 г. на поля Украины было внесено 673 тыс. т N, 149 тыс. т Р, 294 тыс. т К. Исходя из литературных данных, по которым около 30% азота удобрений попадает в водоемы и около 1 кг Р в водоемы поступает с каждого гектара, А. И. Денисова подсчитала, что в водохранилища днепровского каскада должно было поступить 202 тыс. т N, 13 тыс. т Р и 88 тыс. т К. Мелководность способствует активному обмену биогенными элементами между донными отложениями и водой.

Указанные условия способствуют интенсивному развитию фитопланктона и высокой первичной продукции органического веще-

ТАБЛИЦА 27. Химический состав воды днепровских водохранилищ

Водохранилище	Сумма ионов, мг/л	Ca <sup>++</sup> , мг/л	Mg <sup>++</sup> , мг/л	Fe <sub>общ.</sub> , мг/л	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup> , мг/л	Карбонаты, мг/л	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , мг/л
Киевское	253	43	11,5	0,53	13,8	159	6,7
Кременчугское	268	45	10,6	0,27	9,9	165	6,8
Днепродзержинское	248	48	7,5	0,18	14,8	165	7,3
Запорожское	287	45	12,3	0,20	16,7	160	9,6
Каховское	282	46	10,8	0,20	16,9	179	12,6
Средний	268	45	10,5	0,28	14,4	166	8,6

Водохранилище	Cl <sup>-</sup> , мг/л	Si, мг/л	P <sub>общ.</sub> , мг P/л	N <sub>общ.</sub> , мг N/л	Органическое вещество, мг C/г	Перманганатная окисляемость, мг O/л	Цветность по ХК шкале, градусы
Киевское	17,0	3,6	0,072	2,2	12,9	12,5	105
Кременчугское	12,7	3,9	0,101	1,9	12,9	11,9	50
Днепродзержинское	10,5	4,3	0,124	—	10,5	13,9	33
Запорожское	15,5	4,2	0,081	—	11,2	10,7	27
Каховское	18,0	3,9	0,094	2,1	12,1	10,9	53
Средний	17,4	3,9	0,094	2,1	11,9	11,9	54

Примечание. Химические данные осреднены нами по результатам, приведенным в книгах [Алмазов и др., 1967; Денисова, 1979].

ства в процессе фотосинтеза. Во всем каскаде днепровских водохранилищ господствуют диатомовые и синезеленые водоросли. В среднем за сезон в каскаде биомасса водорослей колеблется от 6 в Кременчугском и Киевском до 8,3 г/м<sup>3</sup> в Днепровском, т. е. больших различий не наблюдается. В зависимости от уровня режима и глубины сырая биомасса водорослей постепенно нарастает от Киевского до Запорожского от 27,7 до 66,6 при 46,6 г/м<sup>2</sup> в среднем для каскада.

Из двух доминирующих групп водорослей биомасса синезеленых постепенно возрастает в составе общей биомассы от верхнеднепровских водохранилищ к южным: от 27,7% в Киевском до 62,9% в Каховском, в то время как содержание диатомовых уменьшается соответственно от 63 до 27,3%. Зеленые водоросли составляют в биомассе 4,7%, остальные — 7,2%.

Интенсивность фотосинтеза за вегетационный период колеблется от 144 в Киевском до 348 г C/м<sup>2</sup> в Кременчугском водохранилище, т. е. величины, характерные для умеренно- и высокочувствительных водоемов [Винберг, 1960; Романенко, 1973]. Средняя интенсивность фотосинтеза для всего каскада 240 г C/м<sup>2</sup>. Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном различается в 2 раза в различных водохранилищах и выражается величинами 0,21—0,44% от суммарной проникающей в воду радиации. Это в 1,5—2 раза выше, чем в каскаде волжских водохранилищ. В целом

ии величины следует считать завышенными, так как в большинстве случаев нет данных по самым малопродуктивным периодам — ноябрь, декабрь, март, апрель. Если средняя эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном 0,29%, то с учетом сказанного она будет близка к 0,2%. От 8 до 20 г С/м<sup>2</sup> органического вещества в расчете на всю площадь водоема образуется за счет фотосинтеза высшей водной растительности. В суммарной величине продукции фитопланктона и макрофитов последние составляют 3—12% <sup>7</sup>.

Столь интенсивное образование органического вещества способствует бурному развитию микроорганизмов, жизнедеятельность которых в днепровском каскаде изучена пока лишь в общих чертах. Почти нет данных о численности основных физиологических групп бактерий в донных отложениях, интенсивности процессов сульфатредукции, образовании метана, азотфиксации, маслянокислом брожении и интенсивности процессов аэробного и анаэробного разложения органического вещества в целом.

Общее количество микроорганизмов в воде днепровских водохранилищ в среднем выражается очень большими величинами, лежащими в пределах 2—10 млн. в 1 мл. Особенно велико количество бактерий было в первые годы после заполнения водохранилищ, когда их численность достигала на отдельных участках нескольких десятков миллионов на 1 мл. После периода стабилизации деструкционно-продукционных процессов их содержание уменьшалось в 2—3 раза, но тем не менее и сейчас средняя величина численности для всего каскада равна 3,4 млн./мл, наименьшая в Киевском — 2,4 и наибольшая в Каховском — 4,4 млн./мл. Как и в других водоемах подобного типа, наблюдается определенная сезонная динамика (табл. 28) численности бактерий: меньшее количество отмечено зимой, наибольшее — весной, в период половодья, и осенью, после отмирания основной массы фитопланктона. Названной численности бактерий соответствуют биомассы 0,28—0,45 мг С/л. При времени удвоения количества бактерий, равном в среднем 31 ч (для водохранилищ Волги — 48 ч), продукция бактериальной биомассы равна 123 г С/м<sup>2</sup> за навигационный период с колебанием от 76 в Киевском до 232—213 г. С/м<sup>2</sup> в Кременчугском и Каховском. Примечательно, что большие величины продукции бактериальной биомассы отмечены в водохранилищах с наименьшей водообменностью. Не свидетельствует ли это о том, что именно в этих водохранилищах происходит переработка основной массы аллохтонных органических соединений? Как раз в этих водохранилищах наблюдаются максимальные величины вылова рыб на единицу площади: 35 и 33 кг/га рыбы в сыром весе соответственно, в то время как в Киевском она равна 16 кг/га [Исаев, Карпова, 1980].

Столь же велико количество сапрофитных бактерий, обитающих в водной массе, в среднем 0,6—2,9 тыс./мл. Соотношение между

<sup>7</sup> В днепровских водохранилищах на мелководьях интенсивно протекают процессы фотосинтеза донных фитоценозов [Владимирова, 1972; Костикова, 1976], но поскольку данных по их продукции немного, а по другим водоемам эти данные отсутствуют, мы не приводим эти результаты.



ТАБЛИЦА 28. Продукция и деструкция органического вещества и численность бактерий в водохранилищах Днепра

Водохранилище	Продукция фитопланктона		Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном, %	Продукция высшей растительности		
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С		на весь водоем, тыс. т С	на весь водоем, г С/м <sup>2</sup>	на площадь зарослей
Киевское	132	144	0,21	18,3	19,9	62
Кременчугское	783	348	0,44	45,9	20,4	299
Днепродзержинское	131	231	0,33	—	—	—
Запорожское	84	205	0,21	—	—	—
Каховское	582	271	0,24	17,0	7,9	395
Итого	1712	— x = 240	— x = 0,29	—	—	—

Водохранилище	Деструкция органического вещества в воде		Общее количество бактерий, млн./мл	Сапрофиты, тыс./мл	Отношение сапрофитов к общему числу, %
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м <sup>2</sup> , г С			
Киевское	144	156	4,3—2,4	5,0—0,8	0,1—0,05
Кременчугское	505	224	5,2—3,0	5,8—1,0	0,1—0,03
Днепродзержинское	126	222	7,9—3,4	5,9—0,4	0,07—0,01
Запорожское	111	272	19,3—3,9	1,1—0,40	0,006—0,01
Каховское	794	378	6,0—4,5	1,5—0,3	0,03—0,006
Итого	1680	$\bar{x}$ = 250	8,5—3,4	2,9—0,6	0,03—0,02

Примечание. Данные о продукции и деструкции взяты из книги А. Д. Приmachenko [1981], о бактериях — из книги Д. З. Гак [1975] и статей Л. Е. Михайленко, Я. С. Фтомов [1977], Михайленко и др. [1979]. По количеству бактерий даны два результата, в левой колонке — в первые годы создания водохранилища, в правой — после некоторой стабилизации.

количеством сапрофитов и общим количеством как показатель чистоты воды равно 0,02—0,04%, что соответствует чистой и умеренно загрязненной воде [Романенко, 1979].

В донных отложениях содержание бактериальных клеток достигает 70 млрд. на 1 г сырого ила при средней величине для всего каскада 37 млрд./г. Такие величины численности бактерий, вероятно, определяются большими поступлениями органического вещества в донные отложения в процессе седиментации, что, в свою очередь, связано с малыми глубинами этих водохранилищ. Хотя прямых анализов по деструкции органического вещества в донных отложениях днепровских водохранилищ нет, по количеству обитающих здесь бактерий можно предположить, что разрушаются огромные массы органических соединений, что не учтено пока в

балансах по Днепру. Несомненно, при учете деструкционных процессов в донных отложениях продукционно-деструкционный баланс в этом каскаде будет отрицательным.

Большой интерес, определяемый практической значимостью, вызывает необходимость сопоставления рыбной продукции с поступлением в экосистему органического вещества. Но при этом сопоставлении мы сталкиваемся с большими трудностями. Во-первых, мы пока можем реально использовать лишь первую продукцию органического вещества, образуемого в процессе фотосинтеза, да и то лишь фитопланктона. Количественные закономерности перехода в полезную продукцию макрофитов, фитобентоса пока еще не ясны. Кроме того, не всегда можно рассчитать настоящую рыбопродуктивность, а лишь ту ее часть, которая называется «промысловая рыбопродуктивность». Во многих водоемах не поддается точной оценке любительское рыболовство, которое, по приблизительным данным, может составлять иногда чуть ли не половину добываемой рыбы. Во многих водоемах, по данным В. Г. Дацко, Г. Н. Винберга, А. Ф. Каревич, А. Н. Яковлевой, R. W. Sheldon с соавт., М. I. Burgis a. I. G. Dunn, L. Kajak и др., вылов рыб составляет  $\frac{1}{3}$  рыбопродуктивности [цит. по: Бульон, Винберг, 1981]:  $Y_1 = \frac{1}{3} P_1$  ( $Y_1$  — вылов,  $P_1$  — продукция рыб).

Из сопоставления вылова и продукции рыбы в 21 водоеме Л. П. Цискаришвили вывел уравнение:  $Y_1 = 5,6 \cdot 10^{-6} \cdot P_1^{10,85}$ .

По данным А. И. Исаева, Е. И. Карповой [1980], за последние годы промысловая рыбопродуктивность в днепровских водохранилищах колеблется от 10,5 в Каневском до 35 кг/га в Каховском (табл. 29). Из сопоставления продукции сырой биомассы водорослей и сырой биомассы рыбы следует, что в водохранилищах Днепра промысловая рыбопродуктивность колеблется от 0,07 в Запорожском водохранилище до 0,134% в Днепродзержинском от продукции фитопланктона.

ТАБЛИЦА 29. Соотношение между промысловой рыбопродуктивностью и продукцией фитопланктона в днепровских водохранилищах

Водохранилище	Улов рыбы		Продукция фитопланктона, г/м <sup>2</sup> ·год в сыром весе	Уловы рыбы, % от продукции фитопланктона
	кг/га	г/м <sup>2</sup>		
Киевское	16,0	1,6	1440	0,111
Каневское	10,5	1,05	—	—
Кременчугское	33,0	3,30	3480	0,095
Днепродзержинское	31,0	3,10	2310	0,134
Запорожское	14,3	1,43	2050	0,070
Каховское	35,0	3,50	2710	0,129
Среднее	23,3	2,33	2398	0,108

Примечание. Уловы рыбы приведены как средние за последние 3-6 лет. В ряде случаев были отброшены данные об уловах за первые несколько лет — низкие значения, когда промысел еще не стабилизировался.

Из приведенных данных следуют важные закономерности. Во-первых, поражает не слишком большое отклонение по отдельным водохранилищам количества вылавливаемой рыбы (в %) от первичной продукции органического вещества, от средней величины для всего каскада — не более чем в 1,5 раза. Это наблюдается и в других каскадах, например в волжском. Следовательно, имеется определенное равновесие между продукцией органического вещества и изъятием полезной продукции. Во-вторых, это возможно лишь в том случае, если промысел автоматически регулируется рыбной продукцией, т. е. возможностями, и дальнейшее усиление вылова приведет к пагубным последствиям. Эффективная производительность экосистемы в целом в евтрофированных водохранилищах Днепра примерно в 2 раза выше, чем в мезотрофных водохранилищах волжского каскада. Возможно также, что по этим данным можно в какой-то степени регулировать эффективность промысла.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. В., Шарпов В. А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.; Л.: Госэнергоиздат, 1962. 152 с.
- Аливердиева Л. А. Сравнительное изучение микрофлоры основных типов озер Дагестана.— *Микробиология*, 1964, т. 33, вып. 3, с. 494—500.
- Алмазов А. М., Денисова А. И., Майстренко Ю. Г. и др. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев: Наук. думка, 1967. 316 с.
- Арсенашвили В. Г. Фитопланктон Снонского водохранилища.— В кн.: Снонское водохранилище. Тбилиси: Мецниереба, 1972, с. 44—48.
- Арсенашвили В. Г., Цискаришвили Л. П. Фитопланктон и первичная продукция.— В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976, т. 4, с. 7—16.
- Баранов И. В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1961, т. 50, с. 279—322.
- Богданов И. И. Первичная продукция и микробный планктон Кайракумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1973. 27 с.
- Бочков Н. М., Качурин Б. С. Многолетняя характеристика формирования качества воды и прогноз накопления органического вещества в Братском водохранилище.— В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука, 1970, с. 213—225.
- Буторин Н. В., Фортунатов М. А. Водохранилища Волги и особенности их режима как фактора, обуславливающего биологические процессы.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 11—18.
- Бызгуе С. Е., Дымчишина-Кривенцова Т. Д., Набережный А. И. и др. Дубоссарское водохранилище. М.: Наука, 1964. 229 с.
- Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Скопичев Б. А. Гидрохимический режим.— В кн.: Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978, с. 55—104.
- Верецагин Г. Ю. Материалы к познанию термического режима р. Ангары на участке от Байкала до Иркутска.— *Тр. Байкал. лимнол. станции*, 1932, т. 3, с. 65—139.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Владимирова К. С. Первичная продукция донных фитомикроценозов Киевского водохранилища.— В кн.: Киевское водохранилище. Киев: Наук. думка, 1972, с. 228—234.
- Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Гидрометеорологический режим озер и водохранилища СССР. Каскад днепровских водохранилищ. Л., 1976. 348 с.
- Глазунов И. В. Первичная продукция фитопланктона Братского водохранилища и

- некоторые особенности вертикального распределения кислорода и температуры.— В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М.: Наука, 1969, с. 30—41.
- Горбатенький Г. Г., Бызгу С. Е.* Гидрохимическая характеристика малых водохранилищ Молдавии.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Карта Молдовянкэ, 1964, вып. 2, с. 24—59.
- Горбунов К. В.* Динамика развития микробиологических процессов в водоемах дельты Волги.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1963, т. 13, с. 94—125.
- Григорьева В. И.* О микробиологических особенностях толщи воды Братского водохранилища в 1965—1966 гг.— В кн.: Формирование планктона и гидрохимии Братского водохранилища.— Новосибирск: Наука, 1973, с. 31—39.
- Гулая Н. К.* Численность и биомасса бактерий в р. Иртыш в районе Бухтарминского водохранилища (до заполнения водохранилища).— Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР, 1961, т. 4, с. 65—75.
- Гулая Н. К.* Динамика численности бактерий в воде Усть-Каменогорского водохранилища.— Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1966, № 2, с. 47—53.
- Гулая Н. К.* Количественное распределение бактерий в грунтах Бухтарминского водохранилища в период его наполнения.— В кн.: Микрофлора водоемов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1969, с. 25—41.
- Гулая Н. К.* Формирование микробиологического режима водохранилищ Верхнего Иртыша. Алма-Ата: Наука, 1975. 163 с.
- Денисова А. И.* Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев: Наук. думка, 1979. 290 с.
- Дзюбан А. Н.* Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1971 г.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 25, с. 12—15.
- Долгов Г. И.* Морфометрия водохранилищ как фактор зарастания макрофитами и цветения воды.— В кн.: Памяти академика С. А. Зернова. М.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 115—131.
- Дрягин П. А.* Предварительная классификация водохранилищ СССР.— Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ, 1957, № 5.
- Жадин В. И.* Вопросы формирования биологического режима и типологии искусственных озер (водохранилищ). Л.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Журавлев М. В.* Начальная стадия становления гидрохимического режима Мингечаурского водохранилища.— Изв. АН АзССР, 1954, № 4, с. 25—31.
- Зеров К. К.* Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днепровского каскада. Киев: Наук. думка, 1976. 250 с.
- Иванов М. В.* Применение изотопов для изучения процессов редукиции сульфатов в оз. Беловодь.— Микробиология, 1956, т. 25, вып. 3, с. 305—309.
- Иватин А. В.* Численность бактерий в воде Куйбышевского водохранилища и ее связь с количеством органо-минеральных взвесей.— Микробиология, 1973, т. 42, вып. 3, с. 525—529.
- Иватин А. В.* Корреляция между общей численностью бактерий и количеством взвешенных веществ в воде Куйбышевского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 26, с. 4—6.
- Илалетдинов А. Н., Гулая Н. К.* Фосфатмобилизующие бактерии р. Иртыш.— Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР, 1961, т. 4, с. 82—88.
- Иоффе Ц. И.* Формирование донной фауны водохранилищ СЭСР и опыт классификации.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 341—381.
- Исаев А. И., Карпова Е. И.* Рыбное хозяйство водохранилищ: Справочник. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 303 с.
- Калашникова Э. П., Сорокин Ю. И.* Первичная продукция фитопланктона в Братском водохранилище.— В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966а, с. 178—186.
- Калашникова Э. П., Сорокин Ю. И.* Изучение микрофлоры Братского водохранилища.— В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966б, с. 170—177.
- Катрецкий Ю. А.* Микробиологическая характеристика донных отложений Цимлянского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. 1976, т. 10, вып. 2, с. 17—22.

- Кибальчич И. А., Артемова Т. З.* Санитарное состояние Братского водохранилища в первые годы его наполнения (1962—1964).— В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука, 1970, с. 226—275.
- Коган Ш. И.* Фитопланктон Мургабских водохранилищ.— Тр. Мургаб. гидробиол. станции, 1958, вып. 4, с. 171—182.
- Кожова О. М.* Фитопланктон Иркутского водохранилища.— В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.: Наука, 1964а, с. 41—114.
- Кожова О. М.* Общая физико-географическая характеристика Иркутского водохранилища.— В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.: Наука, 1964б, т. 11(31), с. 3—16.
- Кожова О. М.* Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые после заполнения годы (1957—1960).— В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.: Наука, 1964в, с. 115—134.
- Кожова О. М.* Формирование фитопланктона Братского водохранилища.— В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука, 1970, с. 26—160.
- Кожова О. М.* Фитопланктон и продукционно-деструкционные процессы в Братском водохранилище.— В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: Изд-во БГУ, 1973а, с. 71—83.
- Кожова О. М.* Продукция фитопланктона в водохранилищах ангарского каскада.— В кн.: Формирование планктона и гидрохимия Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1973б, с. 3—18.
- Кожова О. М., Казанцева Э. А.* О сезонных изменениях численности бактериопланктона в водах оз. Байкал.— Микробиология, 1961, вып. 1, с. 113—117.
- Кожова О. М., Мамонтова Л. М.* Межгодовые изменения бактериопланктона Братского водохранилища и вопросы стабилизации его биологического режима.— В кн.: Тез. II лимнол. совещ. по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Иркутск, 1969, с. 42—44.
- Кожова О. М., Мамонтова Л. М.* Бактериопланктон Братского водохранилища в 1965 г.— В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М.: Наука, 1970, с. 161—177.
- Кожова О. М., Мамонтова Л. М.* Бактериопланктон ангарских водохранилищ и статистические методы его анализа. Л.: Гидрометеоздат, 1979. 117 с.
- Кожухарь И. Ф.* О физико-химических свойствах донных отложений малых водохранилищ Молдавии.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовянскэ, 1964, вып. 11, с. 60—67.
- Кокочулин П. П.* К вопросу о заилении водохранилища.— В кн.: Сб. работ Цимлянкой гидрометеорологической обсерватории. Л., 1961, вып. 2, с. 5—15.
- Коредеякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 197 с.
- Корчинский В. А.* Заиление Дубоссарского водохранилища.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовянскэ, 1973, вып. 11, с. 6—12.
- Костикова Л. Е.* Первичная продукция зеленых нитчатых водорослей Киевского водохранилища.— Гидробиол. журн., 1976, № 1, с. 12, с. 62—69.
- Кошкалда В. А.* Материалы по гидрохимии водоемов р. Мургаб.— Тр. Мургаб. гидробиол. станции, 1958, вып. 4, с. 146—168.
- Кравцов П. В., Сорокин Ю. И.* Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, т. 2(5), с. 191—196.
- Кривенцова Т. Д.* Физиологические группы бактерий круговорота углерода и серы в Дубоссарском водохранилище.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовянскэ, 1970, вып. 7, с. 25—34.
- Кривенцова Т. Д.* Бактериальная продукция в водохранилищах разного типа.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовянскэ, 1971, вып. 9, с. 21—28.
- Кривенцова Т. Д., Борш Э. Т.* Первичная продукция фитопланктона и деструкция органического вещества в Дубоссарском водохранилище в 1971—1972 г.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Картя Молдовянскэ, 1974, вып. 12, с. 50—76.

- Кудрявцев В. М.** Микробиологическая характеристика Волги от Куйбышевской до Волгоградской плотины.— В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 14—22.
- Кузнецов С. И.** Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 69—81.
- Кузнецов С. И., Аливердиева Л. А., Романенко В. И.** Микробиологическая характеристика Чирюртского водохранилища.— ДАН СССР, 1965, т. 161, № 2, с. 469—471.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И.** Микробиологическая характеристика Цимлянского водохранилища.— В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967, с. 3—16.
- Кузьмин Г. В.** Современное состояние фитопланктона Волги.— В кн.: Вторая конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-2. Борок, 1974, с. 85—90.
- Лапицкий И. И.** Эффективность естественного воспроизводства и состояние запасов рыб в Цимлянском водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 94, с. 3—10.
- Мамонтова Л. М.** Микробиологическая характеристика толщи воды в процессе формирования биологического режима Братского водохранилища.— В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976а, с. 34—52.
- Мамонтова Л. М.** Сравнительная микробиологическая характеристика отдельных районов Братского водохранилища.— В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976б, с. 52—72.
- Марголина Г. Л.** Результаты обследования санитарного состояния Волги от Калинин до Ярославля в октябре 1962 г.— В кн.: Продукция и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966, с. 187—194.
- Мирошниченко М. П., Калинина С. Г., Катрецкий Ю. А., Шейко Т. Г.** Гидробиологический режим Цимлянского водохранилища в зимний период.— В кн.: Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград: ГосНИОРХ, 1976, т. 10, вып. 1, с. 44—57.
- Михайленко Л. Е., Фтомов А. С.** Санитарно-микробиологическая характеристика водоемов Северо-Западного Причерноморья.— Гидробиол. журн., 1979, т. 15, вып. 3, с. 18—24.
- Михайленко Л. Е., Хороших Л. А., Духовная Э. И.** Микробиологический режим Киевского водохранилища (шестой-седьмой годы его существования).— Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 2, с. 45—50.
- Николаева М. Д.** К гидрохимии Иркутского водохранилища.— Тр. Лимнол. ин-та, 1964, т. 11(31), с. 17—40.
- Поддубный А. Г.** Ихтиофауна.— В кн.: Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978, с. 228—247.
- Преймаченко А. Д.** Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 277 с.
- Путятина Т. М.** О взаимосвязи микрофлоры грунтов и толщи воды Братского водохранилища.— В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976, с. 81—89.
- Пырина И. Л.** Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 13(16), с. 249—270.
- Разумов А. С.** Прямой метод учета бактерий в воде: Сравнение его с методом Коха.— Микробиология, 1932, т. 1, вып. 2, с. 131—146.
- Романенко В. И.** Общая микробиологическая характеристика Ташкепринского и Сарыязынского водохранилищ.— В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. 1963, вып. 6(9), с. 10—14.
- Романенко В. И.** Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище.— В кн.: Продукция и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966, с. 133—153.
- Романенко В. И.** Общая численность бактерий в Рыбинском водохранилище.— Микробиология, 1971, т. 40, вып. 4, с. 707—713.

- Романенко В. И.* Микробиологические показатели качества воды и методы их определения.— Вод. ресурсы, 1973, № 6, с. 139—153.
- Романенко В. И.* Первичная продукция и деструкция органического вещества фитопланктона во внутренних водоемах.— В кн.: Всесоюз. конф. «Экологическая и геохимическая деятельность микроорганизмов». Пушкино, 1974, с. 1—4.
- Романенко В. И.* Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой.— ДАН СССР, 1979, т. 249, № 6, с. 1605—1607.
- Романенко В. И.* О скорости евтрофирования Рыбинского водохранилища.— ДАН СССР, 1980, т. 252, № 4, с. 1021—1022.
- Салманов М. А.* Сравнительное изучение микробиологических процессов при формировании Куйбышевского и Мингечаурского водохранилищ: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Баку, 1960. 21 с.
- Салманов М. А.* Численность и распределение бактерий, участвующих в круговороте азота, в Куйбышевском водохранилище.— В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966, с. 208—214.
- Саралов.* Определение фиксации молекулярного азота в водной толще с помощью ацетиленового метода.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 25, с. 44—46.
- Скопинцев Б. А., Бакулина А. Г.* Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г.— В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества внутренних водоемов. М.; Л.: Наука, 1966, вып. 13(16), с. 3—32.
- Сорокин Ю. И.* Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок АН СССР, 1958, вып. 3, с. 66—68.
- Сорокин Ю. И.* Бактериальное восстановление сульфатов в Куйбышевском водохранилище.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1960, т. 3(6), с. 36—49.
- Сорокин Ю. И.* Процесс образования сероводорода в волжских водохранилищах и его влияние на кислородный режим.— Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбхоз. освоения водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 10, с. 65—70.
- Сорокин Ю. И.* О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных.— В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. 1966, вып. 12(15), с. 75—119.
- Старосгин И. В.* К истории гидробиологических исследований водоемов бассейна р. Мургаб.— Тр. Мургаб. гидробиол. станции, 1955а, вып. 3, с. 5—8.
- Старосгин И. В.* Гидробиологическая характеристика водоемов бассейна р. Мургаб.— Тр. Мургаб. гидробиол. станции, 1955б, вып. 3, с. 9—11.
- Тарасова Т. Н.* Роль бактерий в круговороте органического вещества в р. Волге на трассе строительства Чебоксарского водохранилища: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Горький, 1974. 24 с.
- Тюрин П. В.* Рыбхозияственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 395—410.
- Фесенко Н. Г.* Гидрохимический облик Цимлянского водохранилища в период ввода его в эксплуатацию.— Гидрохим. материалы, 1955, т. 25, с. 69—97.
- Фесенко Н. Г., Зенин А. А.* О химическом составе воды Донского магистрального и Нижне-Донского каналов.— Гидрохим. материалы, 1955, т. 25, с. 170—175.
- Фортуатов М. А.* Проблема сооружения водохранилищ и предварительные итоги учета в различных частях света.— В кн.: Материалы I науч.-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища, 1963, вып. 1, с. 203—211.
- Фортуатов М. А.* О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов волжского бассейна.— В кн.: Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 11—18.
- Шаларь В. М.* Фитопланктон малых водохранилищ Молдавии.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Карта Молдовянскэ, 1964, вып. 2, с. 82—99.
- Цискаришвили Л. П.* Гидрохимический режим Сионского водохранилища.— В кн.: Гидрология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1972, вып. 111, с. 33—43.

- Цискаришвили Л. П.* Гидрологический и гидрохимический режим.— В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976, вып. 4, с. 16—42.
- Цхомелидзе О. И.* Марабдинское и Кумисское водохранилища как объект исследования, методы работы и собранный материал.— В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976, вып. 4, с. 7—16.
- Цыба Н. П.* Результаты микробиологических исследований Цимлянского водохранилища в 1968 г.— Изв. ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 15—24.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В.* Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги.— В кн.: II конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Волга-2. Борок, 1974, с. 24—28.
- Якобашвили Н. И.* Динамика численности микроорганизмов в Сионском водохранилище.— В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии: Сионское водохранилище. Тбилиси: Мецниереба, 1972, вып. 3, с. 49—55.
- Якобашвили Н. И., Цискаришвили Л. П.* Бактериопланктон.— В кн.: Гидрология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1976, вып. 4, с. 62—73.
- Яроценко М. Ф., Шаларь В. И., Дымчишина-Кривенцова Т. Д.* О зависимости первичной продукции от состава и биомассы фитопланктона в малых водоемах.— В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев: Карта Молдованскэ, 1965, вып. 3, с. 31—43.
- Abdin G.* Biological productivity of reservoirs special reference to the Aswan reservoir (Egypt).— *Hydrobiologia*, 1949, vol. 1, N 4, p. 469—475.
- Perez Eiriz M., Romanenko V. I., Kudriatsev V. M., Publones M. A.* Procesos microbiologicos de production y destruccion de la materia organica en el embalse «Carlos Manuel de Cespedes».— *Acad. cienc. Cuba. Ser.: Forest.*, 1976, N 27, p. 2—10.
- Stemann-Nielsen E.* The use of radioactive  $^{14}\text{C}$  for measurement of organic production in the sea.— *J. Cons. int. explor. mer.* 1952, vol. 18, N 2, p. 117—140.
- Thomas N. O., Harbeck G. E.* Reservoirs in the United States.— *Geol. Surv. Water-Supply Pap.*, 1956, vol. 1360-A, p. 15—25.
- Wetzel R. G.* *Limnology.* Philadelphia etc.: W. B. Saunders Co, 1975. 743 p.

УДК 556.55 : 581.626.3

## ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА

В. А. ЭКЗЕРЦЕВ, Л. И. ЛИСИЦЫНА

Ботанические исследования мелководий начались с первых лет создания искусственных водоемов, и к настоящему времени имеется более 100 работ, посвященных растительности волжских водохранилищ. Их анализ позволяет выделить несколько направлений в изучении растительности: изучение флоры; исследование процессов зарастания и формирования растительного покрова мелководий; распространение, биология, физиология, экология массовых видов водных растений; изучение продукции гидрофильной растительности.

Сведения о флористическом составе макрофитов встречаются, по существу, уже в первых работах по зарастанию искусственных водоемов. Рассматривая процессы становления растительного покрова мелководий, авторы указывают и растения, поселяющиеся



в зоне временного затопления. А. В. Калининой [1945] и Ю. Д. Шмелевой [1954] на примере Иваньковского водохранилища было установлено, что формирование новой флоры происходит за счет семян и органов вегетативного размножения растений водосборного бассейна.

Подробный список видов зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в первые годы его существования приводит В. К. Богачев [1952]. Наблюдая за развитием растений в зоне временного затопления, автор еще раз подтверждает тезис А. П. Шенникова [1942] о том, что каждый вид имеет экологический и фитоценологический ареал. Причем экологический ареал у растения шире фитоценологического. Однако растения не занимают всего своего ареала вследствие того, что они не выдерживают конкуренции видов, более приспособленных к данным условиям существования.

В то же время растения легко захватывают новые, не свойственные им в обычных условиях местообитания. В этом смысле они как бы используют свои потенциальные возможности, занимают свой экологический ареал. Так случилось со многими наземными видами в первые годы образования водохранилища: они заселили мелководную зону. Многие из них должны уйти в ближайшие годы из этой зоны. И действительно, если В. К. Богачев [1952] зарегистрировал 428 видов, то А. П. Белавская и Т. Н. Кутова [1966], обследовавшие этот водоем на более поздней стадии его становления, приводят только 157, а В. А. Экзерцев и др. [1972] — 178.

Многие луговые растения оказались довольно стойкими к условиям временного затопления. К таким видам В. К. Богачев относит веронику длиннолистную (*Veronica longifolia*), мятлик болотный (*Poa palustris*) и мятлик луговой (*P. pratensis*), сердечник луговой (*Cardamine pratensis*), мяту полевую (*Mentha arvensis*), щавель приморский (*Rumex maritimus*), луговой чай (*Lysimachia nummularia*), горец перечный (*Polygonum hydropiper*) и горец малый (*P. minus*), подмаренники болотный (*Galium palustre*) и топяной (*G. uliginosum*), лютик прыщенец (*Ranunculus flammula*) и некоторые др. В маловодные годы они появляются в зоне временного затопления в большом количестве.

Начиная с 60-х годов флористические работы на водохранилищах заметно расширяются. В 1966 г. выходит аннотированный список флоры Иваньковского водохранилища [Экзерцев, 1966]. Для каждого вида приводится распространение в литорали водоема, участие в образовании ассоциаций, экологические особенности. Выяснено, что флора водохранилищ богаче флоры естественных водоемов. Если в зоне временного затопления зарегистрировано от 56 до 76 видов, то на озерах их число колеблется от 26 до 46. На водохранилищах в силу особенностей их гидрологического режима совмещаются самые разнообразные условия: реки, озера, болота, пересыхающие водоемы. Это расширяет состав флоры и делает доступным отдельные его участки для растений

различных экологических групп. В работе дается таксономический и экологический анализ флоры. Собственно водные растения составляют только 33% от всего состава флоры. Но им принадлежит основная роль в зарастании водохранилищ. Гигрофиты, наиболее многочисленная группа по видовому составу, встречаются в зоне временного затопления в незначительном количестве и заметной роли в формировании растительного покрова мелководий не играют.

Вторичное обследование Иваньковского водохранилища было проведено в 1973 г. с целью выявления изменений видового состава. Отмечено, что заметных изменений в флоре этого водоема за истекший период не произошло. При первом обследовании зарегистрировано 220 видов макрофитов, при повторном — 210. Однако роль отдельных видов в зарастании мелководий изменилась. Занимающие прежде большие площади уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum*), элодея канадская (*Elodea canadensis*), омежник водный (*Oenanthe aquatica*), частуха подорожниковая (*Alisma plantagoaquatica*), стрелolist обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*) уступили место телорезу обыкновенному (*Stratiotes aloides*), рогозу узколистному (*Typha angustifolia*), хвощу приречному (*Equisetum fluviatile*), маннику большому (*Glyceria maxima*) и другим более конкурентно способным видам.

Подробно изучена флора Горьковского и Угличского водохранилищ [Лисицына, 1972а, б; Экзерцев, Лисицына, 1974; Экзерцев и др., 1974]. Приводится характеристика каждого вида, встречающегося на мелководьях этих водоемов, его участие в сложении ассоциаций. Перечисляются растения, впервые зарегистрированные в зоне временного затопления.

Что касается водохранилищ южной зоны, их флора изучена значительно хуже. Имеется список мелководий зоны Саратовского водохранилища [Экзерцев, Артеменко, 1975]. Сведения по флоре Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ имеются в работах по растительности этих водоемов [Матвеев, 1969; Голубева, 1968; Экзерцев, 1966а].

В монографии «Волга и ее жизнь» [1978] обобщены материалы по флоре всех волжских водохранилищ (раздел «Жизнь прибрежной зоны»). В литорали водоемов волжского каскада отмечено более 340 видов высших водных растений из 55 семейств.

Наибольшим количеством видов представлены семейства: Cyperaceae — 55; Gramineae — 41; Polygonaceae — 20; Ranunculaceae — 18; Potamogetonaceae — 18; Salicaceae — 15; Compositae — 15; Juncaceae — 10; Cruciferae — 9; Scrophulariaceae — 9. Остальные 45 семейств, т. е. более 80%, по видовому составу немногочисленны. Однако именно среди них находятся семейства типично водных растений, таких, как Ceratophyllaceae, Nymphaeaceae, Hippuridaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Alismataceae, Lemnaceae, Typhaceae, которые играют основную роль в зарастании мелководий.

С созданием искусственных водоемов появляется комплекс факторов, благоприятных для расселения растений, ранее не встречавшихся в данных климатических условиях. Так, в последние годы по всему волжскому плёсу Рыбинского водохранилища расселились *Alisma gramineum* и *Carex bohemica*, находки которых до создания водохранилища были единичны. *Alisma gramineum* была зарегистрирована также и на Иваньковском водохранилище, где она раньше не встречалась. На мелководьях Куйбышевского водохранилища массового распространения достигли *Typha laxmanii*, *T. angustifolia*, *Salvinia patans*, *Lemna gibba*, ранее редко отмечавшиеся на Средней Волге.

Наиболее подробно изучены процессы становления и смены растительности Иваньковского водохранилища, существующего более 40 лет. Первые стадии зарастания мелководий этого водоема описаны в работах А. В. Калининой [1945], Ю. Д. Шмелевой [1954], А. А. Потапова [1954]. Изучение растительности вновь созданных искусственных водоемов началось в связи с проблемами малярии. Основное внимание при этом обращалось на отдельные заливы, так как они быстро зарастают, а с развитием растительности наступают благоприятные условия для развития личинок анофелес.

Было установлено, что при формировании растительного покрова водохранилищ решающее значение имеют режим зачатков водных растений, режим уровней мелководий бассейнов, защищенность мелководий от волнобоя, трофические и физико-химические качества воды и грунтов.

Вследствие обилия зачатков высших водных растений процесс расселения макрофитов на мелководьях Иваньковского водохранилища происходил довольно интенсивно. А. В. Калинина [1945] выделяет три стадии развития прибрежно-водной растительности. Первая — нитчатые водоросли и свободно-плавающая растительность (элодея, роголистик, ряски). Вторая — широколистное воздушно-водное разнотравье, погруженные корневищные виды (частуха подорожниковая, стрелолист, омежник, рдесты и элодея). Третья — массовое распространение рогоза. Третья стадия характеризуется началом острых конкурентных взаимоотношений в фитоценозах. Гидрологический режим Иваньковского водохранилища оказался благоприятным для распространения манника водяного. Последний стал вытеснять заросли из широколистного разнотравья и рогоза. В связи с этим В. А. Экзерцев [1963] третью стадию называет стадией господства узколистного полупогруженного разнотравья, погруженных корневищных видов и нимфейных. Он же выделяет четвертую стадию — массового распространения болотных (гелофильных) растений — хвоща приречного и телореза алоэвидного. С 1957 г. на Иваньковском водохранилище ведутся постоянные наблюдения за процессами формирования и смен растительности [Экзерцев, 1971, 1976б, 1978; Экзерцев, Трифонова, 1959; Экзерцев, Экзерцева, 1962б; Экзерцев, Мишулина, 1976]. Установлено, что в настоящее время растительность Иваньковско-

го водохранилища представлена вполне сложившимися структурно обособленными ассоциациями прибрежно-водных и водных растений, строго приуроченных к определенным биотопам. Отдельные участки водохранилища в силу гидрологических и морфологических особенностей заросли неодинаково. Верхний участок Волжского плёса, представляющий глубоководную реку, зарос незначительно. Средний, изобилующий мелководьями, характеризуется пышным развитием гидрофильной растительности: осоки острой (*Carex acuta*), хвоща приречного, телореза алоэвидного, кувшинки чистобелой, а также манника большого, урути колосистой и рдеста пронзеннолистного.

Степень зарастания Шошинского плеса очень велика. Участки мелководий заняты пышно развитыми зарослями хвоща приречного, манника большого, тростника, телореза, урути и кувшинки. Большие площади занимают сплавины. В Ивановском плесе широкому распространению водной растительности способствует большое количество островов и изолированных мелководий. В средней и нижних частях плёса господствуют заросли крупноосочников, манника большого, местами — тростника. В поясе погруженной растительности преобладают сообщества рдеста пронзеннолистного. Верховья заливов заняты сплавиной. Однако сукцессионные процессы продолжаются и в настоящее время. В результате эндогенных процессов наступила четвертая стадия, характеризующаяся массовым распространением сообществ болотных растений и образованием сплавин.

Многочисленна литература по изучению растительности отдельных заливов и плёсов Ивановского водохранилища [Экзерцев, Солнцева, 1962; Горянинская, 1975а], распространению в его литорали массовых видов гидрофитов [Экзерцев, Соколова, 1963; Богачев, 1968; Экзерцева, 1969; Горянинская, 1975б], биологии доминантов растительного покрова [Экзерцева, 1972], влиянию сброса теплых вод Конаковской ГРЭС на растительность Мошковичского залива [Жукова, Лисицына, 1971; Экзерцев, Лисицына, 1975].

Угличское водохранилище создано в 1940 г., но в первые годы систематических наблюдений за развитием растительности его мелководий не проводилось. Отдельные сведения имеются в работах А. А. Потапова [1961]. Подробное исследование растительного покрова Угличского водохранилища началось с 1958 г. [Экзерцев, 1960б, 1973; Экзерцев, Экзерцева, 1963; Экзерцев и др., 1974]. Формирование растительности на мелководьях этого водоема шло теми же путями, что и на Ивановском водохранилище. Но сам процесс смен растительности отстает, поэтому на Угличском водохранилище заболачивание идет медленнее и стадия господства галофитов еще не наступила. Объясняется это особенностями гидрологического режима водохранилища, более значительными летними колебаниями уровня.

Изучение прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища началось с первых лет его существования и продолжа-

лось все последующие годы [Богачев, 1952; Кутова, 1953, 1957, 1958; Буянова, 1954; Белавская, 1958а; Белавская, Кутова, 1966; Экзерцев, Белавская, Кутова, 1972]. Как и Ивановское, это наиболее изученный водоем волжского каскада.

Интенсивное зарастание водохранилища началось с 1947 г., когда его уровень достиг проектной отметки и некоторое время оставалось стабильным. Отмечены две начальные стадии — свободноплавающей растительности и широколистного амфибийного разнотравия. Широко распространился на мелководьях рогоз широколистный. Но с 1952 г. уровень водохранилища подвержен сильным колебаниям, которые вызвали новые изменения в растительности. Исчез рогоз широколистный, сократились заросли ежеголовника мелкоплодного (*Sparganium microcarpum*), роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum*), урути колосистой, пузырчатки обыкновенной (*Utricularia vulgaris*), рдеста маленького (*Potamogeton pusillus*). Чрезвычайно резкие колебания уровня и, кроме того, постоянные ветры, волнения, малая изрезанность береговой линии и прозрачность воды явились причиной слабого развития прибрежноводной растительности. Видовой состав и структура ассоциаций очень пестры. В годы с низким уровнем в зоне временного затопления в массе развиваются растения — временники и сорняки: жерушник исландский (*Rorippa islandica*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), лапчатка норвежская (*Potantilla norvegica*), череда трехраздельная (*Bidens tripartita*). Как отмечает большинство исследователей [Белавская, Кутова, 1966; Белавская и др., 1972], наибольшего распространения в прибрежье Рыбинского водохранилища достигли земноводные растения, лучше приспособленные к колеблющемуся уровню.

Берега водохранилища на большей части мало изрезаны, обрывисты, поэтому растительность распределена неравномерно. Она сконцентрирована в заливах, устьях рек, защищенных мелководьях. Изучению процессов зарастания отдельных заливов и участков посвящено большое количество работ [Кутова, 1971; 1974; Томила, 1960].

Сходным путем шло формирование растительности Куйбышевского водохранилища, созданного в 1957 г. Первые стадии зарастания его мелководий изучали А. П. Белавская [1958б], В. А. Экзерцев [1959, 1960а, 1962б]. Установлено, что основными факторами формирования растительности являются режим уровня, морфология водохранилища, наличие зачатков гидрофитов. В первые годы режим уровня благоприятен для развития макрофитов: водохранилище наполнялось до постоянной отметки. Единственным ограничивающим фактором был дефицит зачатков водных растений. Зарастание литорали происходило быстро, особенно в верховьях заливов, в протоках среди островов. Однако при создании Волгоградского и Саратовского водохранилищ уровень Куйбышевского резко изменился. Весеннее наполнение стало неодинаковым, а падение уровня в летний период достигало 2—3 м. Исследователи, изучавшие растительность мелководий Куйбышев-

ского водохранилища на более поздней стадии его становления [Голубева, 1968; Экзерцев, 1973а, 1975], указывают, что повторение ряда таких лет привело к гибели гидрофитов, и сформированный прежде растительный покров стал пятнистым, площади уменьшились, а пояс погруженной и плавающей растительности на большинстве мелководий исчез. При низком уровне на мелководьях появляются в большом количестве сорные виды и растения-временники: горец птичий, марь белая (*Chenopodium album*) и многосеменная (*Ch. polyspernum*), трехреберник непачукий (*Tripleurospermum inodorum*), щавель приморский и украинский (*Rumex maritimus*, *R. ucranicus*), череда трехраздельная, жерушник исландский, лисохвост равный (*Alopecurus aequalis*) и др.

Из воздушно-водных растений наибольшего распространения достигают рогоз узколистный и рогоз Лаксмана, из плавающих — сальвиния плавающая (*Salvinia natans*), ряска маленькая (*Lemna minor*), из прикрепленных растений с плавающими листьями — горец земноводный (*Polygonum amphibium*), среди погруженных встречаются рдесты пронзеннолистный и блестящий (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*).

Горьковское водохранилище наполнено до проектной отметки в 1957 г. Наблюдения за развитием прибрежно-водной растительности начались с момента его наполнения [Экзерцев, 1962а; Лукина, 1968а, б].

Горьковское водохранилище относится к водоемам, ежегодно наполняющимся до проектной отметки и сохраняющим уровень в течение всего лета. Такие условия благоприятны для развития гидрофильной растительности. На третьем году существования водная и прибрежная растительность находилась в начальной стадии формирования. Однако в верховьях заливов и на участках незначительно затопленных наблюдалось уже поясное распределение макрофитов. Через 10 лет было предпринято повторное обследование этого водоема [Экзерцев, 1972; Экзерцев, Биочино, 1973]. Установлено, что зарастание различных участков водохранилища происходит по-разному. Речной и озерный плёсы заросли незначительно. В открытой литорали встречаются сообщества рдестов гребенчатого (*Potamogeton pectinatus*) и пронзеннолистного, в верховьях заливов господствуют заросли хвоща приречного, телореза обыкновенного, на глубинах около 2 м появились кувшинка чистобелая (*Nymphaea candida*) и кубышка желтая (*Nymphaea lutea*). Наиболее заросшая часть водохранилища — Костромской плёс, где много мелководий, берега пологи, изрезаны, многочисленны острова. Здесь господствуют фитоценозы тростника обыкновенного (*Phragmites communis*), широко распространен хвощ приречный.

Волгоградское водохранилище создано сравнительно недавно. До проектного уровня оно наполнено лишь в 1961 г. Данные о растительности водоема немногочисленны [Экзерцев, 1966а, 1973; Экзерцев, Экзерцева, 1962а]. Мелководья зарастают довольно медленно и неравномерно. Основная причина медленного зараста-

ния — недостаток зачатков гидрофитов, особенно в среднем и нижнем участках водохранилища. В верхнем участке процесс формирования прибрежно-водной растительности в основном закончен, исчезли пятнистость и мозаичность группировок. На большей части мелководий распространены сообщества рогоза узколистного и рогоза Лаксмана. Из погруженных наиболее часто встречаются роголистник темно-зеленый и рдест пронзеннолистный. В среднем участке в поясе влаголюбивой растительности еще преобладают сорные растения, создающие пестрые заросли. В нижнем участке водоема огромные площади мелководий остаются свободными. Нимфейные, которые, как правило, поселяются на водохранилищах на десятый год, на Волгоградском водохранилище не обнаружены.

Самое молодое водохранилище волжского каскада — Саратовское — создано в 1968 г. Исследование растительности его мелководий только начинается [Экзерцев, 1975]. Формирование прибрежно-водной растительности вновь созданного водоема происходит теми же путями, что и нижерасположенного — Волгоградского. Но постоянство уровня, высокий процент мелководий, обилие островов, хорошая обеспеченность зачатками водных растений делают этот водоем более благоприятным для расселения макрофитов. Поэтому формирование водной растительности здесь происходит быстрее и степень зарастания мелководий выше.

В биологическом круговороте веществ водоема водная растительность играет существенную роль как поставщик биогенов. Поэтому одновременно с зарастанием исследователи уделяли большое внимание и продукции макрофитов [Богачев, 1952; Экзерцев, 1958; Экзерцев, Экзерцева, 1962, 1966; Экзерцев, Довбня, 1973, 1974; Экзерцев, 1974; Экзерцев, 1978]. Как установлено, роль высшей водной растительности в обогащении органическими веществами разных водоемов неодинакова (табл.).

Степень зарастания и продукция растительности водохранилищ Волги

Водохранилище	Год	Площадь зарастания		Продукция общая, т	Годовая продукция в органическом веществе		
		га	% от площади водохранилища		на единицу площади и объема водохранилища		на единицу площади зарослей
					г/м <sup>2</sup>	мл/л	
Иваньковское	1957	5464	16,7	24 900	75,8	22,2	457,5
	1973	7883	24,0	54 100	148,0	48,0	613,0
Угличское	1958	1341	5,3	3 800	15,4	3,1	285,0
	1971	1230	5,0	6 700	26,9	5,3	546,0
Рыбинское	1956	7600	1,3	27 950	7,0	1,1	367,0
Горьковское	1970	2222	1,4	10 000	6,3	1,1	450,3
Саратовское	1974	662	0,4	3 450	2,0	0,3	521,1
Волгоградское	1972	3253	0,9	20 400	5,8	0,6	626,6

В таблице приведены данные по площадям зарастания и продукции макрофитов волжских водохранилищ. Видно, что на небольших мелководных водохранилищах Верхней Волги заросли макрофитов могут существенно влиять на биологический круговорот веществ в водоеме в целом. На водохранилищах-гигантах макрофиты не могут играть заметной роли в повышении их продуктивности. Лишь на отдельных локальных участках продукция гидрофильной растительности может составлять большую часть общей первичной продукции.

## ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. П.* Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебанием его уровня (1954—1955 гг.).— Тр. Биол. ст. Борок АН СССР, 1958а, вып. 3, с. 125—141.
- Белавская А. П.* Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958б, вып. 2, с. 7—10.
- Белавская А. П., Кугова Т. Н.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 11(14), с. 162—189.
- Богачев В. К.* Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища.— Учен. зап. Ярослав. пед. ин-та, 1952, вып. 14(24).
- Богачев В. В.* Формация хвоща приречного в литорали водохранилищ Верхней Волги: «Волга-1». Тольятти, 1968, с. 95—96.
- Буянова О. Ф.* Зарастание Рыбинского водохранилища и его анофелогенность в первые годы существования.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблемы малярии. М.: Медгиз, 1954, с. 121—175.
- Голубева И. Д.* Водная растительность Сараловского побережья Куйбышевского водохранилища.— Тр. Волжско-Кам. заповедника, 1968, вып. 1, с. 137—149.
- Горянинская Л. К.* Распределение высшей водной растительности Омутнинского залива Ивановского водохранилища в связи с физико-географическими условиями.— В кн.: Проблемы биогеографии КГУ. Калинин, 1975а, с. 49—55.
- Горянинская Л. К.* Дикий рис на Ивановском водохранилище.— В кн.: Проблемы биогеографии КГУ. Калинин, 1975б, с. 56—62.
- Жукова Г. А., Лисицына Л. И.* Влияние строительства Конаковской ГРЭС на растительность Мошковичского залива.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1971, № 12, с. 18—22.
- Калинина А. В.* Первые стадии зарастания мелководий Московского моря.— Сов. ботаника, 1945, т. 13, № 4, с. 24—38.
- Кугова Т. Н.* Формирование водной и прибрежной растительности на Рыбинском водохранилище.— В кн.: Рыбинское водохранилище. М.: МОИП, 1953, вып. 1, с. 51—82.
- Кугова Т. Н.* Формирование растительности зоны временного затопления: (Тезисы).— В кн.: Материалы Горьк. конф. по биол. проблемам новых водоемов. Горький, 1957, с. 77—79.
- Кугова Т. Н.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища.— В кн.: Дарвинский заповедник. Вологда, 1958.
- Кугова Т. Н.* Растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвин. заповедника, 1971, вып. 10, с. 170—190.
- Кугова Т. Н.* Растительность Мшичинского залива.— Тр. Дарвин. заповедника, 1974, вып. 12, с. 98—100.
- Лисицына Л. И.* К изучению флоры Углицкого водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1972а, № 16.
- Лисицына Л. И.* О флоре Горьковского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1972б, № 14, с. 25—28.
- Лукина Е. В.* Динамика растительности мелководий Горьковского водохранилища в первые 10 лет его существования.— В кн.: Материалы по динамике расти-



- тельного покрова: (Докл. на межвуз. конф. в сент. 1968 г.). Владимир, 1968а, с. 203.
- Лукина Е. В.* Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища.— В кн.: Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968б.
- Матвеев В. И.* Флора водоемов Средней Волги и ее притоков.— Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та, 1969, вып. 68, с. 30—78.
- Потапов А. А.* Распределение водных растений в заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ в зависимости от состава воды и характера донных отложений.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954, с. 40—64.
- Потапов А. А.* Зарастание мелководий Угличского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1961, № 10, с. 7—10.
- Томилина Т. Б.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок.— Ботан. журн., 1960, т. 45, № 1, с. 71—77.
- Шенников А. П.* Природные факторы распределения растений в экспериментальном изучении.— Журн. общ. биологии, 1942, т. 3, № 5, с. 48—68.
- Шмелева Ю. Д.* Зарастание и анофелогенность Иваньковского водохранилища.— В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954, с. 65—120.
- Экзерцев В. А.* Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1958, № 1, с. 19—21.
- Экзерцев В. А.* Некоторые закономерности в распределении зарослей гигрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, № 4, с. 14—16.
- Экзерцев В. А.* Растительность зоны временного затопления южной части Куйбышевского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960а, вып. 3(6), с. 92—102.
- Экзерцев В. А.* Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960б, № 3, с. 10—13.
- Экзерцев В. А.* Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1961, № 10, с. 11—13.
- Экзерцев В. А.* Растительность литорали Горьковского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1962а, № 12, с. 7—10.
- Экзерцев В. А.* Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища.— В кн.: Первое науч.-техн. совещ. по вопросам изучения Куйбышевского водохранилища: (Тез. докл.). Л.: Гл. упр. Гидрометслужбы, 1962б.
- Экзерцев В. А.* Зарастание литорали волжских водохранилищ. Биологические аспекты изучения водохранилищ.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1963, вып. 6(9), с. 15—29.
- Экзерцев В. А.* Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году существования: Растительность волжских водохранилищ.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966а, вып. 11(14), с. 143—161.
- Экзерцев В. А.* Флора Иваньковского водохранилища: Растительность волжских водохранилищ.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966б, вып. 11(14), с. 104—142.
- Экзерцев В. А.* Растительность Иваньковского водохранилища. Биология и продуктивность пресноводных организмов.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1971, вып. 21(24), с. 75—95.
- Экзерцев В. А.* Зарастание мелководий Горьковского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1972, № 14, с. 28—32.
- Экзерцев В. А.* Изменения в зарастании и продукции водной растительности Угличского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1973а, № 18, с. 24—28.
- Экзерцев В. А.* О растительности Куйбышевского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1973б, № 19, с. 19—22.
- Экзерцев В. А.* О растительности Волгоградского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1973в, № 17, с. 25—29.
- Экзерцев В. А.* О растительности Саратовского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 26, с. 22—26.

- Экзерцев В. А.* О растительности Куйбышевского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1976, № 19, с. 18—21.
- Экзерцев В. А.* Высшая водная растительность.— В кн.: Ивановское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978, с. 125—157.
- Экзерцев В. А., Артеменко В. И.* К флоре Саратовского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 26, с. 26—29.
- Экзерцев В. А., Биочино А. А.* Зарастание Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1973, № 20, с. 14—17.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В.* О годовой продукции гидрофильной растительности литорали Горьковского водохранилища.— В кн.: Круговорот веществ и энергии в озерах и водохранилищах: Иркутск: Лиственничное-на-Байкале, 1973, с. 139—141.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В.* Продукция растительности Горьковского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1974, № 24, с. 15—19.
- Экзерцев В. А., Лисицына Л. И.* Конспект флоры Горьковского водохранилища.— В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 100—116.
- Экзерцев В. А., Лисицына Л. И.* Растительность плеса Ивановского водохранилища и влияние на нее подогретых вод Конаковской ГРЭС: Экология организмов водохранилищ-охладителей.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1975, вып. 27(30), с. 198—210.
- Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В.* Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища.— В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 76—99.
- Экзерцев В. А., Мишулина Г. С.* О заболачивании мелководий Ивановского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1976, № 32, с. 21—25.
- Экзерцев В. А., Соколова М. А.* Сообщества хвоща приречного на Ивановском водохранилище.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1963, вып. 5(8), с. 21—35.
- Экзерцев В. А., Солнцева И. О.* Экологические ряды ассоциаций верховий Шошинского плеса Ивановского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1962, № 13, с. 6—10.
- Экзерцев В. А., Трифонова Н. А.* О связи некоторых растительных группировок Ивановского водохранилища с элементами окружающей среды.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, № 4, с. 17—20.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В.* Зарастание мелководий Волгоградского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1962а, № 13, с. 11—13.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В.* Продукция макрофитов в заливах Ивановского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1962б, № 12, с. 11—15.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В.* Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища: Биол. аспекты изуч. водохранилищ.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1963, вып. 6(9), с. 30—50.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В.* Продукция прибрежно-водной растительности водохранилищ.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 10(13), с. 190—194.
- Экзерцева В. В.* Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1961, № 11, с. 7—9.
- Экзерцева В. В.* Фитоценозы манника большого на Ивановском водохранилище.— В кн.: Земледелие и растениеводство. М.: Моск. рабочий, 1969, с. 55—59.
- Экзерцева В. В.* Большой манник на волжских водохранилищах, биологические, экологические и фитоценологические исследования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1972. 24 с.
- Экзерцева В. В., Экзерцев В. А.* Продукция макрофитов в заливах Ивановского водохранилища.— Бюл. ИБВВ АН СССР, 1962, № 12, с. 11—15.

## КОРМОВАЯ БАЗА РЫБ

И. К. РИВЬЕР, А. И. БАКАНОВ

Основной задачей комплекса дисциплин, занимающихся всесторонним изучением водоемов, является создание теории функционирования водных экосистем, позволяющей прогнозировать их состояние и управлять ими. Для этого необходимо знать основные элементы и блоки, из которых состоит экосистема, и важнейшие связи между ними, доминирующую роль в которых, несомненно, играют трофические взаимоотношения организмов. Конечное и наиболее ценное в хозяйственном отношении звено трофических цепей в пресноводных водоемах — рыбы, поэтому изучение их взаимоотношений с кормовой базой представляет первостепенный интерес. Состав и степень развития кормовой базы оказывают влияние на рыбное стадо, а оно, в свою очередь, воздействует на кормовую базу. Это влияние может быть как прямым, так и косвенным. Эти вопросы изучены далеко не достаточно.

Изучение кормовой базы водохранилищ имеет специфические особенности по сравнению с естественными водоемами. В последних существует определенный установившийся гидробиологический режим, сукцессионные изменения происходят относительно медленно, наблюдаются долговременные периодические флуктуации, связанные с периодичностью абиотических факторов. Информация о состоянии экосистемы таких водоемов, полученная в определенный период, сохраняет ценность продолжительное время. Водохранилища — сравнительно молодые водоемы, существующие годами и десятками лет; их экосистема находится в стадии становления, особенности этой стадии различаются в разных зонах и часто индивидуальны. Особенности уровня режима, антропогенные воздействия не позволяют стабилизироваться их гидробиологическому режиму. В таких условиях предсказать заранее, является ли кормовая база фактором, лимитирующим или хотя бы существенно влияющим на рыбное население, бывает невозможно. Поэтому необходимо углубленное, методическое и достаточно репрезентативное ее изучение.

Зоопланктон русловых участков равнинных рек до зарегулирования состоял из коловраток и отдельных ракообразных, выносимых течением из заливов, затонов и пойменных участков. Рачковый планктон развивался главным образом в прибрежье, где скорости течения снижались благодаря изгибам береговой линии и развитию водной растительности.

Общее количество планктонных животных в условиях реки было невелико: на Днепре —  $0,35 \text{ г/м}^3$  [Галинский, 1968], на Средней Волге —  $0,12\text{--}0,17 \text{ г/м}^3$  [Н. А. Дзюбан, М. Н. Дзюбан, 1976], на Верхнем Енисее —  $0,14 \text{ г/м}^3$  [Червинская, 1975].

Падение скоростей течения быстрее всего сказывается на населении пелагиали вследствие изменения условий фильтрации в

толще воды. Основная перестройка и формирование рачкового планктона вместо ротаторного происходят в водохранилищах за 2—4 года [Мордухай-Болтовской, 1961а, б; Луферова, 1964; Волга и ее жизнь, 1978; Николаев, 1980].

Прибрежный зарослевый планктон формируется значительно медленнее и претерпевает постоянные глубокие изменения одновременно с трансформацией этой зоны и самой переработкой береговой линии. Пелагический зоопланктон более устойчив, как и более статична пелагиаль водохранилища.

Быстрее всего формируется зоопланктон при создании водохранилищ на озерных системах (Череповецкое водохранилище), где до зарегулирования в планктоне преобладали ракообразные, несколько медленнее — по пойменному (Рыбинское, Куйбышевское, Цимлянское и др.) и речному (Угличское, Саратовское и др.) типам. При залитии обширных участков пойм с многочисленными водоемами (озерами, зарастающими старицами и болотами) зоопланктон формируется на основе их планктонных сообществ. Медленнее формируется единый зоопланктонный комплекс при образовании водохранилища на реке, где ранее преобладали коловратки, и в небольших наливных водохранилищах, заполняемых из рек. Медленно формируется бедный зоопланктон русловых горных водохранилищ, где впадающие реки несут воды, насыщенные минеральной взвесью.

Зоопланктон водохранилища, возникающего внутри каскада, формируется на основе сообщества, существовавшего в лежащем выше водоеме, при этом процесс идет быстро. Однако изменениям подвергается и зоопланктон водохранилища-донора, оказавшегося внутри каскада. Фактор «каскадности» проявляется в обеднении и перестройке зоопланктона в верховьях водохранилища при зарегулировании участков выше по течению. Так изменился зоопланктон старейшего на Днестре Днепровского (Запорожского) водохранилища при строительстве Кременчугского, а затем Днепродзержинского. Последнее по гидрологическим особенностям подразделяется на три типичных участка: речной, озерно-речной и приплотинный с озерным режимом. Однако благодаря мощному стоку из Кременчугского зоопланктон везде однотипный и носит транзитный характер. Однообразным по всей протяженности стал зоопланктон Днепровского водохранилища благодаря биостоку из Днепродзержинского [Галинский, 1968]. Зоопланктон Горьковского водохранилища формировался за счет биостока из Рыбинского [Луферова, 1964; Петрова, 1968] и Саратовского под влиянием сбрасываемых вод из приплотинного плёса Куйбышевского [Дзюбан, Кузнецова, 1975].

С эксплуатацией Чебоксарского водохранилища изменится зоопланктон Волжского плёса Куйбышевского водохранилища, где в настоящее время преобладают коловратки. Зоопланктон будет представлять собой сток из приплотинного участка Чебоксарского гидроузла.

Процесс формирования зоопланктона водохранилищ сопровождается образованием сообществ ракообразных с биомассами, значительно (в десятки и сотни раз) превышающими ранее наблюдаемые в реке биомассы. Через год-два после зарегулирования зоопланктон становится рачковым, но первоначальный набор видов, сформированный за счет местных ресурсов реки и пойменных водоемов, постепенно перестраивается, вбирая в свой состав формы, расселяющиеся более широко географически. Из сообщества вновь созданного водохранилища исчезают виды, свойственные затопленным, временным, заболоченным водоемам и небольшим прудам. Уменьшается экологическое разнообразие форм. Эти процессы происходят быстро, на 2—3-год после затопления. Расселение видов северного происхождения на юг и южного на север длится десятилетиями и наиболее ярко проявляется на волжском каскаде. До Волгоградского водохранилища расселились виды, свойственные северо-западному комплексу: *Heteroscope appendiculata*, *Cyclops kolensis*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*. Навстречу им интенсивно продвигаются каспийские формы: до Волжско-Камского плёса проникла *Heteroscope caspia*, в Волгоградское водохранилище — *Cornigerius maeoticus* и *Calanipeda aquae-dulcis*. Куйбышевское водохранилище стало районом смешения этих двух встречных потоков саморасселения, относящихся к различным зоогеографическим провинциям. Представители бореальной фауны *C. kolensis* и *Eu. gracilis*, зимующие в водоемах, имеют высокие биомассы сразу после таяния льда и до развития летнего зоопланктона создают основную кормовую базу для рыб. Крупные каспийские ракообразные интенсивно потребляются сеголетками и мелкими планктонофагами — тюлькой и килькой.

Аналогичные процессы происходят и в Днепровском каскаде. Интенсивно двигаются вверх понто-азовские полифемонидеи: *Cornigerius maeoticus*, *Podonevadne trigona ovum*, *Sercoragis pengoi*. Из Каховского водохранилища они проникли в расположенное выше Днепровское (ныне Запорожское), Днепродзержинское [Mordukhai-Boltovskoi, 1979] и Кременчугское. Эти виды достигают значительной численности в открытых районах и Цимлянского водохранилища. Включение в планктоноценозы водохранилищ новых фаунистических группировок и их продолжающее расселение свидетельствуют о незаконченности процесса формирования зоопланктона днепровского и волжского каскадов. Широкое расселение бореальных и южных планктонных рачков в водохранилищах способствовало быстрому размножению и созданию промысловых популяций вселенцев среди планктонофагов: снетка, каспийской кильки и чархальской тюльки.

Основу биомассы зоопланктона крупных равнинных водохранилищ после 10—15 лет их существования образуют пелагические ракообразные, относящиеся к семействам *Cladocera* и *Sopropoda*. *Rotatoria*, численность которых весной и осенью велика, по весу играют подчиненную роль. Видовой состав зоопланктона сходен

с таковым близлежащих крупных естественных водоемов и типичен для данной географической зоны.

Несмотря на относительную стабильность условий пелагиали водохранилища, зоопланктон и питание рыб неоднородны по акватории и глубинам, количество зоопланктона изменяется в течение года, наблюдаются значительные межгодовые флуктуации. В последние годы процессы антропогенного эвтрофирования и загрязнение вносят трудно оцениваемые коррективы в развитие зоопланктонных сообществ.

Пятнистость, неоднородность горизонтального распределения — естественное состояние зоопланктона. Она возникает как следствие неоднородности абиотических факторов по площади водоема. Устьевые участки впадающих в водохранилище рек, где снижаются скорости течения и наблюдается повышенная седиментация, характеризуются наиболее богатыми кормовыми условиями.

На Рыбинском водохранилище — это средняя часть Шекснинского отрога, нижние участки Волжского (район бывшего устья р. Мологи), в Куйбышевском — южные участки Волжского плёса. В таких районах повышено количество коловраток.

По мере продвижения к расширенным участкам перед плотинами в больших водных массах при едва заметной проточности происходит минерализация несомых из речных верховьев органических веществ, увеличивается прозрачность, снижается количество зоопланктонов-фильтраторов и увеличивается доля крупных хищных форм — циклопов, гетерокопы, хищных ветвистоусых. Эта особенность четко прослеживается в водохранилищах, имеющих большую протяженность и речные верховья (Иваньковское, Горьковское, Куйбышевское, Мингечаурское, Варваринское, Ириклинское, Капчагайское и т. д.).

Летом в штилевые периоды неравномерность распределения зоопланктона в поверхностном слое связана с естественным поведением животных, со склонностью многих видов в период размножения образовывать стаи и агрегации. Интенсивное размножение рачков влечет за собой уплотнение скоплений. Иногда большие скопления в открытых участках связаны с выносом ракообразных с мелководий. Очень плотные скопления (до 230 г/м<sup>3</sup>) образует в поверхностном слое *Bosmina longirostris*, менее плотные — цериодафнии, битотреф. При волнении и ветровом перемешивании стаи ракообразных быстро распадаются, при сильных штормах скопления образуются в придонных слоях. Этому способствуют компенсационные течения от наветренного берега, увлекающие зоопланктон [Монаков, Семенова, 1966; Ривьер, 1978; Зозуля, 1979].

Вертикальные суточные перемещения, изменяющие кормность отдельных слоев, наиболее хорошо выражены в штилевую погоду. Однако подъем и опускание кормовых организмов и вслед за ними миграции рыб — явление обычное в морях и океанах, в мелководных водоемах, какими являются большинство равнинных водохранилищ, выражено слабо.

Вертикальные суточные миграции свойственны наиболее крупным подвижным ракообразным (битотрефу, лептодоре, циклопам, диаптомидам). В отсутствие волнения рачки ночью скапливаются у поверхности, а днем мигрируют в придонные слои.

Населенность тех или иных горизонтов изменяется по сезонам. Ранней весной перезимовавшие плотные скопления *Cyclops kolensis* наблюдаются в придонных слоях русел при низкой температуре (5–7° С) [Тимохина, 1978; Ривьер, 1980], а размножающиеся летние формы — *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Mesocyclops leuckarti* — сосредоточены у поверхности, где температура значительно выше [Семенова, 1971]. На весну и начало лета в волжских водохранилищах приходится оптимальные температурные условия питания холодолюбивых рыб — снетка, ряпушки. Зоопланктон в это время представлен крупными зимними ракообразными *C. kolensis* и *Eudiaptomus* [Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963; Николаев, 1980]. В мае — начале июня наибольшие биомассы зоопланктона, состоящего из представителей холодолюбивого комплекса, в волжских водохранилищах, от Ивановского до Волгоградского, наблюдаются в наиболее глубоководных открытых участках. В это время на мелководьях только появляются первые летние формы [Тимохина, 1978; Вьюшкова, 1977]. Максимум развития летних форм на мелководьях озеровидных водохранилищ отмечается обычно на 2 недели раньше, чем в центральных участках. Осеннее снижение численности, связанное с падением температуры, ветровым перемешиванием, в прибрежных участках происходит значительно быстрее. В больших открытых водных массах озеровидных плёсов крупные ракообразные встречаются до глубокой осени. Кормовые условия планктоядных рыб здесь отличаются стабильностью в течение всего периода открытой воды. Штормы и ветровые перемешивания в небольшой степени сказываются на общем количестве зоопланктона в открытых участках с глубиной более 5 м. Здесь нарушается стратификация в распределении и отсутствуют вертикальные миграции, разрушаются поверхностные агрегации, где эффективность питания планктофагов наиболее высока. На мелководьях, особенно открытых, отлогих песчаных отмелях длительные штормы приводят к уничтожению всякого животного корма в толще воды. Быстрее всего гибнут фильтраторы — ветвистоусые рачки [Дзюбан, 1977; Волга и ее жизнь, 1978]. В годы усиленной ветровой деятельности большие площади открытых мелководий, подверженные постоянному волновому перемешиванию, теряют значение как нагульные площади для молоди рыб.

В степных и пустынных водохранилищах уменьшение количества зоопланктона происходит при сильном ветровом взмучивании и попадании большого количества минеральных частиц в воду при песчаных бурях [Круглова, 1962; Чуприна, 1972]. Аналогичное воздействие на зоопланктон горных водохранилищ оказывает большое количество взвесей, вносимых реками после ливней в горах [Лиходеева, 1967; Водохранилища мира, 1979].

Изменение кормности водоема в течение вегетационного периода определяется сезонной динамикой отдельных видов зоопланктона.

В Рыбинском водохранилище функционирование зоопланктонного сообщества изучалось постоянно по одной методике с 1956 г. Первый максимум в развитии зоопланктона прослеживается при ранней весне в середине мая (например, в 1975 г. при температуре 15° С); при поздней весне и холодном лете — в конце июня—начале июля (1956, 1978 гг.). Летняя депрессия связана с наступлением длительного летнего безветренного периода. Сроки этого периода в разные годы различны — от середины июля до сентября. Наиболее резкие снижения количества животной пищи в толще воды в середине лета наблюдались в теплые годы (например, 1960, 1973, 1974 гг.).

Изменение общей биомассы зоопланктона в течение сезона еще не дает полного представления о кормовой базе рыб. Развитие наиболее ценных кормовых объектов неодинаково в различные по метеорологическим условиям годы, хотя величина суммарной массы (биомассы в г/м<sup>3</sup>) животной пищи по годам изменяется значительно меньше (табл. 1, рис. 1). В теплые маловодные годы при преимущественном влиянии восточной атмосферной циркуляции, которое сопровождается снижением ветровой деятельности, повышенной инсоляцией и высокими летними температурами, в водохранилище наблюдаются плавный, интенсивный прогрев, высокая прозрачность, «цветение» синезеленых. В такие годы зоопланктон состоит в основном из мелких форм — коловраток (*Coepohilus*, *Keratella*), численность которых на порядок выше, чем ракообразных. Среди последних также доминируют относительно мелкие формы: *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni* (табл. 1, рис. 2, 3). В холодные годы при усилении западного атмосферного переноса, сопровождающегося интенсивной ветровой деятельностью, низкими летними температурами, повышением количества атмосферных осадков, высокой мутностью воды, среднее количество коловраток за сезон сокращается на порядок (со 100 до 20—12 экз./л), мелких ракообразных — в 10—50 раз, основную долю биомассы образуют крупные, рассеянные, относительно малочисленные (5—10 экз./л) ракообразные — представители бореального комплекса: *Bosmina longispina*, *Eudiaptomus*, значительную долю биомассы составляют крупные редкие формы — *Heterocope appendiculata*, *Daphnia longispina*, *Daphnia cristata*, *D. longiremis* (см. рис. 3).

Для обеспеченности личинок рыб доступной пищей наибольшее значение имеют не средние за вегетационный период величины численности, а плотность пищевых организмов ранней весной — в период выклева личинок. В годы с оптимальными температурными условиями (например, 1971, 1972 и 1974 гг.) в период весеннего максимума количество мелких организмов 200—400 экз./л, а в холодные годы (например, 1956, 1976 и 1978 г.) — всего 40—80 экз./л.



ТАБЛИЦА 1. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1980 гг.

Виды	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.
Rotatoria	67,6 0,04	39,4 0,05	110,8 0,23	73,3 0,18	107,1 0,14	75,5 0,14	54,5 0,09	58,7 0,13	92,7 0,17	36,5 0,09	26,9 0,05	39,6 0,06
Copepoda	18,6 0,11	15,0 0,11	15,6 0,10	16,8 0,08	24,5 0,19	26,9 0,15	20,5 0,12	25,0 0,21	21,7 0,19	20,0 0,11	8,6 0,12	10,1 0,15
Cladocera	6,0 0,15	7,2 0,21	12,9 0,10	7,6 0,19	14,4 0,36	9,8 0,10	12,1 0,16	9,6 0,35	14,9 0,28	8,9 0,18	1,4 0,08	4,2 0,29
Copepoda + Cladocera	24,6 0,26	22,2 0,32	28,5 0,20	24,4 0,27	38,9 0,55	36,7 0,25	32,6 0,28	34,6 0,56	36,6 0,47	28,9 0,29	10,0 0,20	14,3 0,44
Общий зоопланктон	92,2 0,30	61,6 0,37	139,3 0,43	97,7 0,45	146,0 0,69	112,2 0,39	87,1 0,37	93,3 0,69	129,3 0,64	65,4 0,38	36,9 0,25	53,9 0,50

Виды	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1978 г.	1979 г.	1980 г.
Rotatoria	15,7 0,02	42,6 0,14	46,2 0,09	100,3 0,18	77,5 0,21	58,1 0,14	46,2 0,19	21,2 0,05	12,2 0,04	12,9 0,05	21,8 0,06	17,0 0,07	10,5 0,02
Copepoda	9,3 0,12	16,3 0,20	22,3 0,13	18,9 0,22	20,4 0,22	11,4 0,14	16,5 0,21	19,2 0,28	10,5 0,11	19,0 0,22	16,1 0,18	20,6 0,20	21,8 0,24
Cladocera	2,0 0,15	5,8 0,21	11,3 0,33	12,4 0,28	13,2 0,37	12,0 0,22	11,6 0,43	9,2 0,35	5,3 0,22	7,1 0,34	7,9 0,54	8,8 0,41	11,8 0,74
Copepoda + Cladocera	11,3 0,27	22,1 0,41	23,6 0,46	31,3 0,50	33,6 0,59	23,4 0,36	28,1 0,64	28,5 0,63	15,8 0,33	26,1 0,56	23,9 0,72	29,4 0,61	33,6 0,98
Общий зоопланктон	27,0 0,29	64,7 0,55	69,8 0,55	131,6 0,68	111,0 0,80	81,5 0,49	74,2 0,83	49,7 0,68	28,0 0,37	39,0 0,61	45,7 0,78	47,6 0,68	44,1 1,00

Примечание. В числителе — численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>, в знаменателе — биомасса, г/м<sup>3</sup>.

Условия питания подросшей молодежи и взрослых планктофагов, для которых возможны значительные перемещения в поисках пищи, в водохранилище значительно более стабильны. Численность крупных кормовых ракообразных, как и их биомасса, изменяется в очень небольших пределах: за 1956—1965 гг. — от 22,0 до 39,0 тыс. экз./м<sup>3</sup>, за 1971—1978 гг. — от 16,0 до 34,0 тыс. экз./м<sup>3</sup> (см. табл. 1) [Ривьер и др., 1982].

Размер кормовых организмов увеличивается от весны к лету соответственно падению численности коловраток, росту науплиев — их переходу в копеодитные стадии и появлению большого количества крупных ветвистоусых и веслоногих. В средние по уровню развития зоопланктона годы в период первого весеннего максимума при численности коловраток и науплиев около 100 экз./л, а крупных ракообразных 1—2 экз./л средний размер пищевого организма около 200 мкм. В период летней стагнации и депрессии в развитии зоопланктона, когда численность коловраток и науплиев снижается до 4—5 экз./л, а ракообразных увеличивается до 20—30 экз./л, средний размер кормового организма достигает 700 мкм.

В Рыбинском водохранилище за 25-летний период наблюдений хорошо прослеживаются циклические изменения гидробиологического и гидрологического режимов водохранилища продолжительностью 11 лет, в основе которых лежат колебания общей увлажненности климата. Наиболее низкий уровень развития зоопланктона отмечался в холодные 1956—1957, 1965 и 1976 гг., наи-

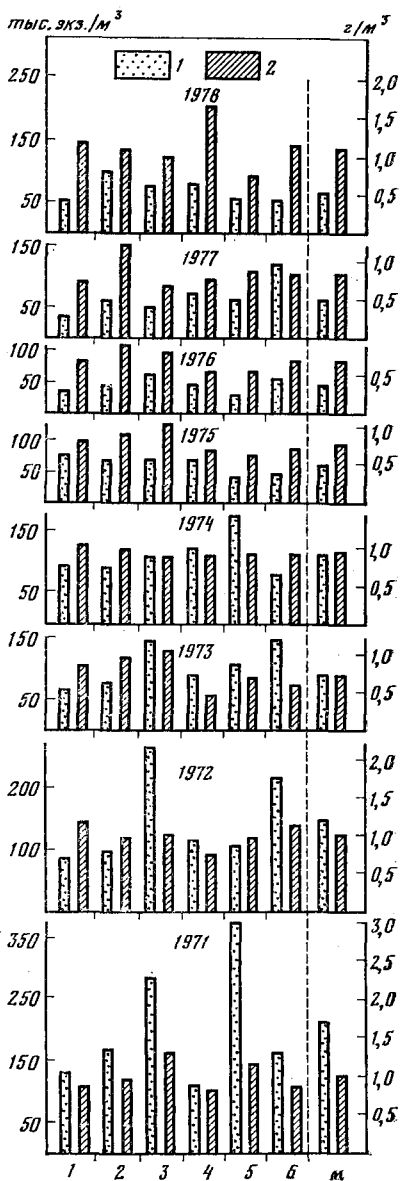


РИС. 1. Изменение количества зоопланктона в открытой части Рыбинского водохранилища за май—октябрь 1971—1978 гг.

1—6 — номера стандартных станций; М — средняя величина за сезон по всему водохранилищу; 1 — численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>, 2 — биомасса, г/м<sup>3</sup>

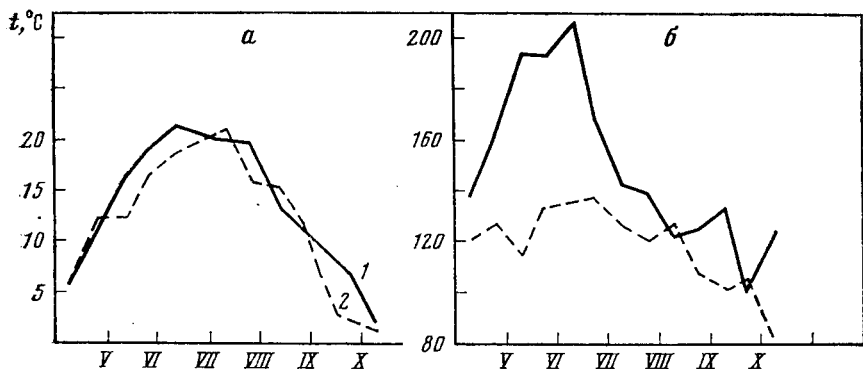


РИС. 2. Изменение температуры (а) и прозрачности (б) в Рыбинском водохранилище в период открытой воды

1 — средняя кривая за теплые 1971—1974 гг.; 2 — то же, за холодные 1975—1978 гг.

большие показатели наблюдались в жаркие 1960, 1971 и 1981 гг. В эти годы отмечались максимальные отклонения от среднемноголетних величин. При сравнении относительно одинаковых лет оказывается, что численность зоопланктона за последние 10—15 лет уменьшилась (см. табл. 1), тогда как биомасса возросла приблизительно в 1,5 раза (рис. 4). Это свидетельствует о перестройке зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища. Зоопланктон в настоящее время представлен более крупными формами, но он более разрежен. Сократилось количество коловраток, сузился круг доминирующих видов. Если в первое десятилетие наблюдений численность коловраток не падала ниже 36,5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, то в последние годы она снизилась в 1975—1979 гг. от 22,81 до 12,18 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Из числа доминантов выпал олигосапроб — *Kellicotia longispina*. Увеличение биомассы зоопланктона произошло за счет ракообразных — грубых и тонких фильтраторов *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina*. Увеличение биомассы значительно превзошло среднемноголетние колебания. Если за 1956—1965 гг. среднемноголетняя величина не превышала 0,5 г/м<sup>3</sup>, то за 1970—1979 гг. она достигла 0,7 г/м<sup>3</sup>, не опускаясь в холодные годы ниже 0,6 г/м<sup>3</sup> (см. рис. 4).

При сравнении водохранилищ волжского каскада по величинам биомассы зоопланктона наиболее богатым оказываются верховья каскада — Ивановское и Угличское водохранилища (1,2—1,6 г/м<sup>3</sup>), расположенные в зоне смешанных лесов, имеющие наибольшую зарастаемость мелководий и наибольшую боковую приточность. Значительно ниже биомасса в Рыбинском водохранилище (0,7 г/м<sup>3</sup>) — северной оконечности каскада. Зоопланктон Белого озера, входящего в Череповецкое водохранилище, на том же уровне — 0,7 г/м<sup>3</sup>. Сходные величины характерны для Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Несколько богаче зоопланктон (1,68 г/м<sup>3</sup>) в южной оконечности каскада — Волгоградском водохранилище и, наоборот, отличается бедностью внутрикаскад-

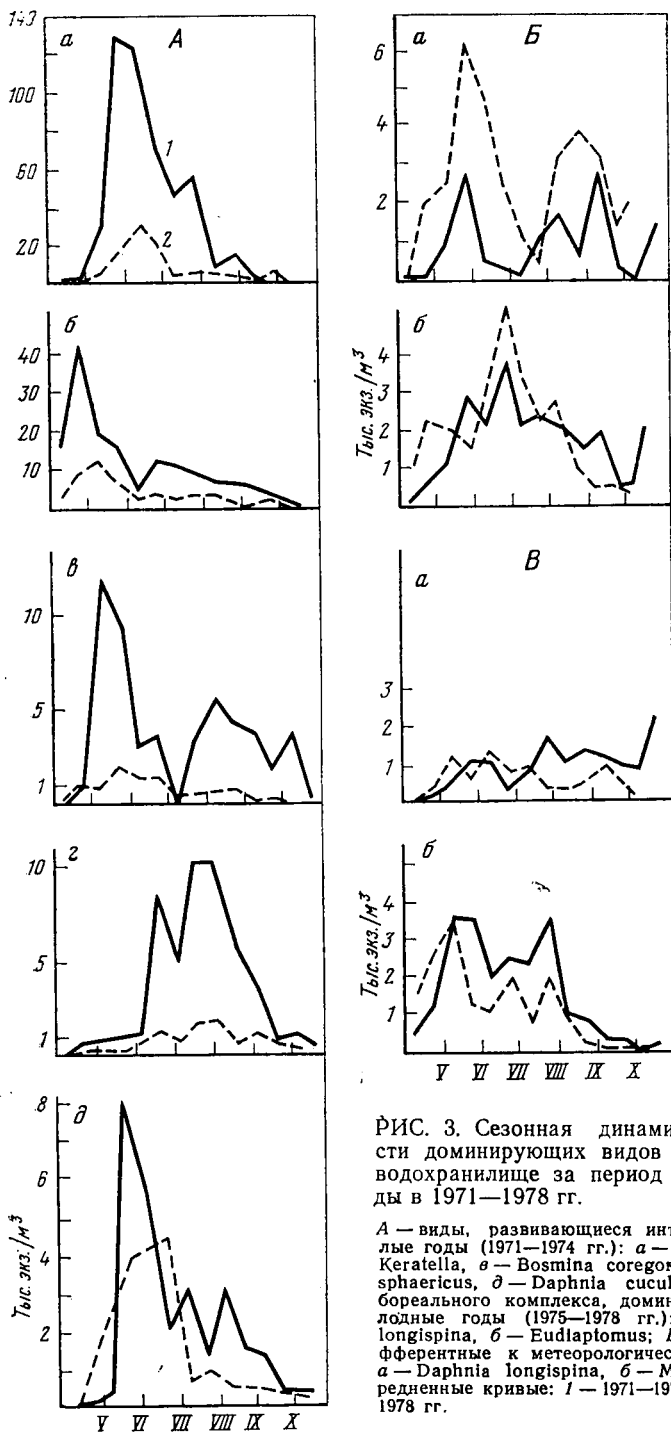


РИС. 3. Сезонная динамика численности доминирующих видов в Рыбинском водохранилище за период открытой воды в 1971—1978 гг.

А — виды, развивающиеся интенсивно в теплые годы (1971—1974 гг.): а — *Conochilus*, б — *Keratella*, в — *Bosmina coregoni*, г — *Chydorus sphaericus*, д — *Daphnia cucullata*; Б — виды бореального комплекса, доминирующие в холодные годы (1975—1978 гг.): а — *Bosmina longispina*, б — *Eudaptomus*; В — виды, индифферентные к метеорологическим условиям: а — *Daphnia longispina*, б — *Mesocyclops*. Средние кривые: 1 — 1971—1974 гг.; 2 — 1975—1978 гг.

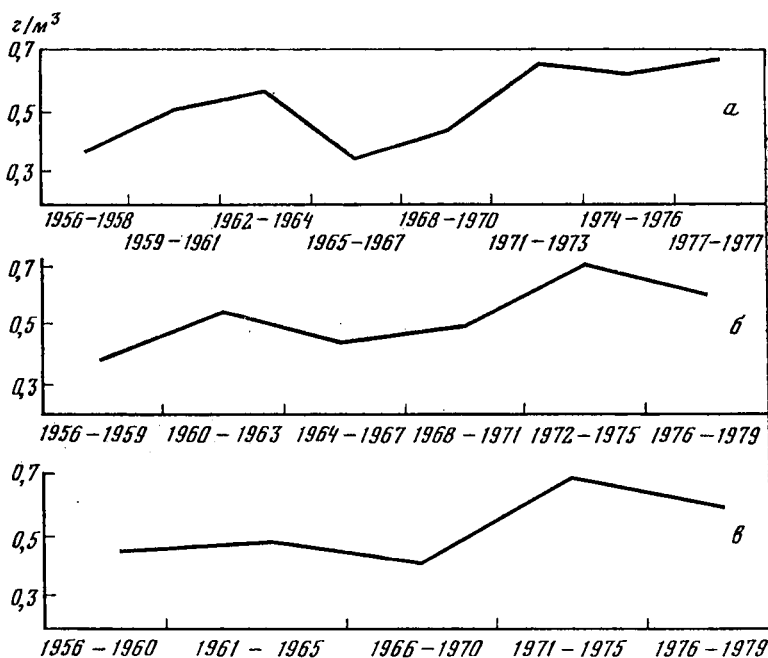


РИС. 4. Динамика биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища за 1956—1979 гг. при различном осреднении

а — 3 года; б — 4 года; в — 5 лет

ное Саратовское (приблизительно  $0,3 \text{ г/м}^3$ ) водохранилище, где зоопланктон носит транзитный характер.

Другим качественным уровнем характеризуется зоопланктон водохранилищ Днепровского каскада, где биомассы составляют от  $3,2$  до  $4,1 \text{ г/м}^3$  [Киевское водохранилище, 1972]. По новейшим данным, количество зоопланктона в пелагиали в Киевском водохранилище  $0,6 \text{ г/м}^3$ , в Кременчугском —  $1,4 \text{ г/м}^3$  [Примайченко и др., 1981]. Зоопланктон Каховского водохранилища богат —  $0,4$ — $1,7 \text{ г/м}^3$ , а в Днепровско-Бугском лимане — до  $5$ — $7 \text{ г/м}^3$ , что создает большие резервы для повышения рыбопродуктивности [Каховское водохранилище, 1964; Ветчанина и др., 1981]. Цимлянское водохранилище примыкало по продуктивности к днепровским. В первые годы (1953—1958 гг.) наблюдалось интенсивное развитие зоопланктона ( $4,8$ — $2,3 \text{ г/м}^3$ ), однако тенденция к снижению прослеживалась и тогда. С 1959 по 1965 г. уровень снизился еще более и количественные показатели стабилизировались и колеблются в пределах  $1,0$ — $1,5 \text{ г/м}^3$  [Лапицкий, 1970]. Дубоссарское водохранилище относится к высокопродуктивным водоемам ( $3,5 \text{ г/м}^3$ ), однако в последнее десятилетие обильное цветение и интенсивное заиление пагубно отражаются на развитии зоопланктона [Горбатенький и др., 1976].

Северокавказские водохранилища — Пролетарское и Веселовское — резко снизили свою продуктивность за последнее десятилетие. Если в 1953—1956 гг. биомассы зоопланктона колебались от 21 до 4,6 г/м<sup>3</sup>, а среднегодовая биомасса в пресноводном участке составляла 3,8 г/м<sup>3</sup> [Круглова, 1972], то в настоящее время наиболее высокие значения биомассы в определенном районе всего 2,5 г/м<sup>3</sup> [Студеникина и др., 1981].

Прибалтийские водохранилища — Плавиньское и Кегумское — в последние годы характеризуются невысокой продуктивностью — по 0,47 г/м<sup>3</sup> [Гаумига, 1981]. Каунасское водохранилище несколько богаче, его зоопланктон с 1969 по 1972 г. составлял в среднем (с мая по октябрь) соответственно 0,8; 0,9; 1,6; 1,15 г/м<sup>3</sup> [Печюлене, Айдуконене, 1976].

Продуктивность водохранилищ ЕТС уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток.

Низкий уровень развития зоопланктона наблюдается на водохранилищах р. Камы: в Камском водохранилище первые годы (1956—1957 гг.) характеризовались увеличением количества животного населения в толще воды, летние биомассы достигали 1,5—1,9 г/м<sup>3</sup>. Через 15 лет показатели значительно снизились. Так, летом 1970 г. общая биомасса в различных участках составляла всего 0,2—0,13 г/м<sup>3</sup>. Несколько богаче оказывается Воткинское водохранилище, где биомасса летом 1971 г. колебалась от 0,4 до 0,3 г/м<sup>3</sup>. Нижнекамское водохранилище, заполнение которого началось весной 1979 г., к осени характеризовалось очень невысокими величинами — от 0,37 до 0,17 г/м<sup>3</sup>, составляя в среднем по водоему 0,23 г/м<sup>3</sup> [Миловидов и др., 1981].

Относительно богат зоопланктон Капчагайского водохранилища, находящегося в зоне сухих степей, — до 2,7 г/м<sup>3</sup>. По другим данным, величина биомассы колеблется в разных его частях от 0,6 до 1,3 г/м<sup>3</sup> [Водохранилища мира, 1979].

Имеющиеся данные по большинству сибирских водохранилищ характеризуют не среднесезонный уровень, а отдельные летние месяцы. Летняя биомасса Красноярского водохранилища 0,6—0,85 г/м<sup>3</sup> [Червинская, 1975; Гольд и др., 1976]. Водохранилища ангарского каскада — Иркутское и Вратское — отличаются невысокими показателями: первое относится к олиготрофным, второе — к мезотрофным водоемам [Кожова, 1970]. Зоопланктон Саяно-Шушенского водохранилища за 2 года после залития увеличился летом до 0,87 г/м<sup>3</sup> [Дубовская, Гольд, 1981].

Среднеазиатские водохранилища значительно различаются по продуктивности, что связано с особенностями их ложа, наличием мелководных участков и высотой расположения над уровнем моря. Наиболее богаты предгорные (2—5 г/м<sup>3</sup>) либо равнинные, но имеющие в зоне затопления земледельческие участки и многочисленные водоемы. Так, в предгорном Пачкамарском водохранилище величины биомассы зоопланктона колебались в 1970—1972 гг. от 2,8 до 5 г/м<sup>3</sup>, в Каркидонском и Кайракумском — до 2—3 г/м<sup>3</sup>, в Южносурханском (аридная зона, затопленные пруды,

пашня) в последние годы — 6—8 г/м<sup>3</sup>. В высокогорных водохранилищах — Нурекском и Токтогульском — зоопланктон формируется очень медленно, представлен всего 10—15 видами с очень низкими биомассами. Эти водохранилища по уровню продуцирования близки к олиготрофным горным озерам [Мухамедиев, 1981].

На малых реках для орошения и снабжения городов питьевой и технической водой создано огромное количество малых водохранилищ. Их фауны формируются в общих чертах по биологическим законам, свойственным крупным водохранилищам, однако биологические процессы происходят значительно быстрее [Никишина и др., 1981]. Зоопланктон в малых водохранилищах обычно богат, сходен по составу с прудовым и в южных областях (например, в Печенежском водохранилище, Харьковская обл.) достигает 10—30 г/м<sup>3</sup>.

Продуктивность водохранилищ в период формирования его гидробиологического режима определяют особенности затопляемого ландшафта. Большое число различных водоемов на территории водохранилища — условие быстрого возникновения видовой разнообразия. Разложение наземной растительности и поступление органических веществ из залитых почв вызывают интенсивное образование органического детрита, развитие бактериопланктона и высокие биомассы зоопланктона в первые 2—3 года (в 5—350 раз выше, чем в реке). В дальнейшем по мере истощения органического вещества из залитых почв происходит снижение количества бактерио- и зоопланктона в 5—10 раз. Такие особенности наблюдались во многих водоемах различных географических зон — Цимлянском, Плавинском, Камском. При заполнении горных и предгорных водоемов (например, Каркидонское водохранилище), где ложе представлено каменистыми грунтами, не наблюдается вспышки продуцирования в первые годы, а процесс формирования зоопланктона происходит медленно. Только через 10—15 лет количество видов и величины биомассы возрастают в 5—10 раз по сравнению с периодом затопления.

По мере перехода водохранилища в фазу депрессии основными факторами, определяющими уровень продуктивности, становится боковая приточность (=водосборный бассейн), а также зарастаемость макрофитами, связанная с особенностями уровня режима и конфигурацией водоема.

Неблагоприятным фактором, снижающим продуцирование в толще воды, является высокая мутность водоема в водохранилищах степной зоны, связанная с переработкой ложа до материковых пород под действием постоянных ветров (Веселовское, равнинные водохранилища Средней Азии), в северных водохранилищах — с дноуглубительными работами, прохождением судов, добычей нерудных ископаемых (например, Новинкинское и Вытегорское) и в горных, особенно после ливней, когда реки несут повышенное количество минеральных взвесей (водохранилища Грузии — Кумисское, Сионское и др.).

В последнее время значительные изменения происходят во всех внутренних водоемах; не составляют исключения и водохранилища, где процессы антропогенного эвтрофирования часто носят очень сложный характер и обладают разной степенью синергизма. Так, влияющие величины площади водосбора значительно перекрывается эвтрофирующими факторами. Воздействие дополнительного тепла в водохранилищах многоцелевого пользования сложно выявить из-за усиления проточности в зоне поступления подогретых вод и т. д.

Наиболее сильным воздействиям подвергаются водохранилища южной части ЕТС, а также сибирские. Значительно усилилось эвтрофирование и заиление Дубоссарского водохранилища, находящегося в зоне интенсивного земледелия с применением ядохимикатов и удобрений [Горбатенький и др., 1976], водохранилищ днепровского каскада, где в зонах поступления сточных вод зоопланктон представлен единичными особями [Гайдаш, Дыга, 1970]. Нарастание антропогенного воздействия в Карагандинском и Красноярском водохранилищах привело к полному исчезновению всякого зоопланктона в зоне поступления стоков и к резкому сокращению видового разнообразия и общего количества на значительных акваториях [Лещева, 1976; Гольд и др., 1976].

Ихтиофауна водоемов страдает от возрастающих антропогенных воздействий в большей степени, чем кормовая база, так как воспроизводительная способность беспозвочных несравненно выше, чем у рыб. Основные причины низкой рыбопродуктивности водохранилищ кроются в их неблагоприятных для рыб уровнях режимов и самых различных нарушениях экологических условий, а не в состоянии кормовой базы [Пушкин, Зиновьев, 1981].

Прибрежная мелководная зона — место нереста рыб и нагула молоди — имеет разную площадь в водохранилищах различного типа. В русловых, особенно горных, площадь мелководий мала и их роль в общей трофике незначительна. В равнинных озеровидных водохранилищах мелководья могут оказывать решающее влияние на экосистему всего водоема. В Рыбинском водохранилище мелководная зона (до 2–2,5-метровой изобаты) составляет около 31%. В зависимости от колебаний уровня площадь мелководий изменяется от 776 км<sup>2</sup> (1954 г.) до 2377 км<sup>2</sup> (1955 г.). При экстремальных падениях уровня в засушливые периоды (1972–1973 гг.) площадь водоема за счет обсыхания мелководий сокращается более чем в 2 раза [Бакастов, 1976; Курдин, 1976]. В Кременчугском водохранилище мелководья (до 2-метровой изобаты) составляют 18,5% площади [Корелякова, 1975].

Одна из главных и важных особенностей мелководий — зарастание высшей водной растительностью, нижняя граница которой простирается максимум до 2,5–3 м глубины.

С момента затопления водохранилища в течение 15–20 лет их существования мелководная прибрежная зона испытывает постоянные существенные изменения. Они связаны с разрушением наземной растительности, ее разрушением по мере образования



песчаных отмелей, заболачиванием и т. д. В Рыбинском водохранилище — старейшем в волжском каскаде — процесс формирования рельефа дна мелководий закончился в основном к 1965 г. Исчезли участки еще не размытых почв, сократились площади водной растительности, отшнуровались песчаными косами многочисленные заливы. Мелководья в основном превратились в песчаные пляжи [Курдин, 1976], где заросли составляют всего 1,3% от площади водохранилища [Экзерцев, Довбня, 1974]. Столь же невелико зарастание мелководий в Горьковском и Волгоградском водохранилищах — 1,4–0,9% от площади водоема. Значительно более зарастают мелководья водохранилищ с малыми колебаниями уровня и большой изрезанностью береговой линии (Иваньковское, Угличское, Саратовское). Площадь зарастания Угличского водохранилища в 1974 г. 5%, Иваньковского — 16,7% [Экзерцев, Довбня, 1974]. В настоящее время в Иваньковском водохранилище площадь зарослей составляет почти  $\frac{1}{4}$  акватории водоема и процесс идет в направлении образования сплавин и заболачивания мелководий. В Саратовском водохранилище годовые колебания уровня всего на 0,2 м создали благоприятные условия для развития зарослей.

За 10–14 лет существования Кременчугского водохранилища интенсивно развивались заросли и местами образовывались сплавины. Из затопленных плодородных почв вымыто более 25% минеральных компонентов, в донных отложениях происходит накопление торфянистой массы и грубого гумуса [Мелководья Кременчугского водохранилища, 1979].

Зарастание мелководий высшей водной растительностью важно с точки зрения развития прибрежного зоопланктона. Заросли представляют собой наиболее благоприятный биотоп, где формируется богатейший корм для молоди рыб. Фауна открытых песчаных мелководий, подверженных волновому перемешиванию, значительно беднее, чем заросших и глубоководных участков водоема [Столбунова, 1976].

Фитофильный биоценоз по видовому составу резко отличается от фауны открытых районов водохранилищ. Он характеризуется большим видовым и групповым разнообразием, значительно бóльшим, чем биоценозы дна и пелагиали. Однако если сравнивать фауну зарослей водохранилищ и постоянных водоемов (озер, прудов), то она оказывается обедненной. В водохранилищах отсутствуют формы с длительным жизненным циклом. Быстрое летнее падение уровня, обсыхание и вымерзание мелководий не позволяют многим видам полностью завершить свое развитие и оставить покоящиеся стадии [Мордухай-Болтовской, 1974].

Сезонный ход развития фауны на заросших мелководьях отличается от других участков водоемов. В Рыбинском водохранилище сразу после его заполнения весной зоопланктон чрезвычайно беден, но во второй половине мая в связи с быстрым прогревом прибрежной зоны начинают интенсивно развиваться коловратки, их численность может достигать 6 млн. экз./м<sup>3</sup>, биомасса —

4,3 г/м<sup>3</sup>. Одновременно с развитием коловраток появляется масса инфузорий. В обычные годы их биомасса составляет 0,9 г/м<sup>3</sup>, а при обильной заросших наземной растительностью осушенных площадей (1974 г.) может достигать 3—7 г/м<sup>3</sup> [Мамаева, 1976]. В холодную весну при повышенной ветровой деятельности и слабом прогреве (например, 1976 и 1978 гг.) развитие простейших и коловраток сильно задерживается и количество их невелико.

Массовое размножение ракообразных в прибрежье начинается в июне. Сначала появляются *Ceriodaphnia* sp., *Bosmina longirostris*, и середине лета интенсивно размножаются *Sida crystallina*, *Simonephalus* sp., *Polyphemus pediculus*, резко возрастает количество хидриды. При образовании сплавин и закислении среды сида — очень ценный кормовой объект рыб — почти исчезает [Мелководья Кременчугского водохранилища, 1979]. Биомасса ракообразных в зарослях иногда очень высока. Так, биомасса только *Cladocera* в Рыбинском водохранилище в июле-августе достигает 16 г/м<sup>3</sup>, а среднесезонная биомасса — 4—5 г/м<sup>3</sup> [Мордухай-Болтовской, 1974]. В теплые 1971—1974 гг. биомасса ракообразных в этом же водоеме составляла в среднем 8 г/м<sup>3</sup>, а на Иваньковском — 10—30 г/м<sup>3</sup>, в основном за счет ценных в кормовом отношении ветвистоусых [Столбунова, 1976].

В Камском водохранилище мелководья значительно богаче, чем пелагическая часть; в период максимального развития биомасса зоопланктона составляет 10 г/м<sup>3</sup> [Кортунова, Антонова, 1981].

Заросли макрофитов в водохранилищах днепровского каскада еще более продуктивны, особенно вблизи впадающих в водохранилища рек. Такие участки в Кременчугском водохранилище имеют максимальные концентрации кормовых беспозвоночных до 1126 кг/га.

Высокая продуктивность мелководий в начальный период существования водохранилища определяется ландшафтно-географическими особенностями ложа. По мере разложения наземной растительности, разрушения почв продуктивность мелководий снижается. Эти процессы приняли особенно большие масштабы на озерных плёсах волжских водохранилищ (Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском), где произошло не только разрушение почв, но и размыв прибрежных участков и образование огромных песчаных отмелей, лишенных растительности и бедных кормовыми беспозвоночными.

Продуктивность мелководной зоны днепровских водохранилищ так же снизилась по сравнению с первыми 3—4 годами после заполнения. Теперь основным фактором, определяющим продуктивность мелководий, выступают гидрометеорологические условия года (температурный, уровенный режим). Большую роль в жизни мелководий периодически играет обильное поступление детрита (эффект «летования») от распада наземной растительности, особенно при длительном низком уровне и осушении больших площадей [Мордухай-Болтовской, 1974].

Мелководные участки, лишенные растительности, с постоянным затоплением оказываются более бедными, чем временно затопляемые. Несмотря на то что последние ежегодно промерзают и высушаются, фауна в них оказывается богаче. Это связано с поступлением органического детрита от растительности, успевающей вырастать во вторую половину лета.

Мелководья оказывают значительное влияние на пелагическую часть водоема. Заросли макрофитов, перехватывая биогены и загрязнение с берегов, служат барьером, сдерживающим эвтрофирование центральной части водоема. Они выступают как конкуренты по отношению к вызывающим «цветение» воды водорослям [Францев, 1961]. Среди зарослей количество микроорганизмов, особенно сапрофитных, обычно в 8—10 раз выше, чем в пелагиали. Бактерии потребляются организмами зоопланктона обычно в пределах литоральной зоны. Однако микробиальные процессы разложения органического вещества в зарослях могут идти иногда настолько интенсивно, что наблюдается резкое ухудшение качества воды, заморные явления, развитие анаэробных процессов, нарушение водобмена между литоралью и пелагиалью. Мелководья при 100%-ной зарастаемости теряют свое значение как нагульные площадки и не пригодны для нереста рыб [Мелководья Кременчугского водохранилища, 1979]. Такие же явления наблюдаются в Ивановском водохранилище, особенно в Шошинском плёсе, где в сплошных зарослях макрофитов зоопланктон беднее, чем в пелагических участках [Столбунова, Столбунов, 1980].

Значение заросших мелководий в общих продукционных возможностях водоема не однозначно. При резком увеличении зарастаемости мелководья нуждаются в организованном уходе и проведении мелиоративных работ.

Кормовая база рыб-бентофагов включает организмы зоо- и фитобентоса, детрит, а на ранних стадиях развития рыб — также и зоопланктон, но важнейшую составную часть их пищи представляют макробентические животные. Организмы микро- и мейозобентоса способны образовывать агрегации с плотностью до нескольких десятков граммов на квадратный метр, в этом случае их доступность повышается и они могут составлять заметную часть пищевого комка рыб, но количественные данные об этих организмах имеются только для небольшого числа водоемов.

В настоящем обзоре обобщаются литературные и собственные данные о так называемом кормовом бентосе, т. е. не учитываются крупные моллюски: дрейссена, униониды и т. п. Их роль в питании рыб изучена недостаточно, обычно отмечается слабое использование их запасов; кроме того, точность их учета очень низка.

В данной работе использованы литературные данные по бентосу 94 водохранилищ и собственные данные по Рыбинскому и Веселовскому водохранилищам. Для некоторых водохранилищ средние величины вычислены по опубликованным данным. Точность средних значений биомассы бентоса в литературе не указывается, но, по нашему мнению, ошибка репрезентативности дости-

гает нескольких десятков процентов [Баканов, 1979а]. Используются последние опубликованные данные за период, когда не наблюдалось резких изменений биомассы бентоса.

По площади водохранилища делятся на крупнейшие, очень крупные, средние, небольшие и малые [Авакян и др., 1979]. Из-за того что известно небольшое количество водохранилищ со средней площадью, некоторые группы пришлось объединить и разделить все водохранилища на три группы: крупные, площадью более 100 км<sup>2</sup>, средние — от 20 до 100 км<sup>2</sup>, малые — менее 20 км<sup>2</sup>. Мы приводим средние за вегетационный сезон (среднегодовые) биомассы бентоса только для крупных водохранилищ (табл. 2), а для средних и малых даем обобщенные статистические характеристики (табл. 3).

Средние за вегетационный сезон биомассы бентоса колеблются в различных водохранилищах в очень широких пределах, от долей грамма до 44,8 г/м<sup>2</sup> в Дубоссарском водохранилище [Владимиров, Тодераш, 1980]. Водоохранилищ с высокой средней биомассой немного, 68% имеют биомассу менее 5 г/м<sup>2</sup>, распределение водохранилищ по величинам средних биомасс соответствует отрицательному биномиальному закону. По этому же закону, как правило, распределяется бентос по акватории водоема. Это подтверждает, что существует один или несколько факторов, влияние которых на развитие бентоса значительно сильнее, чем всех прочих.

В табл. 3 характеристики крупных водохранилищ рассчитаны без учета Цимлянского водохранилища, так как биомасса бентоса в нем столь сильно отличается от средней для этой группы, что с точки зрения статистики оно не принадлежит к этой генеральной совокупности; если же учесть его бентос, то среднее значение для крупных водохранилищ будет равно 5,7 г/м<sup>2</sup>. Водоохранилища каж-

ТАБЛИЦА 2. Биомасса бентоса крупных водохранилищ СССР, г/м<sup>2</sup>

Водоохранилище	Био-масса	Водоохрани-лище	Био-масса	Водоохрани-лище	Био-масса	Водоохрани-лище	Био-масса
Цимлянское	41,9	Аргазинское	4,2	Куйбышев-ское	6,2	Водлозер-ское	2,6
Иркутское	14,5	Новосибир-ское	4,1	Веселовское	6,1	Кайракум-ское	2,2
Запорожское	11,8	Горьковское	4,0	Ириклинское	5,8	Вилейское	2,1
Киевское	11,2	Капчагайское	4,0	Рыбинское	5,8	Имандров-ское	1,1
Пролетар-ское	8,9	Череповец-кое	4,0	Каховское	5,6	Выгозерское	<1
Воткинское	6,9	Угличское	3,7	Братское	5,3	Ковдозер-ское	<1
Кременчуг-ское	6,9	Чардарьин-ское	3,7	Бухтармин-ское	4,6	Краснояр-ское	<1
Волгоград-ское	6,6	Саратовское	2,9	Усть-Илим-ское	4,6	Сандальское	<1
Мингечаур-ское	6,5	Чограйское	2,8	Иваньков-ское	4,5	Хантайское	<1
				Камское	4,3		

ТАБЛИЦА 3. Биомасса бентоса различных по площади водохранилищ, г/м<sup>2</sup>

Показатель	Все водохранилища	Крупные	Средние	Малые
Средняя арифметическая, $\bar{x}$	5,25	4,69	8,86	3,65
Среднеквадратичное отклонение, $\sigma$	7,82	3,22	13,83	5,06
Коэффициент вариации, CV	1,49	0,69	1,56	1,38
Асимметрия, A	3,38	1,03	1,57	3,28
Экссесс, э	12,01	1,08	0,92	11,03
Стандартная ошибка, $S_7$	+0,61	+0,74	+4,0	+0,58
	-0,54	-0,64	-2,76	-0,50
Средняя геометрическая, $S_r$	2,86	3,50	3,26	2,48
U	0,54	0,75	0,37	0,60
Параметр k ОБР	0,49	3,88	0,43	0,61
Количество водохранилищ	96	37	15	44

Примечание. U — показатель неоднородности структуры [Федоров, 1973], ОБР — отрицательное биномиальное распределение.

дой группы распределяются по биомассе бентоса также в соответствии с ОБР. Лишь для крупных водохранилищ одновременно подходит и нормальное распределение. Таким образом, совокупность крупных водохранилищ более однородна, чем малых и средних. Об этом же свидетельствуют величины показателя U: чем он ближе к 1, тем однороднее распределение.

При оценке водохранилищ с точки зрения интересов рыбного хозяйства широко применяется их классификация по средней биомассе кормового бентоса [Июффе, 1961]. Распределение водохранилищ приведено в табл. 4.

Свыше 60% малых водохранилищ относится к мало- и весьма малопродуктивным. Данные по средним водохранилищам менее точны, чем по другим группам, поскольку в выборке их всего 15.

Классификация водохранилищ по величине продукции, а не биомассы бентоса в настоящее время неосуществима, так как для большинства водоемов подобные расчеты проводились с использо-

ТАБЛИЦА 4. Распределение водохранилищ по уровню развития кормовой базы

Класс продуктивности	Биомасса бентоса, г/м <sup>2</sup>	% от числа водохранилищ		
		крупных	средних	мелких
Весьма высокопродуктивные	>12	5,4	20	4,5
Высокопродуктивные	6—12	24,3	0	4,5
Среднепродуктивные	3—6	37,9	26,7	29,5
Малопродуктивные	1,5—3	16,2	23,7	27,3
Весьма малопродуктивные	<1,5	16,2	26,7	34,2

панием известных в литературе Р/В-коэффициентов, что нивелирует специфику продукционного процесса в различных условиях и создает впечатление, что продукция бентоса прямо пропорциональна его биомассе [Алимов, 1982]. Кроме того, точность расчета продукции еще ниже, чем биомассы бентоса.

Прогнозы развития бентоса, составлявшиеся перед заливом водохранилищ, как правило, оказывались завышенными по следующим основным причинам: более медленные, чем ожидалось, темпы реформирования грунтов и заилиния водоемов, низкая усвояемость органического вещества торфяного происхождения, отрицательное влияние ветрового волнения, колебаний уровня, антропогенные воздействия и т. п.

Л. А. Кудерский [1977] разделил на три группы все факторы, влияющие на биопродуктивность водохранилищ.

1. Постоянно действующие факторы: увеличение акватории, уменьшение степени водообмена, изменение общей динамики водных масс, изменение термического и гидрохимического режимов.

2. Факторы длительного действия (но тем не менее ограниченные во времени или с длительными периодами изменения): реформирование береговой линии и грунтов, минерализация органических веществ затопленных почв и луговой растительности, исчезновение кустарников и лесов, исчезновение толщ торфа.

3. Переменные факторы: качество воды и уровенный режим.

О влиянии тех или иных факторов на развитие бентоса существуют различные мнения. Например, на основе изучения начальных стадий формирования бентоса Горьковского и Куйбышевского водохранилищ Ф. Д. Мордухай-Болтовской [1971, с. 126] совершенно определенно считал: «Нет никакой закономерной связи между количеством бентоса и характером затопленных почв и окружающего ландшафта...». Но многочисленные исследования показали, что обилие бентоса на затопленных лугах, лесах и кустарниках, песках, торфяниках значительно различается; даже после того как затопленные почвы покроются слоем ила, его химический состав в значительной степени зависит от подстилающих почв [Новиков, 1977].

Много водохранилищ создается в лесной зоне, причем при подготовке ложа леса вырубается на незначительной площади и, уходя под воду, сохраняются многие годы. Так, в Вилюйском водохранилище затопленными лесами покрыто 78,4% площади дна [Кириллов, 1977]. Ушедшие под воду деревья и кустарники заселяются дендрофильной фауной, биомасса которой в отдельных случаях может быть выше 10 г/м<sup>2</sup>. Доступность эпифауны для рыб зависит от многих факторов: видового состава беспозвоночных и рыб, достаточного количества корма вне зоны затопленных лесов, глубины нахождения затопленных деревьев и т. п. А. Г. Поддубный [1963] отмечал, что в Рыбинском водохранилище эпифауна слабо потребляется лещом, но хорошо — густерой, плотвой, окунем, ершом. Велика роль дендрофильных беспозвоночных в питании рыб малокормных водоемов Сибири [Вершинин, 1966а].

ТАБЛИЦА 5. Зарастаемость и биомасса бентоса некоторых водохранилищ

Водохранилище	Зарастаемость, %	Бентос, г/м <sup>2</sup>	Водохранилище	Зарастаемость, %	Бентос, г/м <sup>2</sup>
Киевское	32,0	11,2	Горьковское	1,4	4,0
Иваньковское	25,0	4,5	Рыбинское	1,3	5,8
Кременчугское	6,8	6,9	Волгоградское	0,9	6,6
Угличское	5,0	3,7	Саратовское	0,4	2,9
			Куйбышевское	0,1	6,2

Считается, что средняя биомасса бентоса в водохранилищах прямо коррелирует со степенью их зарастания [Мусатов, 1979]. Сравнивая зарастаемость в процентах от площади водохранилища [Корелякова, 1977; Волга и ее жизнь, 1978], мы не получили убедительных доказательств наличия такой зависимости (табл. 5). С точки зрения интересов рыбного хозяйства оптимальная площадь зарастания при умеренном развитии макрофитов должна составлять 5–10% площади водохранилища [Сухойван, 1971].

Зарастание водохранилищ связано с колебаниями их уровня, который редко бывает постоянным. Обычно разница уровней составляет несколько метров, иногда более 10 м. Например, в Красноярском водохранилище колебания уровня достигают 18 м. При этом может обнажаться площадь дна, составляющая свыше половины площади водохранилища, а некоторые малые ирригационные водохранилища могут полностью спускаться. Регулирование уровня может быть суточным, сезонным или многолетним. Сработка уровня чаще всего происходит в зимний или летне-осенний период. При этом образуется осушенная зона, которая частично обсыхает, а частично промерзает, если падение уровня происходит зимой подо льдом. При зимней сработке уровня ледовый покров ложится на дно и, примерзая к грунту, разрушает корневую систему макрофитов, может происходить «выпахивание ложа», губительно действующее на донную фауну [Померанцев, 1961]. В то же время осушение переносится животными хуже, чем промерзание, но при летней сработке уровня часть животных успевает уйти в неосушаемую зону. При повышении уровня воды бентосные организмы способны быстро заселять заливаемые площади, восстанавливая прежние показатели обилия [Гуныко, 1959; Константинов, 1969].

Большинство исследователей считают оптимальной летнюю сработку уровня. При этом ожидается, что осушенная зона зарастет травами и, уйдя затем под воду, обогатит водоем органическими веществами, т. е. проявится «эффект летования». В ряде случаев такой эффект действительно может иметь место, но во многих крупных водохранилищах, как, например, в Рыбинском, где грунты мелководий представлены в основном песками и наблюдается отрицательное влияние ветрового волнения, осушаемые мелководья почти не зарастают. Можно полагать, что значение мелководий в

продуктивности крупных водохранилищ невелико [Мордухай-Болтовской, 1958; Марголина, 1975; Денисова, Нехшина, 1981].

Мы пытались подсчитать коэффициент корреляции между биомассой бентоса крупных водохранилищ и колебаниями уровня в них, он оказался мал:  $r = -0,37 \pm 0,18$ . Но корреляционное отношение оказалось гораздо выше:  $\eta = 0,71 \pm 0,14$ , т. е. увеличение колебаний уровня отрицательно сказывается на развитии бентоса, но связь эта непрямолинейная.

На многих реках существует не одно, а цепь расположенных один за другим водохранилищ — каскад. Наиболее изучены волжский и днепровский каскады. В зависимости от положения водохранилища может быть головным или внутрикаскадным. Влияние положения в каскаде на развитие бентоса затруднительно выяснить путем непосредственного сравнения биомасс, поскольку Волга, Днепр и многие другие реки текут в меридиональном направлении и на развитии бентоса сказывается разница в их широтном положении. Мы подсчитали корреляцию между географической широтой 36 крупных водохранилищ, за которую принималась широта их средней части, и биомассой бентоса:  $r = -0,42 \pm 0,1$ ,  $\eta = 0,84 \pm 0,09$ . Следовательно, можно утверждать, что биомасса бентоса сильно зависит от широты водохранилища, но связь эта криволинейная: с продвижением к югу биомасса возрастает, в районе юга Европейской части России и Украины достигает максимума, затем снижается.

Обычно считается, что трофность головных водохранилищ должна быть выше, чем внутрикаскадных, поскольку первые получают больше аллохтонного органического вещества с водосборной площади. Однако в головном для волжского каскада Ивановском и в Куйбышевском (до залития Чебоксарского водохранилища его тоже можно рассматривать как головное) водохранилища биотический баланс положительный, т. е. аллохтонное органическое вещество не имеет большого значения. Для внутрикаскадных водохранилищ — Рыбинского, Саратовского и Волгоградского — биотический баланс отрицателен, что указывает на большую роль аллохтонного органического вещества [Пидгайко, 1978]. Мы не нашли достоверной корреляции между коэффициентом боковой приточности [Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1976] и биомассой бентоса в водохранилищах Волги. Например, в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах биомассы бентоса достоверно не различаются, а коэффициенты боковой приточности равны соответственно 122 и 22. Если исходить из признания большой роли аллохтонного органического вещества в экосистеме водохранилищ, то такая корреляция должна быть, но на таком ограниченном материале ее трудно выявить. Она также может маскироваться влиянием других факторов. В последнее время роль аллохтонного органического вещества в питании бентосных беспозвоночных не считается столь значительной, как ранее; показано, что продукция бентоса прямо пропорциональна первичной продукции водоема [Алимов, 1982].



Влияние отдельных факторов на экосистему водохранилища во многих случаях трудноуловимо не потому, что оно мало, а потому, что оно маскируется антропогенным влиянием на водоем. При попытке лимнологического районирования водохранилищ Верхней Волги обнаружено, что влияние этого нового фактора настолько велико, что определяет классификацию объектов в той же степени, в какой это делают естественные факторы [Кожара, Смирнов, 1974]. Антропогенное эвтрофирование, являющееся следствием поступления в водоем органического вещества и биогенных элементов, во многих случаях положительно сказывается на биомассе бентоса, причем в нем увеличивается доля олигохет. Например, в Воткинском водохранилище биомасса олигохет на отдельных станциях достигла 400—600 г/м<sup>2</sup>, причем олигохеты дают две генерации в год вместо одной [Громов, Губанова, 1975; Алексеевнина, Гореликова, 1979]. Братское водохранилище по глубинам и термическому режиму должно быть олиготрофным, но из-за антропогенного эвтрофирования стало мезотрофным. В нем интенсивно развиваются олигохеты, дающие на отдельных участках биомассу до 100 г/м<sup>2</sup> [Кожова, Томилов, 1973]. Экосистема Волги под влиянием антропогенных воздействий вышла из стадии относительного равновесия и вступила в фазу экзогенной сукцессии. Если в начале века река относилась к олигосапробной зоне, перед началом строительства водохранилищ — к олиго-β-мезосапробной, то в современных условиях зарегулированного стока она оценивается как β-мезосапробная с локальными α-мезосапробными участками [Кузьмин, 1981].

Водохранилища, как правило, — водоемы, имеющие сложную конфигурацию, характеризующиеся большим разнообразием грунтов, глубин, кислородного режима, содержания биогенов, словом, состоящие из большого количества разнообразных биотопов. Естественно, в этих условиях распределение бентоса не может быть равномерным. Незначительная вариабельность бентоса может иметь место или в малых водохранилищах типа прудов, где условия среды относительно гомогенны, или в некоторых водохранилищах, где биомасса бентоса составляет доли г/м<sup>2</sup>. В остальных случаях бентос распределяется агрегированно. Показатели агрегированности организмов в водохранилищах обычно выше, чем в озерах, например индекс пятнистости Ллойда [Lloyd, 1967] для весенней биомассы бентоса Рыбинского водохранилища равен 3,26, что выше, чем для биомассы бентоса Плещеева озера, где он равен 2,01. На первом этапе существования водохранилища агрегированность максимальная. По мере переработки затопленных почв и заиления водохранилища биотопы все более нивелируются, поэтому бентос распределяется равномернее. По данным С. М. Ляхова [1974], мы подсчитали показатель неоднородности структуры сообществ  $U$  для Куйбышевского водохранилища. В среднем за 1958—1965 гг. для залитой поймы его величина равнялась 0,399, для русла Волги — 0,671. За 1966—1971 гг. эти показатели были соответственно 0,555 и 0,786. Следовательно, агрегированность бен-

тоса на пойме выше, чем на русле, по мере старения водохранилища она уменьшается (величина  $U$  приближается к 1).

Крупномасштабная неоднородность распределения (макроагрегированность) бентоса связана в первую очередь с характером грунтов. Приводим биомассы бентоса (в г/м<sup>2</sup>) на различных грунтах Рыбинского водохранилища (табл. 6) [Баканов, Митропольский, 1982].

Биомассы бентоса на однотипных грунтах в разных участках водоема могут также довольно сильно различаться (табл. 7).

В большинстве крупных водохранилищ биомасса бентоса в бывшем русле реки выше, чем на затопленной суше (исключая период заполнения водохранилища). Обычно здесь доминируют олигохеты, на пойменных участках чаще доминируют хирономиды. В плохих кислородных условиях бентос профундали может быть развит очень слабо: например, в Нурекском водохранилище глубины от 10–15 до 120 м лишены организмов [Ахроров, 1976]. Даже если на больших глубинах бентос достаточно богат, он слабо используется рыбами. Это отмечено для сибирских и Мингечаурского водохранилищ.

При рассмотрении распределения бентоса по продольной оси водохранилища часто бросается в глаза уменьшение его биомассы по мере продвижения от верховьев к плотине. Это явление, названное «отрицательным градиентом трофии», проявляется, например, в Куйбышевском водохранилище [Андросова и др., 1981], Братском, Красноярском и др. Оно объясняется аккумуляцией органических веществ и биогенов, поступающих с речным стоком, в верхнем плёсе водохранилища. Во многих водохранилищах градиент обратный, например в Запорожском, Саратовском, Бердянском. В некоторых водохранилищах максимально развит бентос в средней части, например в Кегумском. Иногда в различные сезоны года положение максимума меняется, для разных таксонов наибольшие биомассы могут быть в разных участках водохранилища. В Рыбинском водохранилище биомасса бентоса падает от речных плёсов к центру водоема.

На обилие и распределение по акватории гетеротопных организмов, в первую очередь хирономид, сильное влияние оказывает состояние воздуха (температура и сила ветра) в момент вылета насекомых из водоема и откладки яиц. Низкие температуры и сильные ветры препятствуют роению комаров. Яйцевые кладки и личинки планктонной стадии могут сноситься ветром и течениями к одному берегу, образуя высокие концентрации в ограниченном районе.

Как было показано, средняя биомасса бентоса в водохранилищах имеет высокую корреляцию с географической широтой, которая в значительной степени определяет комплекс природных условий, характерных для той или иной климатической зоны. Рассмотренные нами крупные водохранилища можно отнести к шести различным регионам. Каждый из них характеризуется некоторыми особенностями развития бентоса (рис. 5, табл. 8).

ТАБЛИЦА 6. Биомасса бентоса на разных грунтах Рыбинского водохранилища

Грунт	1952—1968 гг.	1970—1978 гг.
Главный плёс		
Торфянистый ил	2,8	2,5
Размытая почва	0,9	2,3
Песок	0,4	2,1
Переходный ил	4,7	10,1
Речные плёсы		
Серый ил	9,6	19,5
Песчанистый серый ил	4,1	8,7

ТАБЛИЦА 7. Биомасса бентоса на серых илах Рыбинского водохранилища май 1978 г.)

Плёс	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Шекснинский	12,3	22,4	37,3
Моложский	11,5	7,8	19,4
Волжский	8,6	8,6	17,9
Главный	7,3	6,3	14,6
В среднем	9,5	11,4	22,2

ТАБЛИЦА 8. Биомасса бентоса водохранилищ различных регионов, г/м<sup>2</sup>

Регион	$\bar{x}$	$\sigma$	$S_{\bar{x}}$	$cv$
Поводжье (с Камой)	4,9	1,37	0,43	0,28
Украина	8,9	3,09	1,54	0,35
Сибирь	2,9	2,06	0,92	0,72
Карелия, Кольский полуостров	1,0	0,87	0,39	0,87
Казахстан, Средняя Азия	3,2	1,3	0,65	0,40
Кавказ, Предкавказье	6,1	2,51	1,26	0,41

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 3

Иркутское и Чограйское водохранилища, как значительно отличающиеся от средних для соответствующих регионов показателей, в табл. 8 не включены. Расчеты не проводились также для региона Прибалтики и Белоруссии из-за отсутствия данных. Наиболее изучены равнинные водохранилища волжско-днепровского класса, лежащие в зоне среднеминерализованных вод дерново-подзолистых почв и в зоне черноземных и частью каштановых почв

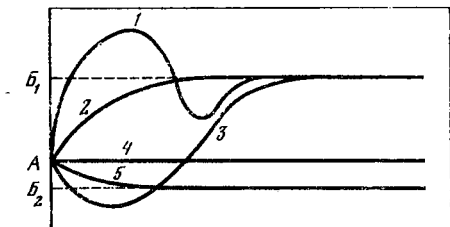
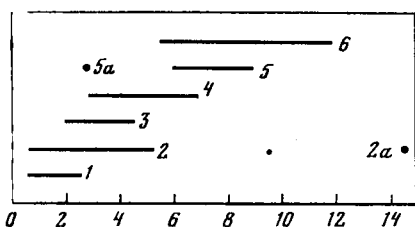


РИС. 5. Пределы изменения биомассы бентоса в водохранилищах различных регионов

По горизонтальной оси — биомасса, г/м<sup>2</sup>

1 — Карелия и Кольский полуостров; 2 — Сибирь; 3 — Казахстан и Средняя Азия; 4 — волжский каскад; 5 — Кавказ и Предкавказье; 6 — Украина; 2а — Иркутское водохранилище; 5а — Чограйское водохранилище

РИС. 6. Типы формирования бентоса в водохранилищах

По оси абсцисс — время, по оси ординат — биомасса

A — исходный уровень; B<sub>1</sub> и B<sub>2</sub> — новые уровни; 1–5 — номера различных типов формирования

[Баранов, 1961]. Для них характерны богатые биофонды организмов, сильное влияние водосборной площади (для лесной зоны). Несмотря на огромную протяженность волжского каскада от Череповецкого до Волгоградского водохранилища, биомассы бентоса незначительно отклоняются от средней для каскада, коэффициент вариации мал — 0,28. В днепровских водохранилищах выше концентрация биогенов, более благоприятен климатический режим, выше продукция фитопланктона, выше Р/В-коэффициенты. Все это приводит к более высокой продуктивности бентоса по сравнению с волжским каскадом.

Превращение участков рек при создании плотины в водоемы замедленного стока приводит к резкому качественному и количественному изменениям фауны и флоры. Улучшаются условия обитания большинства компонентов бактерио-, фито- и зоопланктона, усиливаются биопродукционные процессы, повышается трофность водоема, словом, наблюдается явление, названное П. Л. Пирожниковым [1971] биопродукционным эффектом подпора рек, приводящее в конечном счете к увеличению выхода рыбной продукции. В бентосе уменьшается число видов, выпадают экологические группировки литореофилов, аргиллореофилов и псаммореофилов, частично сохраняющиеся лишь в верхних речных участках, доминирующими становятся пело- и псаммолимнофилы, в случае развития макрофитов — также фитофилы. Огромную роль в формировании населения водохранилищ В. И. Жадин [1947] придавал «биоэкологической обеспеченности», т. е. наличию организмов из среды исторически сложившейся в данном регионе фауны и флоры, которые способны по своим экологическим свойствам жить и размножаться во вновь созданном водоеме.

В формировании бентоса водохранилищ можно выделить три стадии, совпадающие с тремя фазами формирования биогидрохимического режима, выделенными И. В. Барановым [1961]: I — фаза вспышки трофии, II — фаза трофической депрессии, III — фаза постепенного повышения трофии. И. В. Баранов правильно описал особенности формирования фауны разных типов водохранилищ различных зон. Кроме того, его исследования позволяют предсказывать продолжительность отдельных фаз и время их наступления. Например, фаза повышения трофии для Рыбинского водохранилища ожидалась им через 30—35 лет после заполнения. Действительно, с начала 70-х годов отмечено повышение биомассы бентоса в этом водоеме (см. табл. 6).

Формирование бентоса может рассматриваться как переходный процесс из одного относительно стационарного состояния в другое, который может идти несколькими путями. Действительно, в различных водохранилищах можно найти всевозможные реализации этого процесса (рис. 6).

Первый — «классический» — тип с мотылевой стадией, характерный для многих крупных равнинных водохранилищ, описан Ф. Д. Мордухай-Болтовским [1958—1961а, б] на примере Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. При этом заливаются обширные площади поймы, заросшие растительностью, способной давать большое количество легкоусвояемого детрита. По второму типу происходил процесс формирования бентоса в Чарвакском, Воткинском и Дубоссарском водохранилищах. В Орто-Токийском водохранилище биомасса бентоса оставалась практически такой же, как в реке до залития (четвертый тип формирования). В Арпиличском, Бердянском, Братском и Иркутском водохранилищах бентос ниже, чем был в реке — пятый тип формирования. В результате естественной сукцессии экосистем или антропогенного эвтрофирования некоторые из этих водохранилищ могут в дальнейшем значительно повысить биомассу бентоса, перейдя, таким образом, в третий тип формирования.

Достижение бентосом относительно стационарного состояния зависит от скорости образования в водохранилище устойчивого грунтового комплекса. На это может потребоваться много десятков лет. Например, в Рыбинском водохранилище и после 30 лет его существования продолжается существенная перестройка грунтового комплекса [Буторин и др., 1975]. Бентосу свойственны естественные флуктуации среднегодовой биомассы, при которых она в 1,5—2 раза больше или меньше среднеголетней. В озерах часто отмечаются циклические колебания биомассы бентоса, связанные с многолетними циклами изменения климата. В водохранилищах подобные циклы пока не обнаружены, что связано как с отсутствием достаточно длинных рядов наблюдений, так и с тем, что экосистема водохранилищ подвержена более быстрой сукцессии, чем озер. Из всех водохранилищ только для Цимлянского имеются данные за каждый год начиная с момента заполнения об изменении среднелетней биомассы бентоса, собранные по единой методике и по-

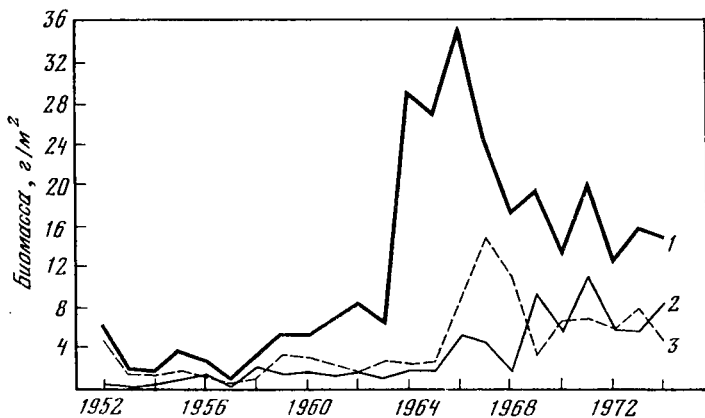


РИС. 7. Динамика среднелетней биомассы бентоса Цимлянского водохранилища

По оси абсцисс — годы, по оси ординат — биомасса, г/м<sup>2</sup>  
 1 — кормовой бентос в целом; 2 — олигохеты; 3 — хирономиды

этому пригодные для сравнения [Мирошниченко, 1974, 1979] (рис. 7). Видно, что в 1964 г. произошло значительное увеличение биомассы бентоса за счет ракообразных, затем возросло обилие и других организмов. В 1972 г. произошло новое значительное увеличение среднегодовой биомассы (на графике среднелетней биомассы оно не видно). В 1973 г. она достигла 35,3 г/м<sup>2</sup>, а в 1974 г. — 59,6 г/м<sup>2</sup>. В ряде случаев увеличение биомассы бентоса связано с успешной акклиматизацией кормовых организмов.

Вопрос о связи между состоянием популяции рыб и уровнем развития кормовой базы весьма сложен. В. В. Бульон, Г. Г. Винберг [1981] подсчитали, что вылов рыбы прямо пропорционален величине первичной продукции и составляет в озерах и водохранилищах 0,1—0,3% от нее. В то же время А. Ф. Алимов [1982] нашел, что биомасса бентоса прямо пропорциональна первичной продукции. Следовательно, вылов рыбы должен быть прямо пропорционален биомассе бентоса. Взяв данные о вылове рыбы в 29 водохранилищах [Ковалева, 1972], мы обнаружили, что в половине водоемов отношение уловов к биомассе бентоса равняется 0,1—0,2, но в целом корреляция между этими величинами невысокая:  $r = +0,43 \pm 0,18$ ,  $\eta = 0,46 \pm 0,18$ . При моделировании экосистемы Рыбинского водохранилища получен коэффициент связи между рыбами-бентофагами и бентосом 0,37 [Меншуткин, Сорокин, 1975]. Проведенные нами совместно с Т. С. Житеновой исследования на Рыбинском водохранилище показали, что корреляция между показателями питания леща и биомассой бентоса средняя равна +0,46. Мы считаем, что в большинстве водохранилищ средней полосы России и Украины кормовая база не является фактором, серьезно лимитирующим продуктивность ихтиоценоза.

Большой материал, посвященный изучению влияния рыб на кормовую базу, несмотря на его недостаточную точность, все же позволяет сделать вывод о том, что в крупных естественных водоемах имеются определенные резервы повышения рыбопродуктивности за счет более полного использования естественной кормовой базы [Поддубный, Баканов, 1980].

## ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Фортунатов М. А., Шаранов В. А. Классификация и типология водохранилищ.— В кн.: Водохранилища мира. М.: Наука, 1979, с. 63—83.
- Алексеевнина М. С., Гореликова Н. М. Формирование донных биоценозов в условиях повышенной трофности: (На примере Воткинского водохранилища).— В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979, вып. 1, с. 138—139.
- Алимов А. Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР.— Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 2, с. 7—18.
- Андросова Е. Я., Иватин А. В., Ляхов С. М. и др. Об отрицательном градиенте трофии продольной оси Куйбышевского водохранилища.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 4, с. 82—83.
- Ахроров Ф. Материалы к формированию макрозообентоса Нурекского водохранилища.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства Средней Азии и Казахстана. Душанбе: Дониш, 1976, с. 41—43.
- Баканов А. И. О планировании бентосных съемок/М., 1979а, 16 с. Рукопись деп. в ВИНТИ, 1979, № 1596—79 Деп.
- Баканов А. И. О репрезентативности данных по кормовой базе рыб-бентофагов.— Всп. ихтиологии, 1979б, т. 19, вып. 6, с. 1133—1136.
- Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища в 1941—1978 гг.— В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Валтийской и Северодвинской водных систем. Л.: Наука, 1982, с. 211—228.
- Бакастов С. С. Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища.— В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 42—57.
- Баранов И. В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 279—322.
- Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов.— В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 5—10.
- Буторин Н. В., Зиминова Н. А., Курдин В. П. Закономерности формирования грунтового комплекса верхневолжских водохранилищ.— В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по проблеме комплекс. использования и охраны вод. ресурсов бассейна Волги. Пермь, 1975, вып. 1, с. 187—189.
- Вершинин Н. В. Формирование кормовых ресурсов и ихтиофауны водохранилищ Сибири.— В кн.: Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири. Иркутск, 1966а, с. 131—132.
- Вершинин Н. В. Эпифауна затопленной древесины и ее роль в формировании кормовых ресурсов рыб Братского водохранилища.— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алмата: Наука, 1966б, с. 326—329.
- Владимиров М. З., Тодераш И. К. Эффективность использования рыбами продукции зообентоса в Дубоссарском водохранилище.— В кн.: Биогидроресурсы бассейна Днестра, их охрана и рациональное использование. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 152—159.
- Водохранилища мира. М.: Наука, 1979. 280 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Вышкова В. П. О прогнозировании развития зоопланктона Волгоградского водохранилища по многолетним данным.— Зоол. журн., 1977, т. 56, № 6, с. 945—948.

- Гайдаш Ю. К., Дыга А. К.* Промышленные стоки Приднепровья и их влияние на зоопланктон и зообентос водохранилищ днепровского каскада.— В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. II съезда ВГБО. Кишинев, 1970, с. 75—76.
- Галинский В. Л.* Формирование зоопланктона Днепродзержинского и Днепровского водохранилищ в условиях каскада и биология его массовых видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1968. 15 с.
- Гаумига Р. Я.* Биологические ресурсы даугавских водохранилищ и пути их рыбохозяйственного освоения.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 2, с. 23—24.
- Гольд З. Г., Лысова Г. А., Русанова Л. А.* и др. Состав и структура биоценозов Красновярского водохранилища в зоне поступления и распространения загрязнений.— В кн.: III съезд ВГБО: Тез. докл. Рига, 1976, т. 2, с. 6—9.
- Горбатенький Г. Г., Бызгу С. Е., Кожухарь И. Ф.* Процессы загрязнения и самоочищения Дубоссарского водохранилища и их влияние на качество воды.— В кн.: III съезд ВГБО: Тез. докл. Рига, 1976, т. 2, с. 9—11.
- Громов В. В., Губанова И. Ф.* Состояние донной фауны Камского водохранилища в 1970 и 1972 годах.— В кн.: Биологические ресурсы камских водохранилищ. Пермь, 1975, вып. 1, с. 137—142.
- Денисова А. И., Нахшина Е. П.* Основные направления в изучении круговорота биоэлементов в днепровских водохранилищах.— Гидробиол. журн., 1981, т. 17, № 2, с. 114—115.
- Дзюбан Н. А.* Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги.— Вод. ресурсы 1977, № 3, с. 28—35.
- Дзюбан Н. А., Дзюбан М. Н.* Зоопланктон Волги до образования каскада водохранилищ.— В кн.: Биопродукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 82—89.
- Дзюбан Н. А., Кузнецова С. П.* Основные этапы формирования зоопланктона Саратовского водохранилища. 1975, с. 32—38.
- Дубовская О. П., Гольд З. Г.* Гидробиологический режим и качество воды Саяно-Шушенского водохранилища.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. 1981, т. 3, с. 20—22.
- Жадин В. И.* Закономерности массового развития жизни в водохранилищах.— Зоол. журн., 1947, т. 26, вып. 5, с. 403—414.
- Зозуля С. С.* Об образовании агрегации у *Cyathotrepes longimanus* (Leydig).— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1979, № 30, с. 52—55.
- Иоффе Ц. И.* Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 341—381.
- Иоффе Ц. И.* Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных. Л.: Наука, 1974, 226 с.
- Каховское водохранилище. Киев: Наук. думка, 1964, с. 60—111.
- Киевское водохранилище. Киев: Наук. думка, 1972, с. 308—402.
- Кириллов Ф. Н.* Рыбохозяйственное освоение Вилюйского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири. Л., 1977, с. 24—36.
- Ковалева М. П.* Уловы и рыбопродуктивность водохранилищ СССР.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1972, № 11, с. 38—46.
- Кожжара В. Л., Смирнов Н. П.* Лимнологическое районирование Верхней Волги в гидрохимическом аспекте.— В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л.: Наука, 1974, с. 206—225.
- Кожова О. М.* Фитопланктон и его продукция как показатели типологических особенностей ангарских водохранилищ.— В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. II съезда ВГБО. Кишинев, 1970, с. 178.
- Кожова О. М., Томилов А. А.* Гидробиология Братского водохранилища в связи с возможностями его использования.— В кн.: Комплексные исследования водохранилищ. М.: Наука, 1973, вып. 2, с. 214—221.
- Константинов А. С.* О путях заселения бентосными организмами вновь заливаемых площадей.— В кн.: Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов, 1969, с. 5—13.
- Корелякова И. Л.* Краткая характеристика мелководий и их растительного покро-



ва в Кременчугском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 2, с. 12—17.

- Корелякова И. Л.* Высшая водная растительность.— В кн.: Водохранилища мира. М.: Наука, 1977, с. 151—158.
- Кортунова Г. А., Антонова Е. Л.* Продукция зоопланктона мелководной зоны Камского водохранилища и ее использование молодью рыб.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 4. с. 32—34.
- Круглова В. М.* Веселовское водохранилище. Ростов н/Д, 1962. 116 с.
- Круглова В. М.* Пролетарское водохранилище. 1972. 180 с.
- Кудерский Л. А.* Влияние гидростроительства на рыбное хозяйство.— В кн.: Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири. Л., 1977, с. 4—16.
- Кузьмин Г. В.* Структура планктонных фитоценозов как показатель направленности экологической сукцессии водохранилищ.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1981, ч. 1. с. 123—125.
- Курдин В. П.* Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища.— В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, 1976, с. 23—42.
- Лапицкий И. И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяции рыб в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния НИОРХ, 1970, т. 4, с. 60—65.
- Лещева Е. И.* Влияние химического загрязнения на гидрофауну Карагандинского водохранилища.— В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. II съезда ВГБО. Кишинев, 1976, с. 219—220.
- Лиходеева Н. Ф.* Зоопланктон Мингечаурского водохранилища.— В кн.: Биология Мингечаурского водохранилища. 1967, с. 111—125.
- Луферова Л. А.* Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища: Автореф. дис. . . канд. биол. наук, 1964. 19 с.
- Ляхов С. М.* Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 4, с. 21—23.
- Ляхов С. М., Мордохай-Болговской Ф. Д.* Состояние бентоса волжских водохранилищ и определяющие его факторы.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 112—118.
- Мамаева Н. В.* К вопросу о значении инфузорий в жизни мелководной зоны Рыбинского водохранилища.— В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, 1976, с. 162—170.
- Марголина Г. Л.* Роль бактерий в продуктивности прибрежной зоны Рыбинского водохранилища.— В кн.: Изучение и охрана водных ресурсов. М.: Наука, 1975, с. 63.
- Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1979.
- Меншуткин В. В., Сорокин Ю. И.* Модельное исследование экосистемы Рыбинского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1975, № 27, с. 63—66.
- Миловидов В. П., Миловидова Р. Ф., Махотина М. К.* Первые этапы формирования зоопланктона и зообентоса Нижнекамского водохранилища.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 4. с. 137—139.
- Мирошниченко М. П.* Многолетняя динамика и продукция зообентоса Цимлянского водохранилища.— В кн.: Динамика биопродукционного процесса Цимлянского водохранилища. Волгоград: Нижневолж. кн. изд-во, 1974, с. 304—325.
- Мирошниченко М. П.* Состояние и степень использования донных кормовых ресурсов рыбами-бентофагами Цимлянского водохранилища.
- Монаков А. В., Семенова Л. М.* Горизонтальное распределение зоопланктона по данным синхронных съемок.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 12(15).
- Мордохай-Болговской Ф. Д.* К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок АН СССР, 1958, вып. 3, с. 7—19.
- Мордохай-Болговской Ф. Д.* Особенности процесса первоначального формирования бентоса в волжских водохранилищах.— В кн.: Тр. Всесоюз. совещ. по биол. основам рыбохоз. освоения водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961а, с. 123—127.
- Мордохай-Болговской Ф. Д.* Процессы формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1961б, вып. 4(7), с. 155—173.

- Мордухай-Болтовск Ф. Д., Гунько А. Ф.* Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 73—84.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Бентос крупных водохранилищ на Волге.— В кн.: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 123—127.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвин. заповедника, 1974, вып. 12, с. 158—166.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Монаков А. В.* Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1963, вып. 6(9).
- Мусатов А. П.* Зообентос.— В кн.: Водохранилища мира. М.: Наука, 1979, с. 165—173.
- Мухамедиев А. М.* Некоторые закономерности процесса формирования экосистем в водохранилищах Средней Азии.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 4, с. 193—194.
- Никишина Е. Ф., Збарах Т. И., Голубева Г. В.* Малые водохранилища Ярославской области и их рыбохозяйственное использование.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 2, с. 70—71.
- Николаев И. И.* К теории экологического прогнозирования лимнических экосистем.— Вод. ресурсы, 1980, № 5, с. 100—109.
- Новиков Б. И.* Влияние затопленных почв на химический состав донных отложений водохранилищ.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1977, № 5.
- Петрова М. А.* Биология массовых видов и продукция зоопланктона Горьковского водохранилища.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1968. 15 с.
- Печюлене О. Т., Айдуконене Б. Н.* Бактериопланктон и зоопланктон Каунасского водохранилища.— В кн.: III съезд ВГБО: Тез. докл. Рига, 1976, т. 3, с. 167—170.
- Пидгайко М. Л.* Биологическая продуктивность водохранилищ волжского каскада.— В кн.: Водохранилища волжско-камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л., 1978, с. 45—59.
- Пирожников П. Л.* Биопродукционный эффект подпора крупных рек и его рыбохозяйственное значение.— В кн.: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 193—208.
- Поддубный А. Г.* О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ.— В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 184—194.
- Поддубный А. Г., Баканов А. И.* О количественной оценке выедания бентоса рыбами.— Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 6, с. 888—896.
- Померанцев Г. П.* Специфичность условий формирования рыбопродуктивности Камского водохранилища.— В кн.: Камское водохранилище как рыбохозяйственный водоем. Свердловск, 1961, с. 8—37.
- Примаиченко А. Ф., Гусынская С. Л., Михайленко Л. Е.* и др. Пелагические биоценозы днепровских водохранилищ: (Структура, распределение, трофические связи).— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл., 1981, т. 4, с. 148—149.
- Пушкин Ю. А., Зиньвев Е. А.* Антропогенное воздействие на состояние сырьевой базы камских водохранилищ и рыбное хозяйство.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 2, с. 79.
- Ривьер И. К.* Зоопланктон.— В кн.: Ивановское водохранилище. 1978.
- Ривьер И. К.* Структура популяций *Cyclops kolensis* и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1980, т. 44(47), с. 46—57.
- Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинников И. К.* Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1982, вып. 45(48), с. 69—87.
- Семенова Л. М.* О вертикальном распределении и суточных миграциях *Bosmina coregoni* Vaird в Рыбинском водохранилище.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1971, т. 22(25).
- Столбунова В. Н.* Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—1974 гг.— В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, 1976, с. 170—208.
- Столбунова В. Н., Столбунов А. К.* Природный комплекс литорали водохранилища и его влияние на пелагиаль: (На примере бактерио- и зоопланктона Ивановского водохранилища).— Гидробиол. журн., 1980, т. 16, вып. 1, с. 10.

- Студеникина Б. И., Богучарскова Г. И., Коробкина Н. П., Толстик Г. Г. Современное состояние кормовых ресурсов Пролетарского водохранилища и его возможная рыбопродуктивность.— В кн.: IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981, т. 2, с. 97—98.
- Сухойван П. Г. Значение мелководной зоны равнинных водохранилищ для естественного воспроизводства их рыбных запасов.— В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1971, с. 62—63.
- Тимохина А. Ф. Динамика численности и продукция популяций массовых видов циклопов в верхней части Саратовского водохранилища.— Науч. докл. высш. шк., 1978, № 5, с. 41—46.
- Федоров В. Д. Новый показатель неоднородности структуры сообщества.— Вестн. МГУ. Биология, почвоведение, 1973, № 2, с. 94—96.
- Францев А. В. О некоторых путях воздействия на жизнь пресных водоемов.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 11, с. 323—330.
- Червинская Т. В. Зоопланктон Красноярского водохранилища.— В кн.: Биологические исследования Красноярского водохранилища, 1975, с. 132—137.
- Чуприна Л. И. Зоопланктон водоемов системы Амубухарского канала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1972. 22 с.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги.— В кн.: Волга-2. 1974, с. 24—28.
- Lloyd M. Mean corwding.— J. Anim. Ecol., 1967, vol. 36, N 1, p. 1—30.
- Mordukhai-Boltovskoi F. D. Composition and distribution of Caspian fauna in the light of modern data.— Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1979, Bd. 64, N 1, S. 1—38.

УДК 556.55 : 597—153

## ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РЫБ В ВОДОЕМАХ С ЗАРЕГУЛИРОВАННЫМ СТОКОМ

Т. С. ЖИТЕНЕВА, М. Н. ИВАНОВА, С. Н. ПОЛОВКОВА

В настоящее время в литературе имеется значительное количество данных о питании рыб в водохранилищах волжского, днепровского и других каскадов. Одни из них характеризуют качественный состав пищи и ее количество в относительных показателях (индексах), другие основаны на расчетах рационов рыб по эмпирическим показателям из естественных условий или только с применением балансового равенства. Последнее служит основанием для оценки использования кормовых ресурсов водохранилищ и определения их резервов. Баланс энергии рассчитан для Цимлянского [Лапицкий, 1974], Волгоградского [Небольсина, 1980], Саратовского [Яковлева, 1980; Ермолин, 1980], Киевского [Владимирова и др., 1972] и других водохранилищ.

Общим для исследования питания рыб в водохранилищах является отсутствие систематичности и некоторое отставание от других направлений, связанных с изучением биологических процессов в водоемах.

Это отчасти объясняется трудоемкостью и сложностью изучения питания рыб в водохранилищах. Во-первых, питание не остается постоянным в течение существования водохранилища; оно, как правило, различно в отдельных плесах, меняется в течение сезонов и отдельных лет нагула, неодинаково у рыб разных возрастных групп и т. д. Эти особенности отражаются на результатах ис-

следования питания рыб. Отсутствует единообразие и при описании результатов исследований. Это затрудняет обобщение данных.

Для морфологии долинных водохранилищ равнин европейской части СССР характерны сравнительно узкая прибрежная зона, широкая пойма (глубина до 7—10 м) и относительно неширокие русловые участки затопленных рек.

Основные промысловые рыбы водохранилищ (лещ, сазан, плотва, стерлядь, синец, судак и др.) волжского, днепровского и других каскадов в течение жизненного цикла используют указанные районы как кормовые угодья.

Однако непостоянство гидрологических параметров водоемов, огромное антропогенное воздействие вызывают существенные изменения в гидрологическом и биологическом режимах водохранилищ, которые отражаются на условиях распределения и питания рыб. Эти изменения неодинаково влияют на различные экологические группы рыб.

Внимание широкого круга исследователей привлекают в последние годы вопросы обеспеченности пищей рыб и других гидробионтов. Первоначально этот термин, введенный Г. В. Никольским [1949] и дополненный Г. С. Карзинкиным [1952], трактовался как «удовлетворение потребностей питающегося организма». Существующая обширная литература по этому вопросу свидетельствует прежде всего о сложности и многогранности проблемы [Желтенкова, 1964; Дадикян, 1967; и др.]. Оценка обеспеченности пищей, как правило, ведется по косвенным показателям, таким, как численность популяции, темп линейного и весового роста, интенсивность жиронакопления, широта пищевого спектра, рацион, численность и биомасса кормовых организмов и др. [Яблонская, 1955; Дементьева, 1958; Николаев, 1961; Ивлев, 1977; Желтенкова, 1964, 1973; Заика, Островская, 1972, 1973]. Одни авторы при расчете показателей обеспеченности пищей не учитывали пищевых потребностей рыб [Дука, 1964; Синюкова, 1973], другие — показатели кормовой базы [Ивлев, Зонов, 1964].

Прежние представления о прямой количественной связи между кормовыми организмами и их потребителями, о кормовой базе сменились новыми. Н. С. Гаевская [1973], определяя основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб, отмечает, что прежние представления сменяются представлениями о кормовой базе как о сложном биологическом явлении, в котором животные потребляющие и организмы потребляемые связаны не простой количественной связью, но в первую очередь взаимно противоречивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптаций, исторически выработавшихся у каждой стороны.

Существенные положения при характеристике обеспеченности пищей — особенности распределения кормовых организмов, степень их концентрации, а также численность и структура популяции питающихся рыб.

## ПЛАНКТОФАГИ

Среди рыб группа планктофагов относительно бедна как по количеству видов, так и по значению в уловах, их относительная численность в водохранилищах разного типа и разных географических зон неодинакова. Относительное количество рыб-планктофагов и факультативных планктофагов выше в водохранилищах озерного и озерно-речного типов. Например, из водохранилищ волжского каскада доля синца в промысловых уловах в отдельные годы в Рыбинском водохранилище достигала 48% [Гордеев, Пермитин, 1968], тогда как до образования водохранилища из участка Верхней Волги он составлял менее 1% [Лукин, 1949]. После зарегулирования стока расширилось и видовое разнообразие планктофагов за счет вселенцев из Белого озера — корюшки и ряпушки. В Куйбышевском водохранилище в уловах встречается до 20% рыб-планктофагов; кроме того, достигла высокой численности тюлька, встречаются корюшка и ряпушка, которые не используются промыслом.

В речном Иваньковском водохранилище рыбы-планктофаги встречаются единично [Ильина, 1966], они не имеют значения и в других водоемах подобного типа.

Незначительна доля планктофагов в камских водохранилищах [Пушкин, 1975]. В то же время в озерах Европейского Севера роль рыб-планктофагов довольно значительна. Например, в Белом озере до зарегулирования стока они составляли 43%, в оз. Селигер — 30%, Ильмень — 40%, Псковско-Чудском озере — 30—40% уловов.

Увеличивается количество планктофага тюльки в водохранилищах днепровского каскада [Вятчина и др., 1976]. Так, в Каховском водохранилище тюлька в 1974 г. составила 67% от общего улова, в Кременчугском — 18,2%, в Днепродзержинском — 52%.

Существенна доля планктофагов (синец 6—7%) и факультативных планктофагов (чехонь 20—22%) в Цимлянском водохранилище [Лапицкий, 1961, 1967].

Слабо освоены планктофагами сибирские водохранилища. Кормовой зоопланктон пелагиали этих водохранилищ явно недоиспользуется [Тугаринская, Купчинская, 1977]. Свободна эта экологическая пища и в среднеазиатских водохранилищах [Кондур, 1975; Пардаев, 1980].

Только в некоторых водохранилищах Карелии и Европейского Севера, созданных на базе озер, роль рыб-планктофагов значительна. Ряпушка, корюшка и другие планктофаги составляют в них более половины уловов [Пирожников, 1972]. Это объясняется прежде всего тем, что в исходных озерах до поднятия в них уровня численность этих рыб была относительно высокой. В новых условиях существования, например, ряпушка Выгозерского и других водохранилищ характеризуется большими годовыми приростами длины и веса, чем в озерах до зарегулирования стока и существующих озерах той же климатической зоны. Это объясняется хорошей

обеспеченностью пищей и в целом лучшими условиями обитания [Вебер, Кулакова, 1972; Куликова, 1978].

Основные кормовые объекты пелагических планктофагов — наиболее многочисленные и распространенные в планктоне ветвистые и веслоногие ракообразные. Встречаются также коловратки, личинки хирономид и ручейников, моллюски, олигохеты, водоросли, макрофиты. Кроме того, в пище, например, корюшек и ряпушек обычна рыба. Состав пищи рыб одного вида в водохранилищах с различным гидрологическим режимом и на разных этапах их формирования однотипен. В частности, в пищевом ассортименте синца преобладают планктонные ракообразные, главным образом некрупные формы — *Bosmina*, *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Cyclops* и др. В пище корюшек наряду с перечисленными гидробионтами значительна роль *Leptodora*, *Bythotrephes*. Наиболее часто в пищевом комке тюльки встречаются массовые формы: *Chydorus*, *Bosmina*, *Daphnia*, *Acanthocyclops*, но главные кормовые объекты — крупные рачки *Heterosira*, *Leptodora*, *Daphnia*.

Изменение питания на протяжении всей жизни рыб подчиняется четкой закономерности: мелкие рачки в рационе заменяются более крупными. У близких по питанию рыб напряженность пищевых отношений в водохранилищах не наблюдается.

Высокая степень пищевого сходства у рыб может быть только в случаях массовой численности тех или иных кормовых беспозвоночных в водоеме, и корма им вполне достаточно.

При уменьшении численности кормовых организмов происходит расхождение состава доминирующих в пище кормовых организмов. В тех случаях, когда на биотопе могут создаваться повышенные концентрации потребителей одних и тех же кормовых организмов, наблюдается разобщенность отдельных видов на местах обитания [Небольсина, 1978; Коган, Зайцева, 1974; и др.].

Наши многолетние наблюдения показали, что если средние биомассы зоопланктона на продуктивных биотопах колеблются в 2—3 раза, то уловы рыб-планктофагов — в тысячи раз. В отдельные годы планктофаги составляют до 48% в уловах. Они имеют хороший темп роста и упитанность, и эти показатели не зависят от количества корма.

Все многообразие нагульных площадей водохранилищ из-за особенностей рельефа дна, течений и т. п. делится на два основных типа: продуктивные биотопы — зоны аккумуляции кормовых организмов, где происходит основной нагул рыб, и транзитные участки с ровным рельефом дна, где зоо- и фитопланктон не задерживается [Поддубный, 1971].

Установлено, что устойчивые скопления рыб-планктофагов образуются на участках первого типа. Эти скопления существуют на протяжении всего вегетационного периода и в разные годы независимо от погодных условий и численности поколений рыб. Они совершают лишь незначительные перемещения внутри биотопа, следуя за пятнами зоопланктона. Характерной особенностью биотопа является то, что численность кормового зоопланктона здесь в де-

сятки раз превышает средние значения для водохранилища в целом. Площадь подобных зон, где происходит основной откорм рыб, например в Рыбинском водохранилище, составляет лишь около 7%, но они дают основную рыбопродукцию.

На участках второго типа течения имеют прямолинейную направленность и вызывают постоянный снос планктона. Здесь обнаруживаются лишь одиночные стайки и особи рыб, перемещающиеся вместе с водной массой. Численность зоопланктона в отдельных точках транзитной зоны также значительно колеблется.

В водоемах с ровным рельефом дна, где нет сложных течений и постоянных зон аккумуляции кормовых организмов (Белое озеро), скопления рыб-планктофагов не придерживаются определенных биотопов, а перемещаются по акватории водоема в соответствии с круговыми движениями в нем водной массы.

Кормовые зоопланктоны тем интенсивнее используются потребителем, чем неравномернее они распределены и чем выше степень их агрегированности. Так, при агрегированном распределении *Cyclops* (индекс плотности по Ллойд [1967]  $C=13,21 \pm 2,52$ ) в рационе корюшек он составлял до 95%, а в планктоне — 30%; *Heteroscore* ( $C=5,2 \pm 0,79$ ) — соответственно 30 и 1,41%; *Chydorus* ( $C=3,38 \pm 0,07$ ) — 9,7 и около 2%. Гидробионты, распределение которых приближается к равномерному, в питании рыб играют незначительную роль. Это относится, например, к копеподитным стадиям веслоногих. В пище корюшек они составляли всего 2,6%, несмотря на то, что в планктоне их было 23,7%. О положительной роли неравномерного распределения кормовых гидробионтов и его влияния на темп роста, упитанность, плодовитость и другие показатели ряпушки указывают Бушман и др. [1977]. Ряпушка лучше растет в тех водоемах, где рачки распределены неравномерно, при одинаковых средних значениях биомассы зоопланктона.

Способность основных объектов питания образовывать агрегации неодинакова. Некоторые рачки образуют плотные скопления даже при низких значениях их численности (*Cyclops*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*). Степень агрегированности рачков изменяется в зависимости от структуры популяции и от их численности. Не образуют агрегаций *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia*, *Eudiaptomus* [Вьюшкова, 1972; Мордухай-Болтовской, Столбунова, 1982].

Благодаря агрегированности рачков на местах нагула даже в малокормном Рыбинском водохранилище наблюдаются кормовые пятна с биомассами до 20—38 г/м<sup>3</sup>, полностью удовлетворяющие пищевые потребности рыб. При оценке обеспеченности пищей, продукционных возможностей экосистемы нельзя пользоваться средними величинами. Необходим детальный анализ условий обитания в тех или иных водоемах.

Определением величин потребления водных беспозвоночных рыбами начали заниматься уже давно [Allen, 1945, 1951; Gerking, 1954, 1964; Mann, 1969; и др.]. Это имеет большое значение, так как позволяет судить о величине продукции популяции того или

инного вида, которая идет на удовлетворение пищевых потребностей организмов следующего трофического звена и дает представление о том, насколько эффективно она ими используется. Приводятся самые различные величины выедания беспозвоночных. И. Л. Пирожников [1954] полагает, что продукция зоопланктона используется на 60—65%, Я. Я. Цееб [1966]—80%; для прудов приводятся величины потребления беспозвоночных 90—98% [Брагинский, цит. по: Цееб, 1967]. Продукция бентопланктона используется рыбами на 50% [Цееб, 1967], продукция бентоса — на 40% [Воробьев, 1949]. Определением продукции беспозвоночных, идущей на удовлетворение пищевых потребностей рыб на рыбоводных прудах, занимались В. П. Ляхнович [1961], Г. Г. Винберг, В. П. Ляхнович [1965], Л. П. Максимова [1961], С. А. Кражан и др. [1977], Е. А. Кузнецов [1980], Соорег [1973] и др.

Оказалось, что даже интенсивное выедание рыбами в естественных водоемах может лишь в незначительной степени сказываться на величинах численности и биомассы беспозвоночных и их продукция (до тех пор, пока элиминация их не превышает воспроизводства) возрастает тем более, чем интенсивнее данная популяция выедается хищниками. Л. П. Максимова [1961] приводит довольно значительные средние величины потребления беспозвоночных сеголетками карпа в прудах, выраженные в процентах от средней биомассы, но в то же время в одном из них, где молодь карпа отсутствовала и, следовательно, выедание не имело места, биомасса планктона и бентоса практически не отличалась от зарыбленных прудов.

Ф. Д. Мордухай-Болтовской [1961, с. 75], характеризуя основные трофические связи и особенности круговорота веществ в крупных волжских водохранилищах, подчеркивает, что «выедание беспозвоночных рыбами сравнительно незначительно и в большинстве случаев не может быть обнаружено по изменениям численности планктона и бентоса, которые прежде всего являются следствием процессов размножения (появление и рост нового поколения, отмирание старого)». Кроме того, значительная часть мирных беспозвоночных потребляется хищными беспозвоночными.

В Рыбинском водохранилище популяция пелагических рыб-планктофагов в среднем за вегетационный период потребляет около 10% от продукции зоопланктона водоема [Половкова, Пермитин, 1981].

Наличие свободных кормовых ниш в пелагиали большинства водохранилищ позволяет рекомендовать увеличение численности существующих стад планктофагов, а также вселение новых видов: пестрого толстолобика на южных водохранилищах, пеляди и других рыб — на северных.



## БЕНТОФАГИ

На каждом этапе развития рыба питается определенными кормовыми организмами. Их доступность определяется строением рыбы и ее физиологическими потребностями. Специфика отдельных этапов развития очень четко проявляется у леща [Еремеева, 1960; Житенева, Сеитов, 1981].

Основным фактором, определяющим воспроизводство запасов бентосоядных рыб в водохранилищах, является обеспеченность пищей на ранних этапах онтогенеза при обитании молоди в прибрежной зоне. В водохранилищах волжского каскада этому вопросу посвящено незначительное количество исследований. Они не позволяют оценить состав и количество пищи, используемые рыбой для удовлетворения ее пищевых потребностей в тот или иной период существования водохранилищ. Однако выводы работ свидетельствуют о важности оценки пищевой обеспеченности личинок и молоди, поскольку состав, размеры кормовых организмов, а также рационы на отдельных этапах развития рыб строго специфичны [Чванкина, 1957; Еремеева, 1960; Григораш, 1968]. Обеспеченность пищей личинок леща Рыбинского водохранилища зависит от состояния кормовой базы и значительно колеблется по годам [Ривьер и Баканов, наст. сборник], Д. А. Панов [1966] показал, что рост и скорость развития личинок часто определяются обеспеченностью пищей.

В Киевском, Кременчугском и Каховском водохранилищах у сеголетков леща, сазана и густеры и плотвы длиной до 3,0 см основу пищи составляли массовые литорально-зарослевые ракообразные (*Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Camptocercus rectirostris*), придонные — *Rhynchotalona rostrata*, *Monospilus dispar*, зарослевые — *Chydorus sphaericus*, а также личинки *Cricotopus*. Однако степень накормленности сеголетков рыб по животным компонентам была невысокой. Значительную часть по весу составлял детрит, что свидетельствует о напряженной пищевой обеспеченности молоди.

В большинстве водохранилищ Днепра значительные площади мелководий заняты зарослями высшей водной растительности с богатой фитофильной фауной. В зарослях урути и роголистника биомасса личинок хирономид колеблется от 4,1 до 10,8 г на 1 кг растений, биомасса олигохет — от 4,2 до 5,2 г на 1 кг растений [Цееб и др., 1967], но фитофильные личинки хирономид доступны для сеголетков леща на самых ранних этапах развития, когда они еще имеют прямой рот и органы чувств у них расположены по бокам поверхности головы. Позднее, когда молодь приобретает черты строения, свойственные бентофагам, использование фитофильной фауны снижается [Житенева, 1970, 1972].

Следует подчеркнуть, что, несмотря на частичную доступность фауны зарослей для молоди леща, защищенное заросшее прибрежье — биотоп совершенно необходимый для нормального роста и развития фитофильных рыб на личиночных и мальковых этапах онтогенеза. По данным В. А. Кузнецова [1974], личинки леща, от-

нерестившегося в приглубых частях Куйбышевского водохранилища, после стадии покоя мигрируют в прибрежную зону, находя убежища в зоне зарослей. В прибрежных районах, лишенных зарослей, личинки в массе гибнут под воздействием прибойной волны.

Основными местами нагула 2—4-летнего леща (на этапе  $J_1$ ), а также младших возрастных групп других бентосоядных рыб являются литораль и sublитораль. Сюда периодически мигрируют и старшие возрастные группы бентосоядных рыб из глубоких русловых батинальных участков водохранилищ [Кожевников, Лесникова, 1974; Небольсина, 1980; Цыплаков, 1974]. Значение sublиторали как нагульной площади для рыб особенно возрастает в водохранилищах волжского каскада, где наблюдается сильная сработка уровня в навигационный период и площадь литоральной зоны резко сокращается. В днепровском каскаде такое явление характерно для Киевского, Кременчугского и Каховского водохранилищ. Под влиянием гидродинамической активности водных масс грунты бывших пойменных участков (subлиторальной зоны) в процессе существования водохранилищ подверглись значительным изменениям: в Рыбинском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах они в настоящее время представлены в основном песчанистыми отложениями. Соответственно изменениям грунтов sublиторальной зоны менялись состав и биомасса донных кормовых объектов, а следовательно, и питание бентосоядных рыб.

В Рыбинском водохранилище в 50-х годах, когда на пойменных участках грунт в основном был представлен почвами [Кудрин, 1959], пища неполовозрелого леща состояла из личинок хирономид, олигохет, моллюсков, личинок ручейников, клещей и зоопланктона. В содержимом кишечника присутствовал грунт. Несмотря на благоприятный качественный состав, количество потребляемой пищи было очень низким — степень накормленности колебалась от 0,6 до 11 ‰ (с мая по октябрь).

В 1978 г. обширные пространства пойменных участков в результате образонных процессов покрылись песчанистыми отложениями, распространившимися до 10-метровой изобаты [Законнов, 1981]. Эти районы фактически не используются для нагула лещом и другими бентофагами.

В Ивановском водохранилище пища мелкого леща характеризовалась качественным разнообразием (личинки хирономид, ручейников, стрекоз, зоопланктон) и количественной бедностью. Накормленность по животным компонентам не превышала 30 ‰ (июнь—сентябрь 1969—1970 гг.). В содержимом кишечника присутствовало большое количество грунта (40,5 ‰) и остатков отмершей водной растительности (104,2 ‰ [Житнева, 1971]).

В первые годы существования Куйбышевского водохранилища (с 1957 по 1960 г.) для 2—3-летних особей сложились неблагоприятные условия питания: в Волжском, Камском и Центральном плёсах у рыб длиной до 20 см половину пищевого комка составлял зоопланктон (главным образом кладоцера).

Повторные исследования питания бентофагов, проведенные в 1965—1967 и 1970—1971 гг., показали, что их питание почти не изменилось. По-прежнему в пище леща длиной 20—35 см велика доля зоопланктона, систематически более половины веса пищевого комка приходилось на грунт [Егерова и др., 1972; Егерова, Щукина, 1974].

Приведенные данные позволяют сделать заключение, что условия питания молодого леща с 1958 г. в водохранилище были неудовлетворительными. По данным Э. П. Цыплакова [1972], зоопланктонное питание в первые два года обеспечивает ему хороший рост. В дальнейшем рост леща неизменно снижается, и его интенсивность ниже, чем была в Волге до образования водохранилища.

Питание молодого леща зоопланктоном объясняется низкой биомассой бентоса на пойменных участках водохранилища. Так, в среднем с 1961 по 1971 г. сентябрьская биомасса бентоса на залитой пойме составляла 4,1 г/м<sup>2</sup>, колеблясь от 2,3 до 5,8 г/м<sup>2</sup> [Миловидов, 1974].

В Саратовском водохранилище лещ полностью переходит на питание бентосом только в 4-летнем возрасте. До этого его основной пищей (по весу) также является зоопланктон [Ермолин, 1980].

С начала существования Волгоградского водохранилища и до 1975 г. (последние исследования питания рыб) лещ до 3-летнего возраста питался низкими ракообразными [Загора, 1976]. Причина последнего — в низкой биомассе бентоса: площадь открытых участков составляет 78,7—98,3% от площади литорали и сублиторали, биомасса бентоса на них колеблется от 2,7 до 3,6 г/м<sup>2</sup> [Нечваленко, 1974].

В Цимлянском водохранилище в середине 50-х—начале 60-х годов основной пищей леща длиной до 29 см были низшие ракообразные. В 1958—1959 гг. пища леща была более полноценной и состояла из личинок хирономид и высших ракообразных — гаммарид и кумаций, но более половины содержимого кишечника приходилось на грунт. Исключение — 3-летние лещи, у которых грунт составлял около трети содержимого кишечника [Жоган, 1958, 1965].

В Новосибирском водохранилище лещ до длины 20 см питается планктоном.

Значительной была роль зоопланктона в питании других бентооядных рыб, нагуливающих на пойменных участках: стерляди Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ [Егерова и др., 1972; Загора, 1980], густеры и плотвы — Волгоградского [Загора, 1980].

Однако в пище стерляди, густеры и плотвы наряду с зоопланктоном встречались и другие пищевые организмы.

В 1957—1960 гг. в Куйбышевском водохранилище пища густеры длиной до 10 см состояла в основном из амфипод, зоопланктона и личинок хирономид. Крупная густера в 1960 г. перешла на питание моллюсками, главным образом *Dreissena* (60—70% от веса пищи, накормленность 80‰).

Плотва Волжского и Камского плёсов при длине 13—14 см также перешла на потребление мелкой дрейссены (24%), которая составляла основную пищу и крупной плотвы. Степень накормленности плотвы 60—72,6‰ [Платонова, 1966].

В Волгоградском водохранилище густера питалась моллюсками (до 1975 г.) и высшими ракообразными, взрослая плотва — моллюсками, высшими ракообразными и водорослями. Микрофитами питалась плотва младших возрастных групп (в 1974—1975 гг.) [Закора, 1980]. Стерлядь и сазан способны в очень раннем возрасте (0+) переходить на потребление моллюсков, в частности дрейссены, запасы которых в водохранилищах неограничены.

В зоне зарослей Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ фитофильные личинки хирономид почти недоступны молодым рыбам, слабо используются и зарослевые формы кладоцер [Житенева, 1970, 1972].

Так, в Ивановском водохранилище в августе 1956 г. биомасса фитофильных хирономид достигала 12,55 г/м<sup>2</sup>, из которых 8,35 г/м<sup>2</sup> приходилось на долю *Endochironomus gr. tendens* и 1,72 г/м<sup>2</sup> на долю *Cricotopus*. Очень высокой была биомасса *Cladocera* — 25,52 г/м<sup>2</sup>. В пище 2- и 3-леток леща личинки *Endochironomus* встречались в ничтожном количестве (4,8% от веса пищи). Частый индекс по ним составлял 4‰. *Eugerecus*, преобладающий среди *Cladocera* зарослей, в кишечниках рыб не встречался. Общий индекс наполнения кишечника составлял всего 10,6‰ [Житенева, 1970].

В августе 1957 г. биомасса фауны зарослей составляла 103,19 г/объед. м, на долю хирономид приходилось 11,87, кладоцер — 21,13 и моллюсков — 40,76 г/объед. м. В пище 3—4-летнего леща фитофильные хирономиды встречались в ничтожном количестве. Отсутствовала в пище леща и *Sida cristallina*, определяющая биомассу *Cladocera* фауны зарослей. Не встречена в пище рыб и *Vithynia tentaculata*, определяющая биомассу моллюсков [Житенева, 1972].

В зарослях растительности Угличского водохранилища в августе биомасса личинок *Endochironomus gr. tendens* составляла 36,69 г/м<sup>2</sup>, *Cricotopus* — 9,85 г/м<sup>2</sup>, *Glyptodendipes* — 2,44 г/м<sup>2</sup>. В пище двухлеток леща указанные виды отсутствовали, единично встречались *Psectracladius* и *Tanytarsus*. Очень высокой была биомасса *Cladocera* — 21,39 г/м<sup>2</sup>, среди которых преобладала *Sida cristallina* — 13,4 г/м<sup>2</sup> [Фенюк, 1959]. Однако в кишечниках леща *Sida* не была обнаружена. Основную пищу леща Угличского водохранилища составляла *Alopa*.

Несомненно, часть ракообразных по тем или иным причинам съедается с растений и попадает в толщу воды, где становится жертвой молодых. Это особенно характерно для водохранилищ Днепра — Киевского, Днепродзержинского и Днепровского, где зарастающие прибрежья составляют 31—36% от общей площади водоемов, а биомасса зарослевых кладоцера высока [Зимбальевская, 1967]. Несомненно, вопрос о доступности представителей фи-

тофильной фауны требует глубокого анализа с учетом строения и биологии видов.

Исчерпывающие данные о питании молоди леща, плотвы, сазана и густеры в водохранилищах Днепра содержатся в монографии Г. Л. Мельничука [1975]. Из них следует, что для питания молоди бентофагов характерна значительная неустойчивость, связанная с колебаниями биомассы кормовых беспозвоночных в многоводные и маловодные годы, а также особенностями кормовых условий отдельных районов водохранилища.

Несмотря на обширные площади, занятые высшей водной растительностью, фитофильная фауна беспозвоночных в силу ограниченной доступности не может удовлетворить пищевые потребности молоди, последняя испытывает недостаток в бентосных организмах. Бентос же пойменных участков водохранилищ Днепра небогат. Причина этого — в интенсивных абразионных процессах, характерных для побережья днепровских водохранилищ. Постоянное оседание взвесей и взмучивание прибрежных вод препятствуют развитию донной фауны. Устойчивые береговые отмели, видимо, формируются только через 15—25 лет, и тогда произойдет формирование продуктивных донных биоценозов [Оливари, 1972; Мелководья Кременчугского водохранилища, 1979].

Лещ, сазан, стерлядь, плотва и густера старших возрастных групп используют для нагула более глубокие участки водохранилищ.

Условия питания бентосоядных рыб на русловых участках водохранилищ, как правило, более благоприятны, чем на пойменных. Причина последнего — в интенсивной аккумуляции биогенных элементов на русловых участках и более высоких биомассах кормового бентоса, чем на пойменных.

Относительно кратковременные и многолетние изменения в составе пищи и накормленности взрослых бентосоядных рыб в общем связаны с закономерностями формирования донной фауны водохранилищ, впервые установленными Ф. Д. Мордухай-Болтовским [1961].

В 1953—1954 гг. было исследовано питание леща старших возрастных групп (5—15-годовиков), нагуливающих на русловых участках Рыбинского водохранилища. Условия питания рыб были весьма напряженными. В основные месяцы нагула (май—июль) в пище леща преобладал грунт, животные компоненты составляли незначительную долю содержимого кишечника. Только в августе (в Моложском плёсе) с восстановлением биомассы личинок хирономид последние становятся основной пищей леща. Однако индексы наполнения по хирономидам были относительно высокими (31—43<sup>0</sup>/<sub>000</sub>) только у леща Волжского плёса, в Шекснинском они колебались от 5 до 27<sup>0</sup>/<sub>000</sub> (август—октябрь), в Моложском — от 11 до 15<sup>0</sup>/<sub>000</sub>. Олигохеты не имели значения в пище леща [Житенева, 1958а].

Повторные исследования питания леща старших возрастных групп были проведены спустя 20 лет. Существенное улучшение пи-

тания рыб произошло только в Волжском плёсе, где в период нагула основную пищу составляли олигохеты и личинки хирономид. Грунт присутствовал в кишечниках, но его весовая роль была подчиненной. Улучшение питания леща произошло в основном за счет олигохет, хотя содержание в пище личинок хирономид тоже повысилось. Индексы по животным компонентам у рыб на этапе развития *K* колебались от 36,8 до 73,5‰ (май—сентябрь 1977 г.) и от 37 до 99‰ [май—сентябрь 1978 г.] [Житенева, 1980].

В районе Главного плёса условия питания леща также улучшились, но в меньшей степени. Общие индексы наполнения по хирономидам и олигохетам в июле—сентябре 1978 г. составляли 27,0—29,4‰, в те же месяцы 1979 г. они колебались от 11,1 до 20,7‰, т. е. немного превышая значения индексов в 1954 г. [Житенева, 1982]. Следует отметить, что в Волжском и Главном плёсах грунты русловых участков представлены серым илом [Законнов, 1981]. Однако биомасса бентоса на биотопе серого ила в этих плёсах была различной: в Волжском—22,91 г/м<sup>2</sup>, в Главном—5,22 г/м<sup>2</sup>.

Можно полагать, что причина разнокачественности серого ила, определяющая различную биомассу бентоса, а следовательно, и кормленность леща, кроется в гидрофизических, гидрохимических и биологических особенностях водных масс отдельных плёсов [Буторин, 1969], под влиянием которых формируются донные отложения. Следовательно, в Рыбинском водохранилище улучшение питания леща старших возрастных групп происходит крайне медленными темпами, что связано с географическим положением водоема особенностями его водосборной площади и, как отмечалось, относительно слабым антропогенным вмешательством [Рыбинское водохранилище . . . , 1972]. Оно коснулось в основном рыб Волжского плёса, куда поступают воды Угличского и Ивановского водохранилищ, богатые биогенами [Житенева, 1982].

В середине 50-х годов условия питания леща старших возрастных групп (6—12-годовиков) на русловых участках Ивановского и Угличского водохранилищ были весьма благоприятными: основную пищу по весу в разные месяцы питания составили личинки хирономид, олигохеты и моллюски (*Sphaeriidae*). Грунт в содержимом кишечников не отмечен. Накормленность рыб колебалась от 23 до 60‰ [Житенева, 19586].

В 1982 г. условия питания леща на русловых участках Нижневолжского плёса Ивановского водохранилища ухудшаются из-за падения биомассы бентоса (до 3,8—6,4 г/м<sup>2</sup>), высокой численности леща, сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС, взмучивания и загрязнения вод агрегатами, добывающими грунт [Гурова и др., 1980], и, по-видимому, гипераккумуляции органического вещества в донных отложениях плёса.

В Волгоградском водохранилище в первый период после заполнения (1959—1962 гг.) условия питания взрослых бентофагов на русловых участках были благоприятными. Второй период связан

с заилением русловых участков и исчезновением реофильных бентосных видов, в результате чего условия питания леща и других бентофагов ухудшились. В пище леща 85,9% по весу составлял грунт [Небольсина, 1965]. В последующем (1971—1976 гг.) благодаря проникновению в водохранилище монодакны (в 1967 г.), а также акклиматизации полихет (*Hypania invalidae*) и мизид (*Paratymis kowalevskyi*, *P. intermedia*, *P. strauchii*) состояние кормового бентоса улучшилось. Этому способствовал также процесс интенсивного заиления ложа. К 1975 г. биомасса мягкого бентоса в открытом водохранилище составила 8,3 г/м<sup>2</sup>, с моллюсками — 48,9 г/м<sup>2</sup> [Нечваленко, 1980].

В 1974 г. основной пищей леща Волгоградского водохранилища служили олигохеты и высшие ракообразные (главным образом бокоплавы), в пище встречались полихеты и кумации.

Так же как и для большинства других водохранилищ, в Волгоградском наблюдалось различие в питании леща на русле верхнего, среднего и нижнего участков. На верхнем участке в пище преобладали гаммариды и корофииды, степень накормленности по животным компонентам в 1974 г. составляла 10,6‰, в 1975 г. — 12,85‰, но в среднем в пище преобладали олигохеты и высшие ракообразные, накормленность в 1974 г. 36,7‰, в 1975 г. — 24,91‰; на нижнем основу пищи составляли олигохеты и ракообразные, накормленность в 1974 г. 0,5‰, в 1975 г. — 20,63‰.

По данным Т. К. Небольсиной [1980], биологические показатели промысловых рыб в последние годы в водохранилище по сравнению с рекой улучшились — ускорился темп роста и созревания рыб (на 1 год).

В Саратовском водохранилище, водообмен которого очень высок, илонакопление происходит медленно. С 1968 по 1971 г. средняя биомасса бентоса составляла 2,94 г/м<sup>2</sup>, в 1973 г. — 2,70, в 1974 г. — 2,14 и в 1975 г. — 3,5 г/м<sup>2</sup>.

Несмотря на широкий пищевой спектр бентосоядных рыб (корофииды, гаммариды, мизиды, олигохеты, хирономиды), условия их питания в водохранилище неблагоприятны [Ермолин, 1980]. Причина последнего не только в относительно низкой биомассе бентоса, но и в высокой численности не только ценных [Чумаков, 1980], но и главное малоценных видов рыб (синец, густера укляя, тюлька, чехонь, окунь). Последние являются потребителями зоопланктона и мягкого бентоса, в уловах они составляют 67,3%. Сокращение численности малоценных видов и определение оптимального набора ценных видов бентосоядных рыб, использующих также и резервы моллюсков, позволило бы, по мнению А. Н. Яковлевой [1980], существенно повысить рыбопродукцию водохранилища.

По ряду крупнейших долинных водохранилищ Европейской части выполнены биопродукционные расчеты, позволившие оценить степень использования кормовых ресурсов бентофагами и другими видами рыб и определить их резервы.

Цимлянское водохранилище — высокоэвтрофный водоем. Новый расчет биопродукционных возможностей водохранилища был осуществлен И. И. Лапицким [1974] на основании материалов исследований 1969—1971 гг. Расчет показал, что водохранилище «на двадцатом году существования обладает большими потенциальными возможностями к воспроизводству кормовых и рыбных ресурсов».

Расчет рационов бентосоядных рыб осуществлялся по методу Г. Г. Винберга [1956]. Характеризовался общий состав пищи исследуемых видов. Учитывалось использование продукции беспозвоночных не только мирными рыбами, но и рыбами — жертвами хищных видов. Общее использование кормовых ресурсов беспозвоночных по зообентосу составляло 60—80%, по хирономидам — 50—65%, высшим ракообразным — 35—40%, моллюскам — 45—48%. М. П. Мирошниченко [1979] отмечает, что использование моллюсков чаще колебалось от 20 до 25%. За счет этого количества продуцируется основная ихтиомасса водоема, представленная бентосоядными рыбами [Лапицкий, 1974]. Учитывая огромные резервы моллюсков, И. И. Лапицкий рекомендует увеличить численность как аборигенов-бентофагов (леща, сазана, густеры), так и акклиматизировать моллюскофагов (черного амура, вырезуба, кутума). За счет отмеченных мероприятий планируется получить 15—20 тыс. ц дополнительной рыбопродукции в год.

Можно полагать, что исследования современного состояния питания рыб позволят уточнить использование такого ценного и доступного для леща и других видов рыб и процветающего в водоеме кормового объекта, как олигохеты. Биомасса олигохет с 1953 г. увеличилась в 120 раз и в среднем за вегетационный период составляла 31,9 г/м<sup>2</sup> [Мирошниченко, 1979].

За счет олигохет могут быть повышены уловы леща поскольку черви доступны для всех его возрастных групп, за исключением самых младших (0+) [Житенева, 1981].

Кормовые ресурсы водохранилища позволяют прокормить значительно большие по численности стада рыб-бентофагов, чем в настоящее время. Основным фактором, лимитирующим численность рыб, является нестабильность их естественного воспроизводства, которая может быть компенсирована мелиоративными мероприятиями [Лапицкий, Мирошниченко, 1981].

Рыбопродукция мезотрофного Волгоградского водохранилища определяется бентосоядными рыбами (лещом, плотвой и густерой), величина ежегодных уловов которых составляет 40—42 тыс. ц.

Расчет биопродукционных возможностей водохранилища, выполненный Т. Н. Небольсиной [1980] по материалам 1972—1975 гг., показал что степень использования продукции зоопланктона и бентоса составляла 5—24%. Для высших ракообразных (гаммариды, корофииды, мизиды, кумации) она колебалась от 25 до 86%, низших — от 10 до 47%, хирономид — от 22 до 95%, олигохет — от 1 до 46%. Моллюски (дрейссена, монодакна) использовались бентофагами всего на 1—12%. По расчетам С. П. Нечваленко



[1974], продукция мирного зообентоса определяется 149 ккал/м<sup>2</sup>, без моллюсков — 32 ккал/м<sup>2</sup>. Следовательно, основной резерв кормовой базы составляют моллюски. За счет последних, а также олигохет уловы бентофагов могут быть увеличены вдвое — до 80—90 тыс. ц. Акклиматизация черного амура и донского рыбака может способствовать более полной утилизации монодакны и повышению уловов на 15 тыс. ц. [Небольсина, 1978].

Численность туводных бентосоядных рыб лимитируется в водоеме неблагоприятным уровнем режимом в весенний период, упорядочение которого, а также создание крупномасштабных управляемых искусственных нерестилищ необходимо для установления соответствия между резервами корма и численностью его потребителей [Небольсина, 1980].

Сведения об использовании кормовых ресурсов днепровских водохранилищ бентосоядными рыбами старших возрастных групп ограничены. Косвенно, по результатам исследований бентоса, можно судить, что в водохранилищах имеются огромные запасы *Dreissena polymorpha*, не используемые бентофагами. За счет моллюсков в Киевском водохранилище возможно получить 221 кг/га дополнительной рыбопродукции [Коханова, Меньюк, 1980]. С точки зрения утилизации дрейссены весьма перспективным объектом днепровских водохранилищ является сазан. Основным пищевым объектом крупного сазана ( $l=30$  см) в Каховском водохранилище служит *Dreissena polymorpha*. Молодь сазана длиной до 10 см питается ветвистоусыми и веслоногими, с 10 до 20 см — личинками хирономид, главным образом *Tendipes semireductus*, *Procladius* sp. У рыб длиной 20—30 см 48,3% веса пищи составляет дрейссена. Интенсивность роста сазана в Каховском, Кременчугском и Цимлянском водохранилищах высокая, самки 9-годовалых рыб достигают соответственно 6030, 6400 и 5004 г [Пробатов и др., 1973]. Численность сазана в водохранилищах сдерживается неблагоприятными условиями воспроизводства, его запасы постоянно снижаются.

Несомненно, уровень современных исследований позволяет сделать пока лишь ориентировочные расчеты и предварительные заключения о степени использования и резервах кормовых ресурсов водоемов, что неоднократно подчеркивалось многими авторами [Винберг, Меншуткин, 1974; Лапицкий, 1974; Поддубный, Баканов, 1980].

## ХИЩНЫЕ РЫБЫ

Большинство хищных рыб, обитающих в водохранилищах, относятся к типичным хищникам, питающимся преимущественно рыбной пищей. По способу добычи пищи они относятся к разным группам. Щука и окунь — подстерегающие добычу рыбы — держатся в зарослях. Судак и берш — преследующие жертву хищники — обитают в толще воды, в природных горизонтах. Сом и налим — донные хищники подстерегающего типа. Среди факультативных хищников в водохранилищах встречаются караси, карликовые карпы, карликовые лещи, карликовые плотвы, карликовые густеры, карликовые окуньки, карликовые щуки, карликовые судаки, карликовые берши, карликовые сомы, карликовые налимы, карликовые ерши, карликовые плотвы, карликовые густеры, карликовые окуньки, карликовые щуки, карликовые судаки, карликовые берши, карликовые сомы, карликовые налимы, карликовые ерши.

тивных хищников корюшка и чехонь во взрослом состоянии наряду с рыбой потребляют в значительном количестве зоопланктонные организмы, а также насекомых.

Пища щуки во всех водоемах состоит исключительно из рыб. Беспозвоночные в ее рационе встречаются только в первые месяцы жизни.

В первые годы после зарегулирования стока Волги, когда в речных и озерно-речных водохранилищах наблюдалось массовое развитие молоди фитофильных видов рыб, пища щуки отличалась большим разнообразием. В Горьковском водохранилище в рацион хищников входило 11 видов рыб, из которых на долю малоценных приходилось 90—95%, а на долю ценных (лещ и судак) — около 10%. В Куйбышевском водохранилище пища щуки была еще разнообразнее (16 видов рыб). В этом водоеме в отличие от Горьковского хищники в большем количестве поедали леща и судака, которые в 1956—1957 гг. составляли от 37 до 78% в рационе щуки. Интенсивность откорма рыб в период заполнения была невелика. Рационы взрослых особей за три летних месяца нагула были меньше 100% [Иванова, 1966], т. е. меньше собственного веса.

На II и III этапах формирования ихтиофауны водохранилищ видовой состав пищи щуки стал более однообразным. В озерно-речных водохранилищах в этот период спектр питания хищников сузился в связи с ухудшением условий размножения для фитофилов и сокращением численности их молоди. Основными кормовыми объектами щуки в Горьковском водохранилище стали плотва и окунь. Потребление леща и судака уменьшилось, в 1959 г. на их долю пришлось только около 5% от всего количества съеденной щуками рыбы. В Куйбышевском водохранилище количество леща в рационе щуки сократилось в 3 раза, а судака — в 5 раз. Основными кормовыми объектами хищников и в этом водохранилище в связи с массовым развитием стали малоценные виды рыб — плотва, густера, окунь. В Рыбинском водохранилище щуки откармливаются преимущественно малоценными рыбами, которые составляют до 96% от всего количества ежегодно потребляемой пищи. На долю ценных видов (леща и судака) приходится менее 4% годового рациона хищников. Главными кормовыми объектами щуки в этом водоеме являются четыре вида рыб — плотва, окунь, ерш и корюшка (87% всего пищевого комка). Рационы шук за 3 месяца нагула (май, август, сентябрь) составляют 140%. В озерном Рыбинском водохранилище щуки нагуливаются более интенсивно — рационы их за тот же период составляют 210% [Иванова, 1966]. В Волгоградском водохранилище в первые годы после залития взрослая щука питалась собственной молодью (18%), густерой (16%), уклейей (14%), окунем (10%) и другими видами. Уже через 3 года спектр ее питания сократился, удельный вес плотвы в нем увеличился до 89% [Зарянова, 1962]. В Саратовском водохранилище хищники поедали плотву (33%), густеру (11%) и окуня (11%), а тюльку, уклею и ерша — в несколько меньшем количестве. Всего малоценные виды в их рационах составляли 77%. На

долю промысловых рыб — леща и судака — приходилось около 23% [Ермолин, 1980].

На Дону в первые годы после заполнения Цимлянского водохранилища спектр питания щуки был очень широким — 33 вида рыб. Особи мельче 30 см питались непромысловыми видами: плотвой, густерой, уклейей, ершом. Более крупные щуки поедали в основном леща, сазана и синца, а из малоценных рыб — густеру и плотву [Доманевский, 1963]. Через несколько лет соотношение промысловых и непромысловых рыб в рационе хищников изменилось: доля ценных видов стала в 2 раза меньше сорных видов.

В днепровских водохранилищах щука питается преимущественно непромысловыми видами рыб. В Кременчугском в ее рационах доминируют плотва, густера, укляя, ерш, пескарь, бычок, тюлька и др. [Ващенко, 1962]. Доля малоценных видов составляет 76% по весу и 88% по количеству экземпляров [Луговая, 1967, 1971]. Лещ в нише щуки встречается в небольшом количестве — около 6%. Только у крупных особей длиной 50—70 см лещ и язь имеют большее значение — до 22% [Луговая, 1967]. В Каховском водохранилище основной пищей хищников являются малоценные и сорные рыбы. В отдельные годы они составляют от 67 до 86% рациона. Преобладают: плотва, густера, окунь и укляя. У щук крупнее 50 см в пище увеличивается доля сазана, судака, леща линя и карася [Ващенко, 1958].

В сибирских водохранилищах в пище щуки еще большее значение имеют непромысловые виды рыб. В Бухтарминском она поедает плотву, окуня, ерша; в Иркутском — широколобку, голяна, плотву; в Братском — окуня, иногда на 100% ерша; в Усть-Илимском — бычков (88%), окуня (11%), встречается елец, пескарь [Тугаринская, Купчинская, 1977; Олифер, 1977].

В пище окуня встречаются личинки насекомых, моллюски, зоопланктон и рыба.

В годы заполнения озерно-речных водохранилищ на Волге окунь питался планктонными ракообразными (*Daphnia*, *Eurytemora*), а также личинками хирономид и олигохетами. Рыбы, в основном непромысловые виды (плотва, окунь, ерш), появляются в пище особей крупнее 13 см [Гладких, 1965]. На II и III этапах формирования ихтиофауны водоемов основу пищи молоди окуня составляют зоопланктонные ракообразные, личинки хирономид, стрекоз и других насекомых, реже олигохеты и моллюски (молодь дрейссены). Начиная с 2-летнего возраста в желудках окуня появляется молодь рыб, и у особей старшего возраста она становится основным кормом. В Ивановском водохранилище окуни питались смешанной пищей. В желудках рыб до 5-летнего возраста встречался планктон (*Leptodora*, *Daphnia*), личинки хирономид (*Glyptotendipes*, *Pentapedilum*, *Cricotopus*), а также молодь рыб [Максимова, 1974]. В Саратовском водохранилище в пище окуня преобладали беспозвоночные (61%); гаммариды и мизиды, из рыб — тюлька, бычки, укляя и собственная молодь [Ермолин, 1980]. В Рыбинском водохранилище начиная с 3 лет окунь питал-

ся преимущественно рыбой. Его основными кормовыми объектами являются малоценные виды, среди которых основное значение имеют собственная молодь, плотва, ерш и корюшка — 93% рациона. Ценные виды (лещ, судак) встречаются в очень небольшом количестве — 3% [Иванова, 1966]. Интенсивность питания окуня довольно высокая. При потреблении планктонной и бентосной пищи средние индексы наполнения желудков достигают 180‰ [Максимова, 1974]. Годовые рационы окуней-хищников (4+ — 6+) в Рыбинском водохранилище составляют 170—280% [Иванова, 1966].

В пище неполовозрелого судака (до 20 см) в довольно большом количестве встречаются беспозвоночные: зоопланктон, хирономиды, бокоплавы. Взрослые хищники потребляют почти исключительно рыб.

В первые годы после зарегулирования стока Волги в пище судака большое значение имели ценные виды рыб. В Горьковском водохранилище собственная молодь в пище взрослых особей составляла 51, а в Куйбышевском — 34%. Из непромысловых видов судак поедает преимущественно плотву и ерша [Зарянова, 1962; Иванова, 1966]. На более поздних этапах формирования ихтиофауны волжских водохранилищ нагул судака носил иной характер. В Волгоградском водохранилище судак стал откармливаться малоценными видами рыб — плотвой, густерой, уклеей и ершом. Ценные виды (лещ, синец, сазан, собственная молодь) составляли около 10% спектра питания хищников [Зарянова, 1962]. В Саратовском водохранилище судак питается плотвой, окунем, чехонью, тюлькой, бычками и ершом (83%) [Ермолин, 1980]. В водоемах озерно-речного типа спектр питания хищников сужается по сравнению с периодом залития. Количество собственной молоди и леща в его пище уменьшается. Основными кормовыми объектами хищников становятся малоценные виды — окунь, плотва, уклея. В Куйбышевском водохранилище большое значение как корм для судака приобрела тюлька, которая дает в отдельные месяцы 89% пищевого комка в желудках хищников [Коган, Зайцева, 1974]. В озерном Рыбинском водохранилище пищей судака являются в основном непромысловые виды. Они составляют до 95% рациона хищников. Собственная молодь и неполовозрелый лещ поедаются хищниками в небольшом количестве. На их долю приходится всего около 5% пищевого комка. Основные кормовые объекты судака в Рыбинском водохранилище — окунь, ерш, колюшка и плотва. На их долю в отдельные годы приходится до 84% всего количества съеденных хищниками рыб. Интенсивность нагула взрослых особей наибольшая в озерно-речных водохранилищах, где каждый судак в течение трех летних месяцев съедает до 210% (Куйбышевское водохранилище), тогда как в озерном водохранилище за тот же срок рацион судака достигает лишь 130% [Иванова, 1966].

В Цимлянском водохранилище в пище судака отмечено 16 видов рыб. Неполовозрелые особи (до 30 см) питаются мизидами и в основном мелкими непромысловыми рыбами — бычками, киль-

кой. Из молодежи промысловых видов в его пище встречаются лещь, синец, чехонь. Взрослый судак потребляет неполовозрелых особей леща, берша, сазана и собственную молодь [Тюняков, 1967а; Тюняков, Коваль 1979]. Кормовой коэффициент взрослого судака колеблется от 8,4 до 9,5 [Тюняков, 1975]. В Веселовском водохранилище в первые годы после заполнения хищники на 48—72% питались плотвой. Малоценные рыбы составляли до 90% содержимого желудков взрослых рыб. В отдельные годы отмечены случаи каннибализма. Судак, завезенный и выпущенный в водохранилище, оказал существенное влияние на численность малоценных видов рыб в водоеме. Через 8 лет после его акклиматизации относительная численность сорных видов сократилась в 13 раз [Сыроватский, 1953]. В Пролетарском водохранилище судак питается колюшкой, окунем, язем и собственной молодь.

Из днепровских водохранилищ наибольшее значение судак имеет в Каховском. В нем хищники откармливаются за счет тюльки и бычков [Пробатов, 1967]. В Кременчугском они потребляют плотву и окуня [Симонова, Вятчанина, 1967].

В сибирских водохранилищах судак довольно редок. В 1959—1964 гг. он был завезен в Новосибирское водохранилище, где питается окунем (61%), плотвой (26%) и ершом (13%).

Берш встречается только в тех водохранилищах, где сохраняются участки со значительной проточностью. В его рационе в большем количестве, чем у судака, встречаются беспозвоночные. Рыбой питаются преимущественно взрослые и крупные особи.

Из волжских водохранилищ он обитает в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском. В Куйбышевском молодь берша питается беспозвоночными, а взрослые рыбы откармливаются ершом, окунем и густерой. Молодь ценных видов составляет 10—12% спектра питания взрослых особей [Платонова, 1965]. В Саратовском водохранилище беспозвоночные встречаются даже в составе пищи взрослых рыб: они потребляют мизид и гаммарид, а также тюльку, окуня, бычков, уклею, ерша и другие виды [Ермолин, 1980].

Из донских водохранилищ берш наиболее многочислен в Цимлянском. Молодь берша (длиной до 10 см) питается наиболее охотно мизидами (51%), копеподами (24%) и кладоцерами (13%). Неполовозрелые особи на втором году жизни переходят на потребление рыб — бычков-песчанок, хотя в их рационах еще сохраняются мизиды и личинки хирономид. Половозрелые берши длиной 25—45 см питаются мелкими сорными рыбами с коротким жизненным циклом: килькой, бычками, ершами, уклеей. Всего в спектре питания берша насчитывается до 16 видов рыб. Откорм же хищников идет за счет бычков (68—76%) и кильки (10—12% рациона). Кормовой коэффициент для популяции берша равен 10 [Тюняков, 1975].

Налим питается организмами, относящимися к различным группам животных. В спектрах его питания большую роль играют беспозвоночные.

В речном Саратовском водохранилище взрослый налим питается в основном пуголовкой, молодью берша и бычками (62%) [Ермолин, 1980]. В период заполнения озерно-речных водохранилищ большое значение в пище налима составляли нерыбные объекты, в первую очередь личинки хирономид (*Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Procladius*) и ручейники. У особей до 3 лет основным кормом являлись бокоплавы. Самые крупные налимы, имевшие размеры больше 20 см, поедали рыбу — ерша, судака, плотву и другие виды [Иванова, 1966]. После заполнения водохранилищ, на II и III этапах формирования ихтиофауны, налим во всех водоемах потреблял преимущественно рыбу. В озерно-речных водохранилищах основу корма хищников составляют малоценные виды рыб — ерш, плотва, окунь, а также молодь ценных видов: судака, берша и леща. В Горьковском и Куйбышевском водохранилищах налим в большей степени, чем в Рыбинском, потребляет нерыбный корм — личинок насекомых, олигохет, моллюсков, лягушек, речных раков. В озерном водохранилище в пище налима начиная с 2-летнего возраста появляются сеголетки окуня, ерша, плотвы, уклей. Взрослые особи откармливаются преимущественно ершом и окунем. Интенсивность питания налима высока — за 9 месяцев нагула в Рыбинском водохранилище каждый хищник съедает количество пищи, равное трем собственным весам — 300% [Иванова, 1966].

В сибирских водохранилищах налим откармливается в основном непромысловыми рыбами: в Усть-Илимском — бычками (75%), ельцом и в меньшей степени хариусом; в Иркутском — бокоплавами, бычками и гольяном [Олифер, 1977; Тугаринская, Купчинская, 1977].

В пище сома в Саратовском водохранилище обнаружено 16 видов рыб. По удельному весу в пищевом комке хищников несколько выделяются густера и ерш, значительное место занимает также речной рак (35%) [Ермолин, 1980].

В Каховском водохранилище сом питается речными раками и мелкими непромысловыми видами рыб — бычками и тюлькой [Пробатов, 1967].

## ДОСТУПНОСТЬ КОРМА И ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ИМ ХИЩНЫХ РЫБ

Характеристика спектра питания хищных рыб и соотношение в них отдельных кормовых организмов, а также величина рационов не дают возможности оценить обеспеченность рыб кормом. Подробные исследования проведенные в Рыбинском водохранилище, показали, что интенсивность питания хищных рыб на различных биотопах неодинакова. Это свидетельствует о разной обеспеченности их пищей в отдельных зонах водохранилища. Щука наиболее интенсивно питается на высокопродуктивных биотопах прибрежья, на которых она нагуливается весной, после нереста. Судак откармливается в зоне затопленных русел рек. На этих биотопах, незначительных по площади, интенсивность питания щуки и суда-

ка в 1,5—3 раза больше, чем на прирусловой пойме, занимающей гораздо большую территорию водохранилища. Обеспеченность пищей хищных рыб даже на высокопродуктивных биотопах, куда щука и судак выходят на откорм только в определенные сезоны, в отдельные годы неодинакова. Определяется обеспеченность пищей хищников степенью доступности кормовых организмов: их численностью, размерами, распределением и т. д.

Весной щука нагуливается на мелководных участках. Обычно в период нереста в прибрежье собираются в значительном количестве различные виды рыб, в том числе плотва, которая по размерам наиболее доступна для щуки. Так, в мае многоводного 1961 г. щука питалась преимущественно плотвой, которая составляла 75% месячного рациона хищников. В маловодные годы прибрежные участки с нерестилищами фитофилов остаются незалитыми и значительных нерестовых скоплений рыб не наблюдается. Щука в такие годы нагуливается в более глубоководных районах (на прирусловой пойме). В связи с этим соотношение основных компонентов ее пищи меняется. В мае маловодного 1960 г. количество плотвы в рационе хищников было гораздо меньше, чем в многоводном 1961 г.— всего 48% месячного рациона. Уменьшение количества съеденной щукой плотвы в маловодном году значительно сократило величину месячного рациона. Если в 1961 г. за май щука съела количество пищи, равное 97% собственного веса, то в 1960 г. съеденная пища составила лишь 56% веса щуки [Иванова, 1977].

Судак в отличие от щуки весной нагуливается на глубоководных участках недалеко от своих нерестилищ. В этих же районах расположены и «озерные» места размножения ерша и снетка. Основная пища хищников в весенний период — нерестящиеся особи этих двух видов. В мае 1967 г., когда наблюдался довольно интенсивный подход производителей снетка к «озерным» нерестилищам, судак поедал их в большом количестве — до 48%; ерш составлял 32% рациона. В мае 1971 г. численность нерестовых стад снетка в этих районах была незначительной, так как производители не подошли к озерным нерестилищам. Судак перешел на потребление ерша — его количество в пище хищников возросло до 65%, а доля снетка сократилась до 11%. Замена одного кормового объекта другим в весенний период не повлияла на рацион хищников. Месячные рационы в эти годы были — 20 и 18% соответственно [Иванова, 1977].

Летом интенсивность питания судака, как правило, увеличивается. В этот период наиболее часто в пище хищников встречается молодь окуня. Однако ее потребление в отдельные годы неодинаково. Так, в августе 1968 г. при высокой концентрации молоди в водоеме судак поедал ее в большом количестве. Интенсивность его питания в этом месяце была высокой. Месячный рацион составил 61% от веса хищника. В августе 1967 г. молодь скоплений в водохранилище не сформировывалась, в связи с чем значительно сократилась ее доля в рационе хищников (до 28% в рационе рыб против 41% в августе 1968 г.). Одновременно наблюдалось сокращение количеств

на съеденной пищи до 19% от веса судака. Молодь окуня, по-видимому, можно считать излюбленным кормом судака в летний период. При повышенной концентрации этого вида в водоеме интенсивность питания хищников возрастает [Иванова, 1977].

Таким образом, существует сезонная зависимость между соотношением кормовых объектов и интенсивностью откорма хищников. У щуки она наиболее четко проявляется весной, у судака — во второй половине лета. Изменение интенсивности питания хищников в эти периоды зависит в основном от численности двух кормовых объектов — плотвы и молоди окуня. Повышенные концентрации плотвы на местах нагула щуки в весенний период приводят к увеличению интенсивности откорма хищников. Высокая численность молоди окуня во второй половине лета аналогичным образом влияет на питание судака. Следовательно, наличие или отсутствие излюбленных кормовых объектов определяет степень интенсивности жора хищников и количество съеденной ими пищи.

Излюбленные кормовые объекты хищных рыб после зарегулирования стока рек достигли очень быстро высокой численности в водохранилищах самого разного типа [Сыроватский, 1953; Бойцов, 1975; Ольшанская и др., 1977; и др.]. Обилие, повсеместное распространение малоценных видов рыб и в связи с этим увеличившаяся доступность корма способствовали увеличению темпа роста хищных рыб. В водохранилищах волжского, донского и днепровского каскадов заметно возросла скорость весового и линейного роста таких ценных в промысловом отношении хищников, как щука, судак, берш, сом и др. [Аутко, 1960; Доманевский, 1960а, б; Симонина, Вятчина, 1967; Тюняков, 1967а, б; и др.].

Возросла и численность хищников во вновь созданных водоемах по сравнению с реками, на которых образованы целые каскады водохранилищ. В первые годы после зарегулирования стока рек резко увеличивалась численность щуки. В Цимлянском водохранилище ее поголовье достигло наивысшей численности (3,7 млн. шт.) на второй год после заполнения. Известно, однако, что численность этого вида лимитируется в первую очередь условиями размножения, а они благоприятны для фитофилов только в первые годы образования искусственных водоемов. Поэтому численность щуки в водохранилищах очень быстро снизилась. В том же Цимлянском водохранилище уже через 10 лет после зарегулирования стока Дона численность щуки сократилась в 36 раз [Лапицкий, 1967]. Сходная картина наблюдалась и в других водоемах. На втором, третьем десятилетия существования водохранилищ начала возрастать численность берша и судака (в волжском каскаде, Цимлянском, Каховском и других водохранилищах), сома (в Цимлянском, Каховском) и налима (в Рыбинском, Куйбышевском и сибирских водохранилищах) — видов, условия размножения которых в водоемах с зарегулированным стоком благоприятны. В связи с разной численностью хищных рыб на отдельных этапах формирования водохранилищ влияние последних на ихтиофауну неоднозначно.



Наибольшее влияние на численность различных видов рыб щука оказывает на первом этапе формирования водохранилищ. В этот период она практически единственный хищник в водоемах. Поскольку в первые годы после заполнения наблюдается массовая вспышка численности самых разнообразных видов рыб, в том числе и промысловых, пища щуки очень разнообразна. Кроме того, в ее рационе велик удельный вес молоди ценных видов рыб. Так, в Куйбышевском водохранилище за летний период 1956—1957 гг. только выловленные промыслом 3,5 млн. экз. щуки и судака съели 23 млн. двухлеток леща и 8 млн. годовиков судака [Иванова, 1966]. В Цимлянском водохранилище в 1953 г. вся популяция щуки съела 274 млн. шт. сазана, леща, синца и судака [Доманевский, 1963]. Но даже при таком значительном выедании неполовозрелых особей ценных видов рыб щука не подорвала численности стад леща, сазана, синца и судака. Поколения первых лет образования водоема оставались ведущими в промысле в течение длительного периода. По мнению Л. Н. Доманевского, несмотря на значительное выедание промысловых рыб, щука даже в первые годы после зарегулирования стока реки была желательным компонентом в составе ихтиофауны Цимлянского водохранилища.

В последующие годы, когда численность промысловых видов рыб в водохранилищах снижается, хищники начинают потреблять преимущественно малоценных и сорных рыб. На II—III этапах формирования ихтиофауны наибольшее влияние на численность отдельных видов рыб в водохранилищах оказывают судак, берш и налим. Влияние хищных рыб на непромысловую ихтиофауну в эти периоды весьма существенно. Так, только выловленная часть стада взрослых особей щуки, судака, налима и окуня в Рыбинском водохранилище ежегодно съедает более 500 млн. шт. плотвы, окуня и ерша (34 тыс. ц.) [Иванова, 1966].

Сложившийся состав ихтиофауны в Рыбинском водохранилище при наличии 35—40% хищников можно признать выгодным с хозяйственной точки зрения. Хищные рыбы, ограничивая развитие малоценных видов, не подрывают запасов леща и судака. Поедая ерша, плотву, окуня, густеру, уклею и других рыб, хищники не только «защищают» кормовую базу промысловых рыб, но и превращают низкосортную рыбную продукцию в продукт более высокого качества, каким являются в водохранилищах щука, судак и налим.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ представленных материалов позволяет сделать заключение, что условия питания рыб разных экологических групп неравноценны.

Для леща в большинстве водохранилищ складываются очень сложные условия питания. Они, как правило, неблагоприятны для младших возрастных групп рыб на пойменных участках и значительно лучше для леща старших возрастных групп на русловых

частках. Однако для последних характерна большая вариабельность в обеспеченности пищей по отдельным плёсам, годам и периодам существования водохранилищ. В процессе относительно незначительных и более серьезных изменений, характерных для неустойчивых экосистем водохранилищ, лещу приходится постоянно адаптироваться к новым условиям питания. Ответной реакцией леща волжского каскада водохранилищ на неблагоприятные и нестабильные условия питания является снижение темпа роста и плодовитости, позднее созревание. Сказанное в определенной мере относится и к водохранилищам днепровского каскада, хотя географическое расположение этих водохранилищ определяет более высокий уровень биопродукционных процессов и лучшие условия питания и роста леща и других бентофагов.

В числе рассмотренных водохранилищ особое место занимает Цимлянское — уникальный водоем, в котором на фоне благоприятных естественных условий проведен комплекс научно обоснованных мероприятий, способствующих созданию весьма благоприятных условий питания бентофагов [Лапицкий, Мирошниченко, 1981].

При проведении биопродукционных расчетов, как правило, оцениваются резервы кормовых ресурсов для старших возрастных групп бентосоядных рыб и их молоди (зоопланктон). Учитывая, что условия питания младших возрастных групп леща в водохранилищах волжского каскада неблагоприятны, вопрос о кормовой обеспеченности молоди и бентосоядных рыб средних возрастных групп других, использующих в качестве кормовых угодий литоральную и сублиторальную зоны, стоит достаточно остро.

При определении резервов кормовых ресурсов важно исходить не только из представления о продукции тех или иных групп беспозвоночных, но и из их доступности для рыб [Яковлева, 1978] на разных этапах развития. Биопродукционные расчеты без знания особенностей экологии питания бентосоядных рыб на разных этапах онтогенеза дают, как известно, слишком ориентировочные представления о резервах кормовых ресурсов в водохранилищах.

Для планктофагов и хищников условия нагула в водохранилищах, особенно озерного и озерно-речного типов, значительно лучше, чем для бентофагов. Поэтому темп линейного и весового роста синца, чехони, судака, берша и других видов, а также их плодовитость в новых водоемах выше, чем в реках и озерах, на базе которых они созданы. Численность популяций большинства видов лимитируется в основном не особенностями их откорма, а другими факторами, среди которых основными являются условия размножения, связанные с уровнями, температурными и другими особенностями искусственных водоемов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аутко Б. Ф. Оценка состояния запасов щуки в Куйбышевском водохранилище по материалам 1958 и 1959 гг.— Тр. Татар. отд-ния ГОСНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 316—331.
- Бойцов М. П. Численность молоди рыб Ивановского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 93, с. 36—37.

- Буторин Н. В.* Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. 1969. 322 с.
- Бушман Л. Г., Потапова О. И., Лизенко Е. И.* Влияние трофических условий озер на биологические показатели крупной ряпушки.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. М.: Наука, 1977.
- Ващенко Д. М.* К вопросу о роли щуки в подавлении численности малоценных и сорных рыб в водохранилищах.— Тр. НИИ рыб. хоз-ва Укр. АСХН, 1958, № 11, с. 225—230.
- Ващенко Д. М.* Сравнительная оценка роли хищных рыб — щуки, судака и окуня в формировании ихтиофауны днепровских водохранилищ.— *Вопр. экологии*, 1962, т. 5, с. 22—23.
- Вебер Д. Г., Кулакова О. М.* О росте некоторых видов рыб в разных зонах загрязнения Выгозера.— В кн.: Тез. отчет. сес. Учен. совета Сев. НИОРХ по итогам н.-и. работ за 1971 г. 1972, с. 100—102.
- Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956. 253 с.
- Винберг Г. Г., Ляхнович В. П.* Удобрение прудов. Минск, 1965. 271 с.
- Винберг Г. Г., Меньшуткин В. В.* Значение математического моделирования для разработки научных основ рационального использования биологических ресурсов пресных вод.— В кн.: Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Л.: Наука, 1974, вып. 1.
- Владимирова К. С., Гак Д. З., Гурвич В. В.* и др. Продукция сообществ водных организмов на разных трофических уровнях и биотический баланс Киевского водохранилища.— В кн.: Киевское водохранилище. Киев: Наук. думка, 1972, с. 402—410.
- Воробьев В. П.* Бентос Азовского моря.— Тр. АзЧерНИРО, 1949, вып. 13, с. 1—129.
- Вятчанина Л. И., Луговая Т. В., Озинковская С. Т., Ульман Э. Ж.* Рыбохозяйственное состояние днепровских водохранилищ и пути повышения их рыбопродуктивности.— В кн.: Рыбное хозяйство: Респ. межвед. темат. науч. сб., 1976, вып. 23, с. 50—57.
- Гаевская Н. С.* Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических осов рыбного хозяйства.— В кн.: Трофология водных животных. М.: Наука, 1973, с. 24—48.
- Гладких А. П.* Питание рыб Горьковского водохранилища.— *Изв. ГОСНИОРХ*, 1965, т. 59, с. 180—207.
- Гордеев Н. А., Пермитин И. Е.* О динамике видового состава и численности рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1968, вып. 16(19), с. 108—125.
- Григораш В. А.* Закономерности питания некоторых карповых рыб на ранних этапах онтогенеза. М.: Изд-во МГУ, 1968. 14 с.
- Гурова Л. А., Величко А. Н., Кудимов М. Ю.* Кормовая база рыб Ивановского и Угличского водохранилищ в 1976—1977 гг.— В кн.: Рыбные запасы Ивановского и Угличского водохранилищ и их использование, 1980, с. 17—31.
- Дадикян М. Г.* Об обеспеченности кормом и коэффициенте упитанности как ее критерии.— *Вопр. ихтиологии*, 1967, т. 7, вып. 2(43), с. 338—348.
- Дементьева Т. Ф.* Методика изучения влияния естественных факторов на численность азовской хамсы.— Тр. ВНИРО, 1958, т. 34, с. 30—63.
- Доманевский Л. Н.* Влияние хищников на формирование ихтиофауны Цимлянского водохранилища.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по типологии и биологии обоснования рыбохоз. использования внутр. вод южной зоны СССР. 1960а, с. 86—87.
- Доманевский Л. Н.* Рост численности берша в Цимлянском водохранилище.— *Науч.-техн. биол. ГосНИОРХ*, 1960б, № 12, с. 3—4.
- Доманевский Л. Н.* Промыслово-биологическая характеристика щуки Цимлянского водохранилища: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1963. 19 с.
- Дука Л. А.* Количественные показатели питания черноморской хамсы.— Тр. Севастоп. биол. станции, 1964, т. 15, с. 326—340.
- Егерев И. Е., Миловидов В. П., Миловидова Г. Ф.* Макрозообентос и питание рыб.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 32—41.
- Егерев И. В., Щукина А. А.* Питание рыб на мелководьях Куйбышевского водо-

- хранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное значение мелководий волжских водохранилищ. Л., 1974, с. 117—127.
- Грэмеева Е. Ф.* Этапы развития леща Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1960, вып. 28, с. 79—106.
- Гролин В. П.* Питание и степень использования рыбами кормовых ресурсов водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1980, т. 18, с. 63—76.
- Желтенкова М. В.* Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности.— Тр. ВНИРО, 1964, т. 50, с. 89—109.
- Желтенкова М. В.* Особенности нагула рыб и некоторые проблемы рационального использования природных ресурсов водоемов.— В кн.: Трофология водных животных, итоги и задачи. М.: Наука, 1973, с. 276—298.
- Житенева Т. С.* О питании леща в Рыбинском водохранилище.— Тр. Биол. ст. Борк АН СССР, 1958а, вып. 3, с. 259—272.
- Житенева Т. С.* О питании леща в Углинском и Ивановском водохранилищах.— Бюл. Ин-та биологии водохранилища, 1958б, № 2, с. 31—32.
- Житенева Т. С.* К вопросу о доступности фитофильной фауны для двухлеток леща.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: Наука, 1970, № 3, с. 7—9.
- Житенева Т. С.* О питании леща Ивановского водохранилища в зоне сбросных вод Конаковской ГРЭС.— Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 5, с. 67—73.
- Житенева Т. С.* О доступности фитофильной фауны для трех-четырёхлеток леща Ивановского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: Наука, 1972, № 9, с. 28—30.
- Житенева Т. С.* Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища. II.— Информ. бюл. ИБВВ, 1980, № 48, с. 37—41.
- Житенева Т. С.* Потребление лещом *Abramis brama orientalis* Oligochaeta на разных биотопах Рыбинского водохранилища.— Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 2 (127), с. 272—278.
- Житенева Т. С.* Особенности питания леща на биотопе серого ила в разных плесах Рыбинского водохранилища. М., 1982.
- Житенева Т. С., Сеитов В. П.* К методике установления этапов развития в позднем онтогенезе (*Abramis brama* L.) в Рыбинском водохранилище. Рук. деп. в ВИНТИ, 1981.
- Заика В. Е., Островская Н. А.* Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб.— Вопр. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 1 (72), с. 101—109.
- Заика В. Е., Островская Н. А.* Показатели пищевой обеспеченности личинок рыб. Процент питающихся потребителей при неустановившемся режиме питания: Среднее время поиска пищи.— Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 137—147.
- Законнов В. В.* Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1981, № 51, с. 68—72.
- Закора Л. П.* Изменение спектров питания некоторых массовых видов рыб Волгоградского водохранилища в процессе развития их кормовой базы.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 165—182.
- Закора Л. П.* Питание рыб.— В кн.: Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Саратов. ун-т, 1980, с. 106—142.
- Зарянова Е. Б.* Воспроизводство щуки в первые годы становления Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 243—259.
- Зимбальевская Л. Н.* Закономерности формирования фауны зарослей высшей водной растительности Днепра и его водохранилищ.— В кн.: Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Наук. думка, 1967, с. 249—269.
- Иванова М. Н.* Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1966. 17 с.
- Иванова М. Н.* Соотношение кормовых объектов в пище щуки и судака и интенсивность их нагула.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1977, № 34, с. 47—51.
- Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наук. думка, 1977. 272 с.

- Ивлев В. С., Зонов А. И.* Метод определения выживаемости пелагических личинок рыб в зависимости от обеспеченности их пищей.— Тр. Севастоп. биол. станции, 1964, т. 15, с. 279—288.
- Ильина Л. К.* Состояние стад промысловых рыб Ивановского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1966, вып. 10(13), с. 182—192.
- Карзинкин Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. Л.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.
- Коган А. В.* Материалы по питанию синца, сазана и леща в Цимлянском водохранилище.— Изв. ВНИОРХ, 1958, т. 45, с. 178—189.
- Коган А. В.* О возрастных и сезонных изменениях в питании леща.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 1, с. 165—181.
- Коган А. В., Зайцева Е. М.* Питание тюльки Куйбышевского водохранилища.— Вопр. ихтиологии, 1974, т. 15, вып. 3(86), с. 477—482.
- Кожевников Г. П., Лесникова Т. В.* Рыбохозяйственное значение мелководий Горьковского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное значение мелководных волжских водохранилищ. Л., 1974, т. 89, с. 67—81.
- Кондур Л. В.* Питание и пищевые отношения некоторых видов рыб Кайракумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1975. 18 с.
- Коханова Г. Д., Менюк Н. С.* Кормовая база для рыб-бентофагов Киевского водохранилища.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1980, вып. 30, с. 78—82.
- Кражан С. А., Харитонова Н. Н., Бенько К. И.* и др. Количественная динамика зоопланктона и зообентоса в нагульных прудах Украины при разной плотности посадки рыб.— Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 1, с. 40—47.
- Кузнецов В. А.* Распределение нерестилищ и эффективность размножения язя, плотвы и леща в Свяжемском заливе Куйбышевского водохранилища.— Зоол. журн., 1974, т. 48, вып. 4, с. 567—572.
- Кузнецов Е. А.* Влияние прудовых рыб с различным типом питания на развитие планктонных бактерий.— Вопр. ихтиологии, 1980, т. 20, вып. 1(20), с. 109—121.
- Курдин В. П.* Классификация и распределение грунтов. Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 25—37.
- Лапицкий И. И.* Цимлянское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 102—119.
- Лапицкий И. И.* Динамика запасов и уловов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища за 1963—1965 гг.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 3, с. 117—130.
- Лапицкий И. И.* Биопродукционные возможности Цимлянского водохранилища и степень использования кормовых ресурсов рыбами.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1974, т. 8, с. 83—115.
- Лапицкий И. И., Мирошниченко М. П.* Биологические ресурсы Цимлянского водохранилища, их состояние и резервы повышения его рыбопродуктивности.— В кн.: Тез. докл. IV съезда ВГБО. Киев: Наук. думка, 1981, с. 60—61.
- Луговая Т. В.* Особенности роста щуки в Кременчугском водохранилище.— В кн.: Рыбное хоз-во. Респ. межвед. темат. науч. сб., 1967, вып. 4, с. 34—35.
- Луговая Т. В.* О рационах щуки в Кременчугском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1971, № 7, вып. 2, с. 5—8.
- Лукин А. В.* Основные черты экологии осетровых в Средней Волге.— Тр. Татар. отд-ния ВНИОРХ, 1949, вып. 5, с. 3—61.
- Ляхнович В. П.* Соотношение кормовой биомассы и рыбопродукции в кормовых прудах.— Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961, т. 11, с. 299—308.
- Максимова Г. Д.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ивановского и Угличского водохранилищ.— В кн.: Рыбное хозяйство Калининской области. М., 1974, с. 125—139.
- Максимова Л. П.* Питание и степень использования естественных и искусственных кормов гибридами карпа с амурским сазаном.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 51, с. 65—95.
- Мелководья Кременчугского водохранилища.* Киев: Наук. думка, 1979. 282 с.
- Миловидов В. П.* Макробентос мелководий Куйбышевского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 111—116.

- Мирошниченко М. П.* Состояние и степень использования донных кормовых ресурсов бентофагами Цимлянского водохранилища.— *Вопр. ихтиологии*, 1979, т. 19, вып. 4(117), с. 655—663.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах.— *Тр. Ин-та биологии водохранилищ*, 1961, вып. 4(7), с. 49—177.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Столбунова В. Н.* О неравномерности распределения зоопланктона в верхневолжских водохранилищах.— *Тр. ИБВВ АН СССР*, 1982, вып. 45(48), с. 88—100.
- Небольсина Т. К.* Качественная и количественная оценка питания леща, густеры, плотвы Волгоградского водохранилища в 1962—1964 гг.— *Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ*, 1965, т. 8, с. 108—127.
- Небольсина Т. К.* Биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его продуктивности.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1978, т. 138, с. 83—96.
- Небольсина Т. К.* Биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища и величина использования кормовых ресурсов рыбами.— В кн.: *Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища*. Саратов, 1980, с. 185—225.
- Нецваленко С. П.* Донная фауна мелководий Волгоградского водохранилища.— В кн.: *Рыбохозяйственное значение мелководных волжских водохранилищ*. Л., 1974, т. 89, с. 188—194.
- Нецваленко С. П.* Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища.— *Тр. Саратов. ун-та*, 1980, с. 93—105.
- Николаев И. И.* Планктон как фактор распределения и продуктивности планктоноядных рыб Балтийского моря.— В кн.: *Тр. Совещ. по динамике численности рыб*. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 364—374.
- Никольский Т. В.* О закономерностях внутривидовых отношений у пресноводных рыб.— *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1949, т. 54, вып. 1, с. 3—17.
- Оливари Г. А.* Макробентос Киевского водохранилища.— В кн.: *Киевское водохранилище*. Киев: Наук. думка, 1972, с. 364—387.
- Олифер С. А.* Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1977, т. 115, с. 65—96.
- Ольшанская О. Л., Вершинин Н. В., Толмачев В. Н.* и др. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1977, т. 115, с. 97—138.
- Панов Д. А.* Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище.— В кн.: *Биология рыб волжских водохранилищ*. М.; Л.: Наука, 1966, вып. 10(13), с. 51—75.
- Пардаев Ш.* Зоопланктон Нурекского водохранилища и его использование личинками и мальками рыб в первые годы наполнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980.
- Пирожников П. Л.* Кормовая база и рыбопродуктивность Волгоградского водохранилища.— *Изв. ВНИОРХ*, 1954, т. 34, с. 230—265.
- Пирожников В. Л.* Биологические ресурсы водохранилищ: (История изучения, состояние, рыбохозяйственное значение).— *Изв. ГосНИОРХ*, 1972, т. 77, с. 5—78.
- Платонова О. П.* Питание хищных рыб в Свяжском заливе Куйбышевского водохранилища.— В кн.: *Результаты комплексного изучения фауны Свяжского залива Куйбышевского водохранилища в период ее формирования*. Казань, 1965, с. 111—151.
- Платонова О. П.* Питание бентосоядных рыб Куйбышевского водохранилища.— *Учен. зап. Казан. ун-та*, 1966, т. 123, кн. 7, с. 59—102.
- Половкова С. И., Пермитин И. Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов.— В кн.: *Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб*. Ярославль, 1981, с. 6—21.
- Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
- Поддубный А. Г., Баканов А. И.* О количественной оценке выедания бентоса рыбами.— *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, вып. 6(125), с. 888—896.

- Пробатов С. Н.* Некоторые особенности промыслового использования рыбных запасов Каховского водохранилища.— Рыб. хоз-во, 1967, вып. 3, с. 109—114.
- Пробатов С. М., Ващенко Д. М., Ульман Э. Ж.* Сазан Каховского водохранилища.— Рыб. хоз-во, 1973, № 17, с. 57—64.
- Пушкин Ю. А.* Воткинское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь.* Л.: Наука, 1972, с. 176—193.
- Симонова Л. Г., Вятчина Л. И.* Значение судака в рыбном хозяйстве Кременчугского водохранилища.— Рыб. хоз-во, 1967, вып. 4, с. 16—19.
- Силюкова В. И.* Питание и пищевые взаимоотношения личинок рыб Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: ИНБЮМ АН УССР, 1973, 16 с.
- Сыроватский И. Я.* О биологической роли и рыбохозяйственном значении судака в водохранилищах.— Зоол. журн., 1953, т. 32, № 3, с. 480—483.
- Тугаринская П. Я., Курчинская Е. С.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Байкало-Ангарского бассейна. Новосибирск: Наука, 1977, 104 с.
- Тюняков В. М.* Промыслово-биологическая характеристика судака Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967а, т. 3.
- Тюняков В. М.* Биология и промысел берша в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967б, т. 3, с. 90—106.
- Тюняков В. М.* Питание берша и пищевые взаимоотношения его с судаком в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1975, т. 9, с. 95—113.
- Тюняков В. М., Коваль В. П.* Особенности сезонного питания судака в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1979, т. 9, с. 114—123.
- Фенюк В. Ф.* Донная фауна Ивановьковского и Угличского водохранилищ.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, вып. 1(4), с. 139—160.
- Цеев Я. Я., Оливари Г. А., Гусынская С. А.* Кормовая база рыб Каховского и Кременчугского водохранилищ и возможности рыбохозяйственного использования их мелководий.— В кн.: Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Нук. думка, 1967.
- Цыплаков Э. П.* Лещ.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 68—113.
- Цыплаков Э. П.* Рыбохозяйственное значение мелководий зоны Куйбышевского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 138—150.
- Чванкина М. А.* Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище.— Учен. зап. Ярослав. пед. ин-та, 1957, вып. 31(41), с. 135—164.
- Чумаков В. К.* Рост рыб Саратовского водохранилища.— В кн.: Основные направления рыбохозяйственного освоения Саратовского водохранилища. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1980а, с. 56—63.
- Чумаков В. К.* Динамика численности и состояние запасов основных промысловых рыб.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1980б, т. 18, с. 82—90.
- Яблонская Е. А.* Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек.— Тр. ВНИРО, 1955, т. 31, вып. 1, с. 151—199.
- Яковлева А. Н.* Кормовые ресурсы и рыбопродуктивность волжских водохранилищ.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 138, с. 60—82.
- Яковлева В. Н.* Общая характеристика биопродукционных процессов.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1980, т. 18, с. 90—99.
- Allen K. R.* The trout population of the Horokivi River; an investigation of the fundamentals of propagation growth and survival.— Rep. Fish. New Zealand, 1945, p. 33—40.
- Allen K. R.* The Horokivi stream. A study of a trout population.— New Zealand Mar. Dep., Fish. Bull., Wellington, 1951, vol. 10.
- Cooper D. C.* Enhancement of net primary productivity by herbivore grazing in aquatic laboratory microcosms.— Limnol. and Oceanogr., 1973, vol. 18, N 1.
- Cerking S. D.* The food turnover of a Bluegill population.— Ecology, 1954, vol. 35(4), p. 88—490.
- Cerking S. D.* Timeng and magnitude of the production of a Bluegill Sunfish population and its food supply.— Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol., 1964, Bd. 14, S. 213—219.
- Mann K. H.* The pattern of energy flow in the fish and invertebrata fauna of the River Thames.— Verh. Intern. theor. und angew. Limnol., 1969, Bd. 15, S. 485—495.

# ФОРМИРОВАНИЕ ИХТИОФАУНЫ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

А. С. СТРЕЛЬНИКОВ, В. М. ВОЛОДИН, М. М. СМЕТАНИН

Зарегулирование речного стока при создании водохранилищ вносит значительные изменения в исторически сложившиеся условия существования рыб. Резко меняются гидрологический, термический, гидробиологический режимы и фактически заново происходит формирование запасов рыб и их кормовых ресурсов, что, в свою очередь, сопровождается глубокой перестройкой ранее существовавших ихтиоценозов. Такая перестройка влечет за собой существенные изменения не только в самом ихтиоценозе, в его структуре, количестве доминирующих форм, но и в росте отдельных видов рыб, структуре их популяции, условиях размножения, созревании особей, продолжительности их жизни, темпе убыли особей. Все это в итоге определяет специфику динамики численности рыб в новых условиях существования. Наиболее существенное влияние гидростроительство оказывает в первую очередь на популяции ценных проходных рыб — осетровых, лососевых и др. В мировой литературе имеется множество публикаций, показывающих нарушения, которые произошли в структуре стад этих видов, в изменении ареалов их пищевых и нагульных миграций. Наряду с отрицательными создание водохранилищ имеет и положительные стороны. Уловы рыбы в водохранилищах, как правило, превышают вылов местной рыбы, обитавшей в реке до гидростроительства. В Куйбышевском водохранилище, например, они выше в 2,5—3 раза, в Каховском — в 4 раза, в Рыбинском — в 5—6 раз, в Кременчугском — в 12 раз [Кудерский, 1974]. Это связано с быстрым развитием в них эврибионтных рыб лимнофильного комплекса. Такая перестройка ихтиоценозов характерна для водохранилищ всех географических зон [Лапицкий, 1970; Кожевников, 1978; Ольшанская, 1975].

Плотины водохранилищ создали преграду для проходных осетровых, лососевых, сельдевых и карповых рыб, достигавших в прошлом среднего и даже верхнего течения рек. Вместе с тем и проникающие через рыбопропускные сооружения проходные, а также туводные речные лито- и псамофильные рыбы в водохранилищах обычно не находят благоприятных условий для размножения вследствие слабой проточности и заиления грунтов. Поэтому если они и продолжают существовать в водохранилищах, то численность их весьма невелика, и они обитают главным образом в верховьях, где сохраняются повышенная проточность и песчано-галечные грунты.

Процесс формирования фауны в водохранилищах чрезвычайно сложен и сопровождается не только выпадением отдельных видов



из состава ихтиофауны, но и значительным развитием внутривидовой дифференциации. Имеющиеся литературные данные [Лапицкий, 1970; Никаноров, 1975; Ефимова, 1975; Буторин и др., 1975; Кожевников, 1978] свидетельствуют о том, что после создания водохранилищ, особенно в первые годы их существования, произошло обеднение видового состава ихтиофауны. Так, в Цимлянском водохранилище в первый год его заполнения было обнаружено всего 34 вида рыб, относящихся к 10 семействам [Дрягин и др., 1954], тогда как для бассейна Дона Л. С. Бергом [1948, 1949] указывается 64 вида рыб, принадлежащих к 14 семействам. На 15-й год наполнения, по сведениям Лапицкого [1970], в Цимлянском водохранилище уже насчитывалось 44 вида рыб, относящихся к 10 семействам. Таким образом, за 15-летний период из этого водоема исчезло 20 видов рыб из 64, отмеченных Л. С. Бергом. Следует заметить, однако, что многие из проходных и солоноватоводных рыб и раньше, редко заходили в район среднего течения Дона, а такие, как голец, переднеазиатская щиповка, гальян, верховки, переместились, по сведениям А. В. Федорова [1960], в верховья Дона.

Аналогичное изменение состава ихтиофауны произошло и в других водохранилищах. Так, в водохранилищах Узбекистана [Камилов, 1973] в настоящее время зарегистрировано 42 вида рыб, тогда как в реках, на которых они построены (Сырдарья, Зарафшан, Кашкадарья и Сухандарья), обитало 58 видов рыб. При этом из этих 42 видов только 32 являются аборигенными, а 11 акклиматизированы. Число видов в водохранилищах Узбекистана уменьшалось также в основном за счет выпадения реофильных форм. Это — османы, чешуйчатый и голый, губачи одноцветный и серый, а также некоторые виды осетровых и лососевых рыб.

В Красноярском водохранилище, фауна которого формировалась за счет рыбного населения Енисея и его поймы, по сведениям О. Л. Ольшанской [1975], также наблюдается быстрое исчезновение реофильных видов — стерляди, осетра, нельмы, тайменя, ленка и др. К 1971 г., т. е. через 4 года после создания водохранилища, из 29 ранее обитавших здесь видов рыб осталось только 10: щука, плотва сибирская, елец сибирский, язь, карась золотой, карась серебряный, налим, окунь, ерш и акклиматизированный лещ. Однако в водохранилищах со значительной проточностью, например Иркутском, в котором скорости течения, по данным О. М. Кожовой [1964], достигают 0,8—0,9 м/с, реофилы сохранились, хотя и не в полном составе. Более того, основным промысловым видом этого водоема [Тугарина, 1964] стал хариус.

Фауна волжско-камских водохранилищ, по сведениям Г. П. Кожевникова [1978], в настоящее время состоит из 70 видов и разновидностей рыб, принадлежащих к 17 семействам. По отдельным водохранилищам общее число видовых форм распределяется следующим образом:

Иваньковское — 33, Куйбышевское — 47, Угличское — 29, Саратовское — 40, Рыбинское — 38, Волгоградское — 53, Горьковское —

Камское — 33, Череповецкое — 27, Воткинское — 31, Чебоксарское — 38, Нижне-Камское — 33.

Ихтиофауна волжских водохранилищ, как и Цимлянского [Гордеев, Ильина, 1977; Федоров, 1960; Лапицкий, 1970], первоначально формировалась в основном за счет рыб четырех фаунистических комплексов: бореально-равнинного, понтокаспийского пресноводного, третичного равнинного пресноводного и арктического пресноводного. Затем, как и в Цимлянском водохранилище, вследствие акклиматизационных работ в водохранилища волжского каскада — Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское, Ивановское — попали виды и китайского равнинного фаунистического комплекса. По мере проникновения морской фауны из Черного и Каспийского морей в водохранилищах Дона и Волги появились представители понтокаспийского морского фаунистического комплекса (игла-рыба, каспийская тюлька). Тем не менее в процессе формирования ихтиофауны преобладающее развитие получили представители бореально-равнинного и понтокаспийского пресноводных фаунистических комплексов. В современный период они, по данным Н. А. Гордеева, Л. К. Ильиной [1977], составляют основу уловов во многих водохранилищах волжского каскада: в Ивановском — 33,5%, в Угличском — 30, в Рыбинском — 58,1, в Горьковском — 53, в Куйбышевском — 69, в Волгоградском — 58%.

Доминирующее положение в водохранилищах заняла группа фитофильных видов рыб (лещ, густера, синец, сазан, плотва, щука, караси серебряный и золотой, язь и др.), которые составляют от 70 до 85% общего числа обитающих в водохранилищах видов. Большую хозяйственную ценность в водохранилищах представляет особая экологическая группа, объединяющая два вида рыб. Это судак и берш, производители которых строят гнезда и охраняют икру. Из них судак наиболее широко распространен в водохранилищах. В Рыбинском, например, его уловы составляют 15—20% годовой добычи рыбы.

Из пелагиалов в водохранилищах наиболее многочисленны чехонь и тюлька, а из представителей арктического пресноводного комплекса наибольшее хозяйственное значение имеют налим и снеток, численность которых наиболее высока в водохранилищах Верхней Волги.

С созданием водохранилищ появилась возможность широких акклиматизационных мероприятий. Опыт акклиматизационных работ свидетельствует о том, что при удачном подборе интродуцируемых видов эффективность от акклиматизации рыб может быть очень высокой. Так, акклиматизация леща и судака в Бухтарминском водохранилище позволила значительно увеличить добычу рыбы в этом водоеме [Ерещенко, Исмуханов, 1975]. Уловы рыбы в Капчагайском водохранилище в настоящее время состоят на 90% из акклиматизированных видов, среди которых наиболее важное значение имеют судак, сазан и лещ [Ерещенко, 1975]. Успешно акклиматизированы рыбец и шемай в Ткибульском и Тбилиском водохранилищах, где, по сведениям О. Г. Бургуладзе [1972],

через 4–5 лет после вселения они составили 80% общих уловов рыб и обеспечили рыбопродуктивность этих водоемов порядка 10–15 кг/га.

В современный период при планировании акклиматизационных работ большое внимание уделяется растительноядным видам — белому амуру и белому толстолобику, которые зарекомендовали себя не только как хорошие мелиораторы зарастающих водоемов, но и как рыбы с высоким темпом линейного и весового роста и отличными вкусовыми качествами. Особенно удачной была интродукция этих видов в водохранилища Узбекистана [Камилов, 1973] и в Каховском водохранилище, где уловы этих видов достигали 3000 ц. В Цимлянском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах (табл. 1) пока не удалось создать численно больших стад этих видов. Рост численности рыб амурского комплекса во многих южных водохранилищах сдерживается отсутствием условий размножения, и рост их стад идет только за счет искусственного воспроизводства в НВХ.

Менее успешной была акклиматизация пеляди в водохранилищах Верхней Волги, где пока не удалось создать ее достаточно мощных самовоспроизводящихся популяций. Уловы пеляди в них пока незначительны. Так, в Рыбинском водохранилище максимальный улов, зарегистрированный в 1979 г., был всего 23,2 ц.

Довольно успешно прошла акклиматизация судака в Кайракумском, Фархадском, Хаузханском водохранилищах, где он стал промысловым видом.

В некоторые водохранилища Сибири (Братское, Красноярское) вселяли лещ, однако уловы его здесь пока незначительны [Мамонтов, 1977; Ольшанская, 1975]. Попытка интродукции сиговых (нельмы, чудского сига, сига лудоги, сига нельмушки) в водохранилища Верхней Волги также не увенчалась успехом [Кожевников, 1978]. Фауна большинства водохранилищ все еще находится в стадии формирования, о чем свидетельствует новое постепенное увеличение числа видов после первой стадии их уменьшения. В отдельных водохранилищах до сих пор наблюдаются сукцессионные процессы в составе ихтиофауны, особенно в группе рыб-планктофагов. Еще не закончился процесс локализации стад многих видов, продолжает сокращаться численность реофилов. Принято считать [Лапицкий, 1970; Поддубный, 1971; Пирожников, 1976; Гордеев, Ильина, 1977], что к настоящему времени фауна относительно старых водохранилищ находится на третьем этапе формирования, характеризующемся относительной стабильностью кормовой базы и состава ихтиофауны. Однако процесс стабилизации происходит чрезвычайно медленно и, видимо, еще далек от завершения, о чем свидетельствует значительная изменчивость морфологической и генетической структуры популяции рыб [Кудерский, наст. сб.].

Структура популяций рыб в водоемах с хорошо развитым промыслом и сильными колебаниями численности отдельных поколений довольно изменчива.

ТАБЛИЦА 1. Вылов (ц) акклиматизированных растительноядных рыб из водохранилищ СССР [по: Исаев, Карпова, 1980]

Водохранилище и вид рыб	1966— 1974 гг.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1978 г.
Большое (бассейн Азовского моря), толстоло- бик белый	—	—	34	78	33
амур белый	—	—	11	1	—
Бугуньское, толстолобик белый	3	—	—	—	20
амур белый	—	—	5	—	—
Веселовское, толстолобик белый	41	26	33	23	58
Джизакское, толстолобик белый	—	—	—	233	—
Днепродзержинское, толстолобик белый	—	—	17	—	1
Дубассарское, толстолобик белый	—	—	1	12	8
Запорожское, толстолобик белый	7	6	15	41	19
амур белый	—	—	—	5	3
Каховское, толстолобик белый	265	57	315	918	3070
амур белый	3	4	5	4	6
Кайракумское, толстолобик белый	—	—	—	14	2
Капчагайское, амур белый	7	—	3	7	3
Краснодарское, толстолобик белый	—	—	—	3	146
амур белый	—	—	—	1	—
Кучурганское, толстолобик белый	2	—	16	132	41
Куйбышевское, толстолобик белый	141	35	6	9	—
амур белый	2	—	—	—	—
Кременчугское, толстолобик белый	—	—	—	1	33
Каневское, толстолобик белый	—	—	—	5	2
Киевское, толстолобик белый	—	5	2	4	1
Ладыженское, толстолобик белый	—	—	7	16	35
Отказненское, толстолобик белый	279	212	464	50	—
амур белый	—	7	—	—	—
Печенежское, толстолобик белый	—	—	2	4	14
амур белый	—	—	2	37	—
Пролетарское, толстолобик белый	192	43	38	25	260
Тадженское, амур белый	2	4	16	3	—
толстолобик белый	41	270	22	27	—
Хаузханское, амур белый	1 016	317	568	576	—
толстолобик белый	15 031	2921	2895	2680	—
Цимлянское, толстолобик белый	13	28	142	239	182
Чардарьинское, толстолобик белый	22	38	69	108	10
амур белый	3	8	17	32	4
Чограйское, толстолобик белый	—	—	—	—	5
Шапсутское, толстолобик белый	342	98	24	431	573
амур белый	—	—	0,2	—	2

*Лещ* — наиболее многочисленный и основной промысловый вид водохранилищ Волги, Днепра и Дона, а также некоторых водоемов Казахстана и Сибири, где он успешно акклиматизирован. Сравнительно быстрый процесс формирования высокочисленных популяций леща в водохранилищах Волги и Днепра, а также в Цимлян-

ском водохранилище был обусловлен значительными по величине и биологически разнородными исходными стадами.

В настоящее время популяция леща во всех водохранилищах Волги состоит из большого числа поколений, значительно различающихся по численности, соотношению полов, темпу роста и другим параметрам, постоянно изменяющимся под воздействием среды обитания. Каждое поколение, в свою очередь, неоднородно вследствие разнокачественности особей, входящих в его состав.

Во всех водохранилищах [Остроумов, 1955; Лапицкий, 1970; Цыплаков, 1972; и др.] резкое увеличение численности леща стало наблюдаться уже в первые годы после их заполнения, что было вызвано благоприятными условиями размножения и выживания молоди. Так, в Рыбинском водохранилище, по данным А. А. Остроумова [1955], наиболее многочисленными были поколения леща 1942, 1946 и 1951 гг. рождения. Следовательно, в этом водоеме значительное по численности поколение леща появилось уже на втором году после начала его наполнения.

Проведенное нами исследование [Стрельников и др., 1982] динамики численности поколений леща в Рыбинском водохранилище показало, что после 1951 г. наиболее урожайными были поколения 1953, 1954, 1955 гг. Численность промысловой части поколения 1953 г. достигала 2,5 млн. экз. особей. Для последующих лет характерны средние по численности и малочисленные поколения, промысловая часть которых колеблется в пределах 1,3—1,6 млн. экз. и по ихтиомассе может обеспечить стабильные уловы порядка 8,5—12 тыс. ц в год.

В Цимлянском водохранилище, по данным И. И. Лапицкого [1970], в течение 15 лет появилось только три мощных поколения леща. Первое — в 1952 г., сразу после создания водохранилища, затем в 1955 и 1963 гг. В Волгоградском водохранилище [Волгоградское водохранилище, 1980] мощные поколения леща появились также в первые годы после его наполнения. Последующие поколения были относительно немногочисленными, и новое высокоурожайное поколение отмечено лишь в 1970 г.

Таким образом, формирование популяций леща в большинстве водохранилищ было предопределено появлением в первые годы после их создания мощных по численности поколений, обеспечивших в дальнейшем образование значительного стада производителей, которое способствовало относительно стабильному воспроизводству и высоким уловам этого вида на протяжении длительного времени. По расчетам И. И. Лапицкого [1970], например, в Цимлянском водохранилище за счет поколения 1952 г. было получено более 100 тыс. ц товарной продукции леща.

При акклиматизации леща в водохранилищах Казахстана и Сибири в некоторых из них был получен быстрый и значительный эффект. Наиболее успешно прошла акклиматизация леща в Бухтарминском водохранилище. По данным В. И. Ерещенко [1975], лещ, акклиматизированный в этом водоеме в 1959 г. в количестве 38,4 тыс. экз., уже в 1960 г. дал многочисленное потомство и в

1965 г. стал объектом промысла. В 1973 г. его уловы достигли 19,8 тыс. ц.

Лещ имеет большое промысловое значение в Новосибирском водохранилище, где он также был акклиматизирован и достиг высокой численности. Однако, как отмечают Л. А. Благовидова и др. [1977], резкое уменьшение биомассы бентоса при высокой численности популяции послужило причиной ухудшения темпа роста леща в этом водоеме.

В Иркутском водохранилище лещ прижился, но стадо его малочисленно и характеризуется низким темпом роста, что, по мнению П. Я. Тугариной [1977], связано с холодноводностью водоема.

По данным Р. Г. Пушкиной [1977], в последние годы заметно возрастает количество леща в Братском водохранилище, однако промысловой численности он здесь еще не достиг.

Большое промысловое значение имеет лещ в водохранилищах юга Казахстана и Узбекистана [Кузнецова-Короткова, 1980; Камиллов, 1973]. Наиболее существенны его уловы в Капчагайском, Бугуньском и Чардарьинском водохранилищах. Однако в этих водоемах, в основном ирригационного назначения, воспроизводство и численность леща лимитируются особенностями водного режима, а также значительной гибелью молоди, попадающей в водозаборные сооружения.

По мере формирования популяций леща в водохранилищах происходят значительные изменения их возрастной структуры, сроков полового созревания и плодовитости.

Не оставался стабильным и темп линейного и весового роста леща в водохранилищах. В некоторых из них (Иваньковском, Угличском, Рыбинском) он ухудшился по сравнению с речными условиями [Себенцов, Мейснер, 1947; Остроумов, 1959а], в других (Куйбышевском и Волгоградском) заметно улучшился. Однако в последующие годы и в этих водохранилищах стало наблюдаться снижение линейных и весовых приростов у рыб в возрасте старше 3 лет [Лукин, 1960; Егерева, 1964; Цыплаков, 1964]. В Цимлянском водохранилище темп роста леща по сравнению с речным периодом [Маркелова, 1958] также значительно увеличился. Затем с 1953 по 1958 г. стал постепенно снижаться, а в последующий период вновь повысился [Трифонов, 1967]. Очень резко увеличился темп роста леща в Дубоссарском водохранилище [Бызгу и др., 1964]. В первые годы после акклиматизации высокими показателями линейно-весового роста отличался и лещ Бухтарминского водохранилища. Однако через 10 лет после интродукции (1969—1974 гг.) темп его роста стал заметно снижаться. Одновременно наблюдалось снижение упитанности и более позднее половое созревание. Если в 1963—1966 гг. здесь [Ерещенко, 1975] лещ в массе становился половозрелым в возрасте 3 лет, то в 1972—1973 гг. — в возрасте 4—5 лет, причем при меньших линейных размерах, чем раньше. Эти изменения В. И. Ерещенко [1975] связывает с резким увеличением численности леща в водоеме. Подобная картина наблюдалась и в Новосибирском водохранилище.

Аналогичная ситуация сложилась и в верхневолжских водохранилищах — Ивановском и Угличском. По мнению некоторых авторов [Никаноров, 1975; Саппо, 1980; и др.], в них благодаря значительному объему нерестилищ численность леща стала очень высокой, но недостаток нагульных площадей привел к его измельчанию. Однако существует и другое мнение [Иваньковское водохранилище..., 1978], основанное на достаточно аргументированных материалах, отрицающее наличие тугорослости леща Ивановского водохранилища, а резкое увеличение в уловах молоди леща объясняется нерациональным использованием запасов этого вида. К сожалению, существующие данные пока не позволяют сделать однозначный вывод о причинах снижения линейно-веса роста леща в водохранилищах. Одни авторы [Благовидова и др., 1977] считают, что эти изменения связаны с ухудшением обеспеченности пищей его популяций, другие [Константинов и др., 1976] показывают, что рыбопродуктивность водохранилищ «в значительной степени зависит от факторов, не относящихся к категории трофических», третьи [Володин, 1981] — с изменением генетической структуры популяции.

Такая разноречивость мнений, с одной стороны, свидетельствует о недостаточной изученности этого вопроса и отсутствии объективных методов оценки происходящих событий, а с другой — говорит о сложности экологических преобразований, происходящих в экосистемах водохранилищ, которые нуждаются в более тщательном изучении.

К настоящему времени накоплен большой фактический материал об изменчивости параметров роста рыб различных видов, обитающих в водохранилищах. Сложность процессов, обуславливающих рост организмов, отмечал еще П. Оттестад [Ottestad, 1933], который представлял его как результат воздействия многих причин. Действительно, поскольку рост является процессом приспособительным [Никольский, 1974], значение его любого параметра обусловлено комплексом факторов внешнего и внутреннего порядка. Причем, как подчеркнули М. В. Мина, Г. А. Клевезаль [1976], животные, принадлежащие к разным экологическим группам, по-разному реагируют на воздействие одного и того же фактора, а любой фактор в разных комбинациях может оказывать различное воздействие.

В литературе в качестве основных факторов, влияющих на рост рыб, указываются температура [Brown, 1946; Пегель, 1950], освещенность [Eisler, 1957; Tyler, Kilambi, 1973], солевой состав воды [Минкина, 1949]; Карзинкин, Шеханова, 1957]. Важнейшим фактором, определяющим рост рыб, считается обеспеченность их пищей [Васнецов, 1947, 1958; Желтенкова, 1949; Чугунова, 1951; Дементьева, 1952; Поляков, 1961]. Отмечается [Расс, 1948], что значимость этого фактора может меняться в зависимости от этапа развития.

Влияние метеорологических условий на рост рыб показано Т. Ф. Дементьевой [1952], которая отмечала, что темп роста ме-

меняется в зависимости от изменения срока нагула. Известны изменения темпа роста, связанные с изменением численности стада рыб [Мовчан, 1948; Земская, 1958; Никольский, Белянина, 1959]. К. А. Земская [1958] показала, что темп роста леща Северного Каспия с увеличением численности его стада понижается, но коэффициент корреляции очень низок (0,53). При этом относительно невысокую величину коэффициента корреляции она объясняла тем, что наряду с количеством потребителей корма на темп роста влияют и другие факторы: интенсивность обмена веществ, продолжительность нагульного периода, изменение величины кормовой базы. Анализ линейного и весового роста у 24 600 особей различных поколений леща Рыбинского водохранилища показал, что средняя длина и вес одновозрастных рыб неурожайных и среднеурожайных поколений в большинстве случаев достоверно не различаются (табл. 2, 3), что еще в начале 50-х годов было отмечено А. А. Остроумовым [1955].

Как показал В. В. Васнецов [1958], изменение роста рыб связано с характером динамики стада. Указывалось также влияние на рост рыб иерархии в группе [Brown, 1946; Allee et al., 1948], взаимного оптического восприятия особей [Gröbe, 1968; Wirtz, 1974; Stewart, 1974], а также метаболитов как стимуляторов [Allee et al., 1934, 1940, 1946; Shaw, 1932], так и ингибиторов [Yu, Perlmutter, 1970] роста.

Неоднократно подчеркивалась зависимость темпа роста не от возраста, а от размеров особи [Brody, 1945; Bertalanffy, 1957; Parker, Larkin, 1959; Винберг, 1966]. Известна возможность у рыб компенсационного роста [Замахаяев, 1967], в результате которого уменьшаются различия в размерах особей одного возраста. При этом отмечается, что он может быть по-разному выражен у различных видов и особей одного вида на разных этапах онтогенеза. Обычно молодые и старые животные различно реагируют на воздействие внешних факторов. Эти воздействия по-разному отражаются на ходе процессов роста. Так, еще В. В. Васнецов [1934] указывал, что скорость линейного роста неполовозрелых рыб в большей мере зависит от характера условий обитания в том или ином водоеме, чем скорость линейного роста половозрелых особей.

Указывалось на принципиальное отличие кривых, описывающих рост особей, группы особей (по изменениям средних значений параметров) и данные одномоментной выборки [Medawar, 1945; Мина, 1973; Мина, Клевезаль, 1976]. При этом отмечалось, что при анализе «группового роста» набор факторов, влияющих на форму кривой, гораздо больше, чем при анализе индивидуального роста. Это объясняется зависимостью средней оценки параметра группового роста от размеров каждой особи, от состава группы, от вероятности того, что данная особь (быстро- или медленно растущая) доживет до определенного возраста и войдет в состав выборки [Мина, Клевезаль, 1976]. Несомненно, что рост рыб определяется не только экологическими условиями, но и наследственными свойствами. Показано, что потомство от особей разного возра-



ТАБЛИЦА 2. Средняя длина тела (мм) и ее ошибка репрезентативности урожайных (А), среднеурожайных (Б) и малоурожайных (В) поколений леща Рыбинского водохранилища

Возраст, годы	А	Б	В	Возраст, годы	А	Б	В
	$x \pm m$	$x \pm m$	$x \pm m$		$x \pm m$	$x \pm m$	$x \pm m$
1	109±9	93±13	130±15	9	320±3	323±4	324±4
2	125±4	136±8	152±5	10	344±4	340±3	346±4
3	155±8	169±7	171±4	11	358±4	362±4	358±4
4	199±8	206±6	212±4	12	376±4	364±4	374±3
5	240±5	231±6	228±4	13	382±2	379±4	376±4
6	268±3	264±3	249±4	14	392±4	386±8	394±4
7	286±3	286±4	277±4	15	408±10	401±6	401±5
8	306±3	302±3	303±4	16	406±8	417±8	427±6

ТАБЛИЦА 3. Средний вес тела (г) и его ошибка репрезентативности урожайных (А), среднеурожайных (Б) и малоурожайных (В) поколений леща Рыбинского водохранилища

Возраст, годы	А	Б	В	Возраст, годы	А	Б	В
	$x \pm m$	$x \pm m$	$x \pm m$		$x \pm m$	$x \pm m$	$x \pm m$
1	27±6	24±2	71±6	9	714±24	728±24	723±22
2	40±2	63±10	77±20	10	862±32	849±13	902±34
3	97±8	109±17	104±9	11	1008±35	987±30	1032±37
4	190±16	192±17	205±13	12	1152±41	1044±44	1109±27
5	323±21	273±17	263±14	13	1205±15	1133±37	1551±31
6	402±20	399±16	349±14	14	1333±36	1150±83	1271±46
7	519±20	512±21	470±20	15	1438±125	1368±65	1354±70
8	626±17	599±19	614±19	16	1426±162	1716±84	1558±57

ста, полученное в одной и той же обстановке, растет по-разному [Сиверцев, 1963а, б]. Даже в потомстве одной и той же особи, выращиваемом в сходных условиях, одни мальки росли лучше, другие хуже [Матвеев, 1951; Емельянов, 1961; Ильина, 1970]. Опыты В. А. Коровина, Н. П. Мицкевича [1973] показали, что максимальное влияние на темп роста карпов оказывает сочетание паратипического и генотипического факторов.

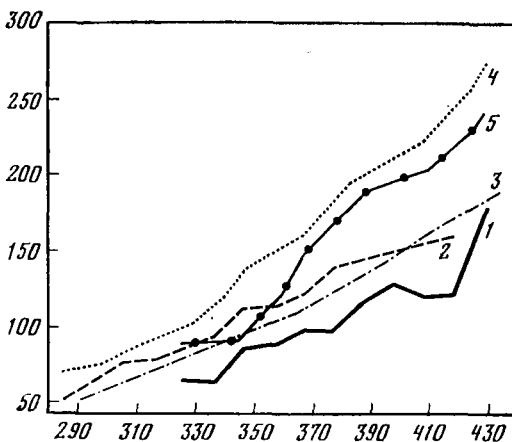
Возможно, немаловажную роль в процессе измельчения рыб и увеличении численности тугорослых особей имеет эвтрофикация и загрязнение водоемов. Некоторые исследователи [Willemsen, 1980] связывают измельчение рыб в Европе именно с этими факторами. Экспериментальные работы в восточной части Внутреннего моря Сето, проведенные японскими исследователями [Saburo, Takashi, 1980], также показали, что при устойчивом характере загрязнения резко возрастают уловы мелких рыб-планктофагов и падают уловы крупных рыб и хищников.

Влиянием комплекса взаимодействующих факторов, изменением значимости каждого отдельного фактора можно объяснить про-

РИС. 1. Связь между плодовитостью и длиной тела леща в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм.

- 1 — Рыбинское (1976—1978);
- 2 — Горьковское [Лесникова, 1972];
- 3 — Куйбышевское [Кузнецов, 1973; Цыплаков, 1972];
- 4 — Волгоградское [Елизарова, 1972];
- 5 — Нижняя Волга [Яковлева, 1956]



творечия, возникающие у разных авторов при попытках установить основные причины изменения темпа роста. Действие этого сложного комплекса факторов внешней и внутренней среды и несовершенство методов анализа обуславливают разброс получаемых данных, разнообразие изменений параметров.

Необходимо отметить, что наблюдающиеся изменения в росте (табл. 4) плодовитости (рис. 1) и сроках полового созревания леща в водохранилищах (рис. 2) лежат в пределах естественной географической изменчивости этих параметров.

Наиболее высокими показателями линейного роста в настоящее время отличается лещ водохранилищ Средней и Нижней Волги, Цимлянского, Бухтарминского, Новосибирского и Братского.

Заметно изменилась возрастная структура популяций леща в водохранилищах. В большинстве из них значительную долю в уловах составляют особи старшевозрастных групп — от 12 до 16 лет. По мере формирования водохранилищ и их ихтиофауны происходит некоторое омоложение популяций леща, наиболее заметное в Рыбинском и Цимлянском водохранилищах (рис. 3). Устойчивое воспроизводство приводит к увеличению в популяциях доли особей средних и младших возрастных групп, особенно это заметно при появлении мощных по численности поколений.

Раннее половое созревание и высокая плодовитость (см. рис. 1 и 2) характерны для леща водоемов Средней и Нижней Волги, а также Цимлянского водохранилища.

Таким образом, состояние популяций леща в водохранилищах, где он стал основным промысловым видом, можно характеризовать как устойчивое по численности и способное в течение длительного периода времени обеспечивать стабильно высокие уловы. Изменения, произошедшие в качественной структуре популяций леща, во многих из них (например, ухудшение темпа линейного и весового роста, смещение сроков полового созревания, причем в одних случаях на более ранние, в других — на более поздние) связаны с действием группы факторов и не могут быть однозначно объяснены

ТАБЛИЦА 4. Темп линейного роста леца в различных водоемах, мм

Водохранилище	Годы	Возраст, годы (2—14)													Автор
		108	145	186	236	268	291	319	354	394	419	446	462	490	
Иваньковское	1965—1967	108	145	186	236	268	291	319	354	394	419	446	462	490	Никаноров, Никанорова, 1971
	1975—1977	119	143	181	224	248	282	316	338	345	370	396	—	—	
Угличское	1966	105	142	158	205	253	284	303	320	350	360	—	—	—	То же
	1977	91	127	169	194	229	268	278	315	343	395	—	—	—	»
Рыбинское	1953—1957	—	—	212	234	260	280	300	324	344	368	377	387	401	Наши данные
	1963—1967	—	—	212	239	250	286	309	311	342	363	380	377	381	То же
	1973—1977	—	—	205	224	257	278	300	311	341	354	365	379	383	»
	1981	—	—	225	244	279	303	328	346	360	374	385	402	»	
Горьковское	1956—1964	103	138	181	231	267	297	322	351	377	401	426	—	—	Лесникова, 1968
	1966—1975	100	141	167	206	240	276	304	336	374	405	430	—	—	Кожевников и др., 1979
Куйбышевское	1973—1974	—	—	—	240	259	290	324	358	409	455	415	434	462	Кожевников и др., 1978
Средняя Волга	1931	—	—	—	—	292	311	344	358	371	391	407	422	458	Логашев, 1933
Саратовское		108	155	184	224	254	281	308	335	358	375	398	—	—	Чумаков, 1980
Волгоградское	1959—1972	166	212	257	292	316	333	355	375	398	421	431	452	460	Елизарова, 1976
Нижний бьеф Волгоградской ГЭС		109	155	200	240	278	343	—	—	—	—	—	—	—	Делицин, 1967
Цимлянское	1963—1965	141	198	242	271	297	318	336	352	366	388	—	—	—	Трифонов, 1967
Нижняя Волга		132	192	232	264	300	352	376	404	426	480	500	—	—	Яковлева, 1956
Волго-Ахтубинская пойма		—	—	171	238	260	298	328	332	350	370	—	—	—	Делицин, 1971
Цимлянское	1966—1968	148	199	266	296	327	346	361	373	380	394	416	426	436	Трифонов, 1971
Бухтарминское		128	177	217	246	274	—	—	—	—	—	—	—	—	Ерещенко, 1975
Иркутское		149	167	234	247	262	280	—	—	—	—	—	—	—	Тугарина и др., 1967
Новосибирское		224	270	311	363	391	—	—	—	—	—	—	—	—	Сецко и др., 1969
Братское		193	232	285	311	355	348	416	453	—	—	—	—	—	Пушкина, 1977

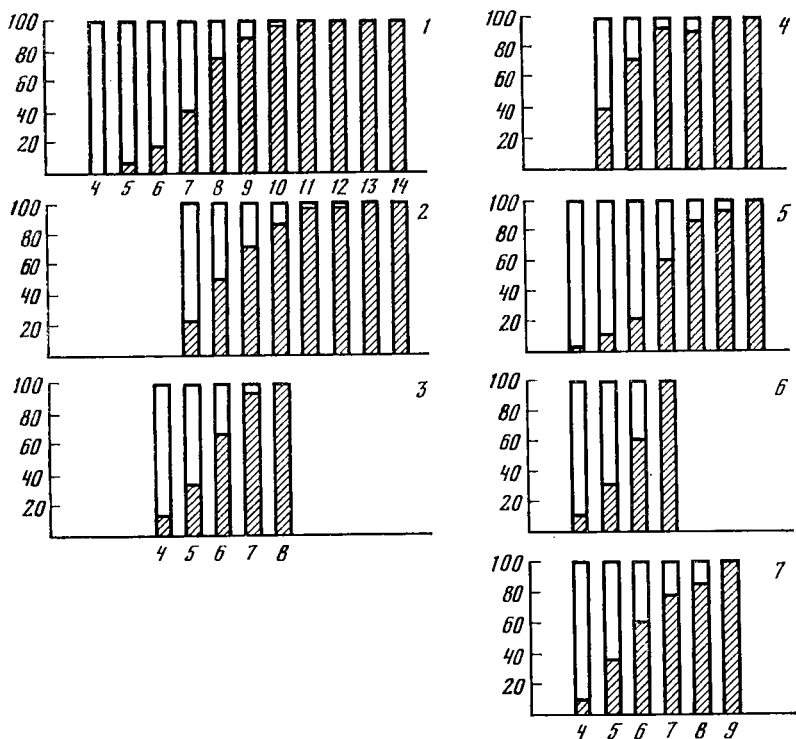


РИС. 2. Скорость полового созревания леща в водохранилищах

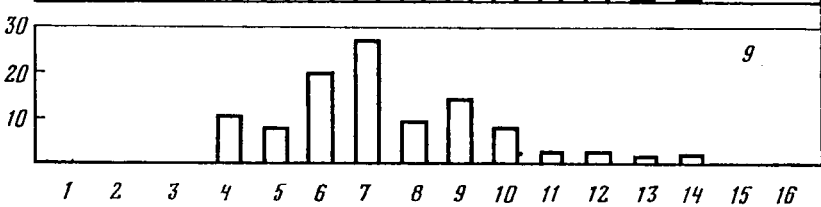
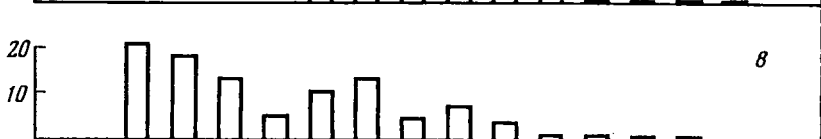
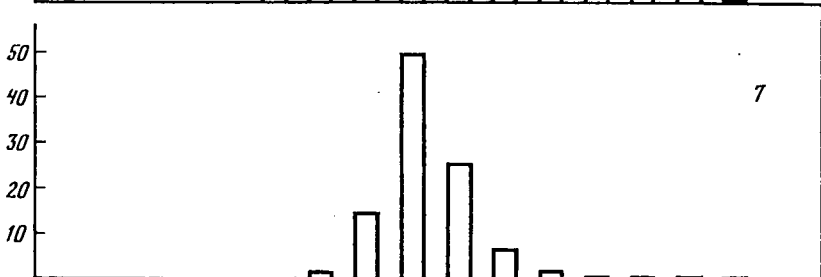
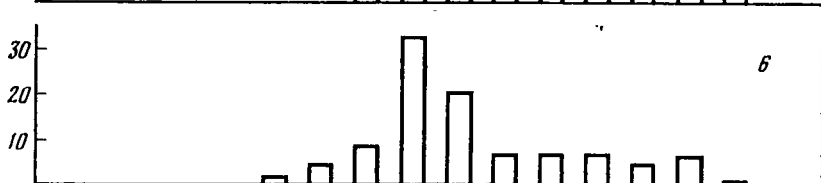
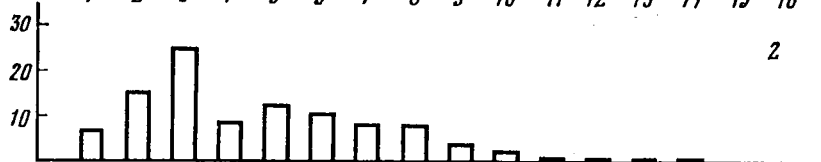
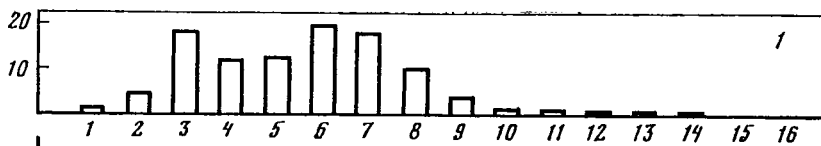
По оси ординат — доля половозрелых самок, %; по оси абсцисс — возраст, годы. 1 — Ивановское [Саппо, 1974]; 2 — Рыбинское [1973—1977]; 3 — Горьковское [Лукин, 1960; Цыплаков, 1964]; 4 — Куйбышевское [Кузнецов, 1963]; 5 — Волгоградское [Елизарова, 1972]; 6 — Нижняя Волга [Яковлева, 1956]; 7 — Цимлянское [Трифонов, 1971]

увеличением плотности популяции при снижении ее обеспеченности пищей.

*Синец* широко распространен в бассейнах рек Волги, Днепра, Дона и с созданием водохранилищ во многих из них стал важным промысловым объектом.

Анализ литературных данных показывает, что в водохранилищах линейно-весовой рост синца значительно улучшился, ускорилось половое созревание и увеличилась продолжительность жизни. Так, в Волгоградском водохранилище Г. В. Шпилевской [1967] отмечено увеличение линейного роста синца по сравнению с речным периодом на 1—3 см, снижение сроков наступления половой зрелости — с 4—5 до 3—4 лет. В Цимлянском водохранилище продолжительность жизни синца увеличилась с 10—11 до 13 лет [Фесенко, 1975]. В Рыбинском водохранилище, по нашим данным, встречаются особи синца в возрасте до 16 лет.

Изучение линейного роста синца (рис. 4; табл. 5) Рыбинского водохранилища показало, что он растет лучше, чем в озерах Бе-



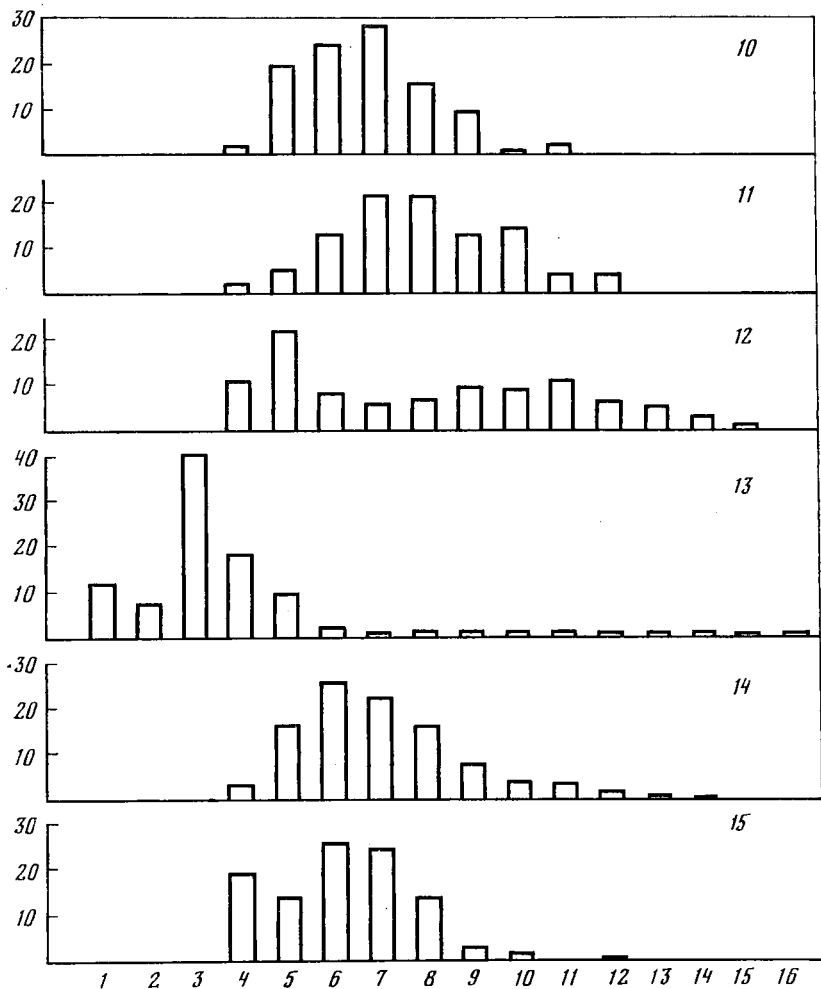
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16

ном и Ильмень, а до 4-летнего возраста не уступает в росте синцу Волгоградского водохранилища. Наиболее высокие показатели роста у синца более южных водохранилищ — Каховского, Цимлян-ского, Куйбышевского.

Многие исследователи [Егерева, Махотин, 1960; Ткачева, 1958, и др.] высоко оценивают роль синца в продуцировании ихтиомас-

РИС. 3. Динамика возрастной структуры популяции леща в водохранилищах

По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы.  
 1 — Ивановское [Никаноров, Никанорова, 1971]; 2 — Угличское [Никаноров, Никанорова, 1971]; 3—6 — Рыбинское (1953—1957, 1964—1968, 1973—1977, 1981), 7 — Горьковское [Лесникова, 1971]; 8 — зона Чебоксарского водохранилища [Кожевников и др., 1979]; 9 — Куйбышевское [Кузнецов, 1973]; 10 — Ахтубинская пойма [Афанасьев, 1975]; 11—13 — Цимлянское [Трифонов, 1967, 1971]; 14—15 — Каховское [Константинова, 1969]



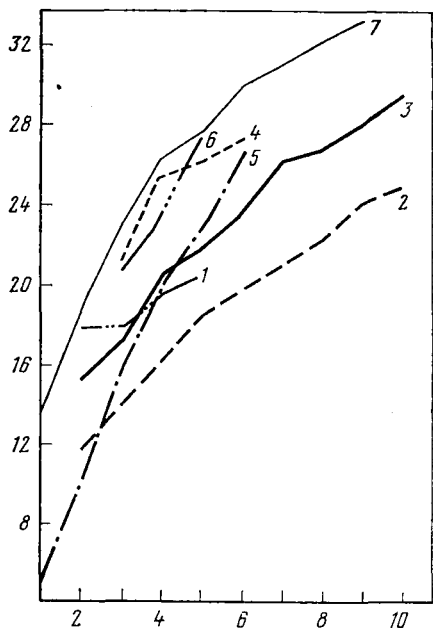
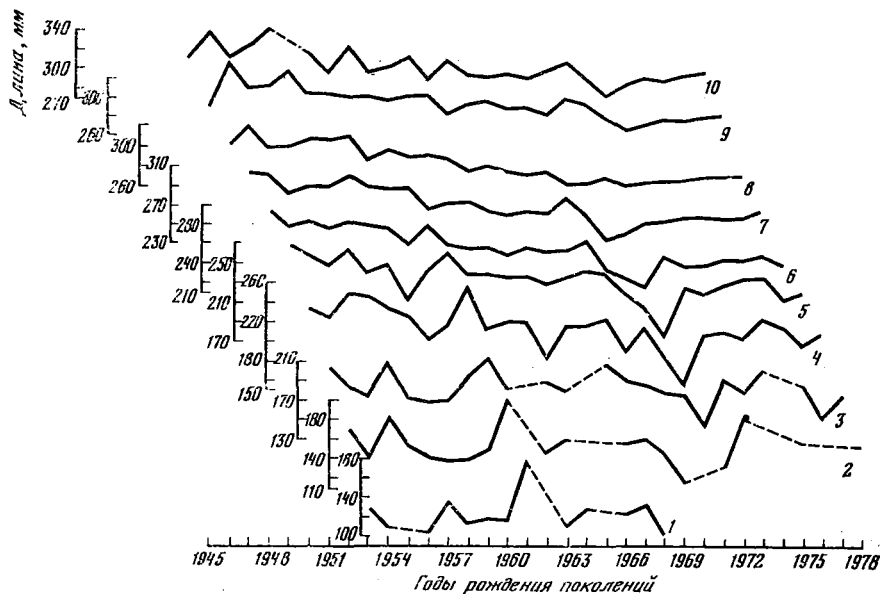


РИС. 4. Линейный рост синца в различных водоемах

По оси ординат — длина, см; по оси абсцисс — возраст, годы. 1 — оз. Ильмень [Титенков, 1940], 2 — оз. Белое [наши данные, 1980]; 3 — Рыбинское [наши данные, 1979]; 4 — КуАБышевское [Смирнов, 1956], 5 — Волгоградское [Шпилевская, 1969]; 6 — Каховское [Кононов и др., 1960]; 7 — Цимлянское [Фесенко, 1975]

РИС. 5. Колебания средней длины тела одновозрастных групп особей синца Рыбинского водохранилища

По оси ординат — длина, мм; по оси абсцисс — годы



сы водохранилищ и считают целесообразным принять меры по увеличению его численности, так как основными потребителями зоопланктона в большинстве из них являются малоценные виды рыб (корюшка, тюлька, уклей и др.). Синец по сравнению с ними имеет сравнительно быстрый рост и ценные вкусовые качества.

Анализ линейного роста синца в Рыбинском водохранилище (см. табл. 5) позволяет говорить о том, что по сравнению с речными условиями [Васильев, 1954] он в первые годы существования этого водоема значительно улучшился.

Наиболее быстрый рост синца наблюдался в 1953 г., затем начал постепенно замедляться. Характерно, что рост особей до 4-летнего возраста даже в последнее десятилетие был хорошим и лишь незначительно отличался от описанного для 50-х годов.

Рассмотрение изменений параметров роста синца показывает, что большая часть из них характеризуется разного рода колебаниями, которые условно можно разделить на низко- и высокочастотные и колебания средних частот. Проведенный нами [Сметанин, Стрельников, 1981] анализ 27-летних рядов изменений длины и веса одновозрастных групп особей синца (рис. 5, 6) Рыбинского водохранилища показал наличие тенденции снижения весового и линейного роста средних и старших возрастных групп, что обусловлено сукцессионными процессами в формирующихся экосистемах.

Спектрально-корреляционный анализ относительно стационарных частей весовых и линейных приростов синца показал, что большинство исследованных рядов имеет преобладающие ритмы с периодами 4—6 и 9—10 лет. Несомненно, что наличие этих циклических ростов обусловлено влиянием множества причин, среди которых большое значение имеют обеспеченность пищей и вариации температуры воды. Анализ многолетних данных об изменении биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища [Рыбинское водохранилище..., 1972], являющегося основным компонентом пищи

ТАБЛИЦА 5. Рост синца в Волге и Рыбинском водохранилище, мм

Год	Возраст, годы							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Волга</i>								
1940*	54	92	142	193	230	258	275	—
<i>Рыбинское водохранилище</i>								
1949*	70	132	184	224	257	287	315	—
1953	130	170	201	233	268	294	303	301
1958	113	137	168	244	249	279	300	306
1963	110	145	—	218	238	254	272	291
1968	99	158	189	223	242	252	261	271
1973	—	179	190	204	224	245	250	260
1978	—	—	148	193	211	246	256	268

\* Данные Л. И. Васильева [1954]



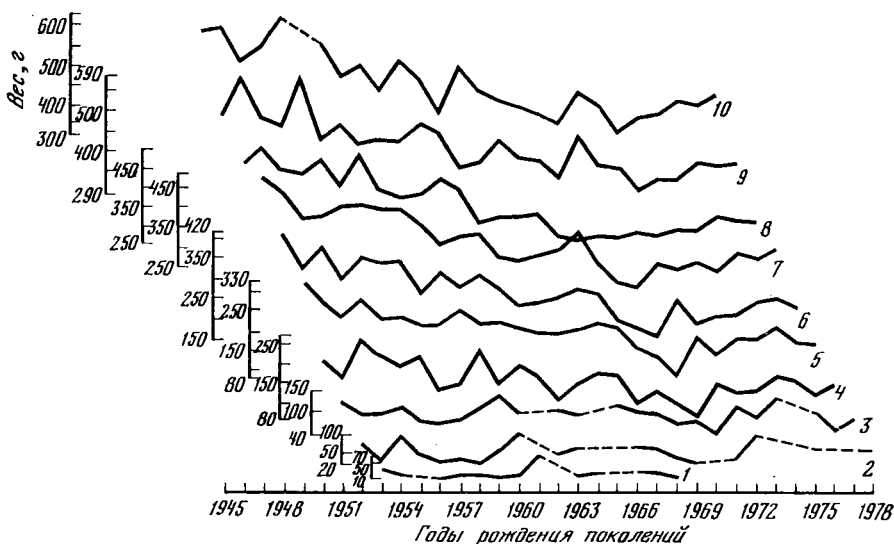


РИС. 6. Колебания среднего веса тела одновозрастных групп особей синца Рыбинского водохранилища

По оси ординат — вес, г; по оси абсцисс — годы

синца, выявил наличие в них достоверных цикличностей с периодами 5–6 и 9–10 лет.

Частные коэффициенты корреляции между колебаниями параметров роста синца и биомассой зоопланктона, температурой воды, однако, сравнительно малы — как правило, меньше 0,6. Множественный коэффициент корреляции также во всех случаях оказался меньше 0,65. Это свидетельствует о сильном влиянии на процесс роста синца и других факторов.

Изменения линейного роста синца в Рыбинском водохранилище не сопровождались смещением сроков полового созревания. Как и в предыдущие годы, в настоящее время самки синца созревают в возрасте 5–6, самцы — 4–5 лет.

Была предпринята попытка оценить влияние изменения численности синца на рост его популяции в Рыбинском водохранилище. Учитывая, что при развитом промысле уловы обычно положительно коррелируют с запасом рыб, были проанализированы данные по уловам и годовым линейным приростам. Оказалось (рис. 7), что в большинстве случаев в годы с максимальными уловами рост особей в популяции синца ухудшался. Однако в 1961 г. при минимальном улове темп роста был плохим, а в 1967 и 1972 гг. при уловах, близких к максимальному, хорошим. В целом увеличение численности рыб сопровождается замедлением их роста. Эти наблюдения отнюдь не говорят о слишком высокой плотности популяции синца в Рыбинском водохранилище, а только подтверждают теорию о регуляторных особенностях роста, имеющего многофунк-

РИС. 7. Рост синца и его уловы в Рыбинском водохранилище, 1958—1979 годы лова

По оси ординат — отклонения в приростах за год от среднего многолетнего; по оси абсцисс — уловы синца, тыс. ц

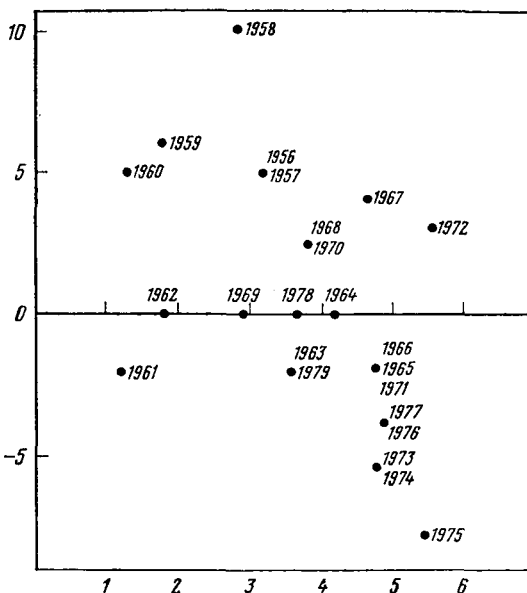
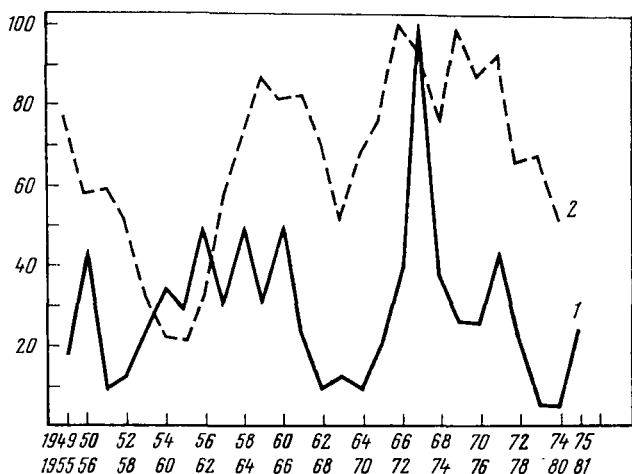


РИС. 8. Связь между численностью поколений синца и уловами

По оси ординат — %; по оси абсцисс: левая строка — годы рождения поколений, вторая строка — годы промыслового изъятия  
1 — численность поколений, % от максимальной, 2 — уловы, % от максимального



циональные связи с количеством пищи, продолжительностью нагульного периода и плотностью популяции.

Анализ динамики численности отдельных поколений синца в Рыбинском водохранилище (рис. 8) свидетельствует о их неравнозначности для промысла. За 27-летний период наблюдений зарегистрировано шесть мощных поколений (1950, 1956, 1958, 1960, 1967, 1971 гг.) и шесть среднеурожайных (1954, 1955, 1957, 1959, 1966, 1968 гг.). Остальные 15 поколений были низкоурожайными, за исключением поколения 1975 г., которое в настоящий период

только вступает в промысел и, вероятно, является высокоурожайным.

Каждое поколение синца начинает подвергаться прессу промысла с возраста 6 лет. В этом возрасте в промысел входит от 6 до 25% особей поколения. Характерно, что высокая численность поколений 1956, 1958 и 1960 гг. обусловила увеличение уловов синца в 1963—1967 гг., тогда как низкая численность последующих лет сказалась на относительно низких уловах в 1968—1970 гг. и, наконец, появление очень мощного поколения 1967 г. рождения позволило вести промысел синца на высоком уровне на протяжении 1973—1978 гг. Основу промысловых уловов синца (до 88%) составляет половозрелая часть популяции в возрасте от 7 до 11 лет и 8—9% в возрасте 12—15 лет.

С момента создания Рыбинского водохранилища прослеживаются три этапа в изменении темпа роста синца: улучшение в первые годы формирования популяции, затем снижение интенсивности роста и в последнее время — стабилизация линейного роста на уровне, близком к естественному (речному) периоду существования.

Большое промысловое значение в современный период имеет синец и в Цимлянском водохранилище. В первые годы после наполнения уловы синца составляли до 37% общего вылова, в настоящее время они снизились и, по данным Г. М. Фесенко [1975], не превышают 9%. Популяция синца в Цимлянском водохранилище, как и в Рыбинском, формировалась за счет особей первых урожайных поколений, наиболее многочисленным среди которых, по данным И. И. Лапицкого [1970], было поколение 1952 г., появившееся сразу после образования водохранилища и обеспечившее в дальнейшем стабильные уловы и воспроизводство стада синца в этом водоеме.

Наиболее многоструктурно стадо синца Рыбинского водохранилища. Его основу составляют особи 5—7 лет. В водоемах Нижней Волги (рис. 9) возрастной состав отличается меньшей вариабельностью. Синец в Рыбинском водохранилище обладает высокой плодовитостью, которая у особей старшевозрастных групп (рис. 10) выше, чем в Цимлянском и Куйбышевском водохранилищах.

Несмотря на то что синец является широко распространенным видом рек, озер и водохранилищ Европейской части СССР, только в немногих водохранилищах его популяция достигла высокой численности. В Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском после кратковременного увеличения в первые годы образования этих водоемов она резко снизилась, и в современный период уловы синца в водохранилищах Средней и Нижней Волги не превышают 0,26—0,96 тыс. ц.

*Судак* после образования водохранилищ на Волге, Каме, Днепре и Дону стал важным промысловым объектом почти во всех водоемах. Успешно акклиматизирован в водохранилищах Казахстана (Капчагайское, Бухтарминское) и Сибири (Новосибирское). Популяция судака, немногочисленная ранее в условиях реки, по-

ТАБЛИЦА 6. Темп роста сига в различных водохранилищах

Водоём	Возраст, годы									Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
	Средняя Волга	63	143	151	181	—	—	—	—	
Куйбышевское водохранилище	102	170	240	238	—	—	—	—	—	Егерев, Махотин, 1960
Волгоградское водохранилище, 1964	—	167	200	231	250	254	277	—	—	Роско, Шпилевская, 1962
Волгоградское водохранилище, 1963	49	102	159	197	228	265	—	—	—	Шпилевская, 1965
Нижний бьеф Волгоградской ГЭС	—	120	174	203	228	272	—	—	—	Делцин, 1967
Волго-Ахтубинская пойма	—	—	168	210	250	265	278	—	—	Делицин, 1971
Цимлянское водохранилище (до за- лития), 1951	81	140	192	226	245	277	—	—	—	Сыроватская, 1951
1964—1968	123	194	241	269	303	315	321	330	338	Фесенко, 1971
1969—1971	104	128	153	188	220	239	255	266	—	Пискунова, 1974

получила благоприятные условия для размножения и нагула в водохранилищах. Удовлетворительная обеспеченность нерестилищами и хорошая кормовая база в виде массовых малоценных видов рыб (снетка, ряпушки и уклей — в верхневолжских водохранилищах, тюльки и молоди других видов в водохранилищах Нижней Волги и Дона) позволили популяции судака расширить ареал и значительно увеличить численность, особенно в первые годы их образования. В некоторых водохранилищах — Цимлянском [Лапицкий, 1970], Волгоградском [Небольсина, 1976] — численность судака в первые годы сдерживалась плохой обеспеченностью его молоди пищей на ранних стадиях развития, что иногда приводило к гибели многочисленных поколений. Затем после акклиматизации мизид массовой гибели молоди в Цимлянском и Волгоградском водохранилищах не наблюдалось.

Анализ формирования популяций судака в различных водохранилищах свидетельствует о том, что возрастная структура его стад отличается относительной стабильностью. Видимо, в связи с меньшей зависимостью размножения судака от уровня режима пополнение его стад в большинстве водохранилищ происходит ежегодно без резких колебаний численности. В Рыбинском водохранилище, например, по данным В. В. Барсукова [1959] и А. А. Остроумова [1959б], наиболее многочисленное поколение судака было отмечено в 1946 г., последующие годы характеризовались средними по численности и малочисленными поколениями.

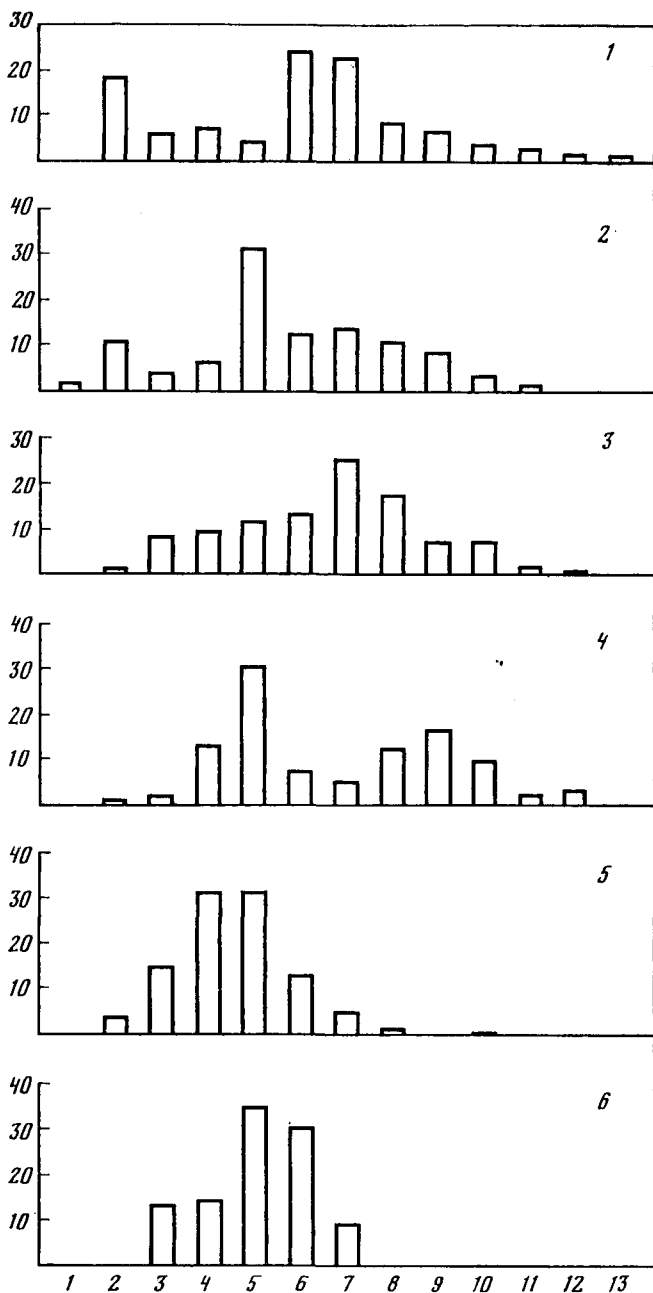


РИС. 9. Динамика возрастной структуры популяций синца в водохранилищах  
 По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы  
 1—4 — Рыбное (1955, 1964, 1972, 1979), 5 — Волгоградское [Роевко, Шпилевская, 1962],  
 6, 7 — Волго-Ахтубинская пойма [Делицин, 1971]; 8 — Цимлянское [Фесенко, 1971]

Во всех водохранилищах судак обладает хорошим темпом линейного роста и по длине особи судака водохранилищ Верхней Волги мало отличается от одновозрастных особей южных водоемов (табл. 7). Наиболее высокий темп роста наблюдается у судака, акклиматизированного в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах. В Рыбинском водохранилище популяция судака представлена 19 возрастными группами, основу уловов составляют особи 3—7 лет (рис. 11). В зависимости от интенсивности промыслового изъятия и урожайности отдельных поколений средний возраст рыб в популяции колеблется от 5,6 до 7,7 лет.

Судак, обитающий в водохранилищах, отличается хорошей упитанностью, большим запасом внутреннего жира и высокой плодовитостью (рис. 13). Половое созревание обычно наступает в возрасте 3—4 лет в водохранилищах северной зоны и 2—3 лет в южных водоемах (рис. 12). В некоторых водоемах налажено искусственное выращивание его молоди.

*Щука* — один из самых широко распространенных видов в водохранилищах Волги, Дона, Днепра, Оби, Енисея, Ангары и других зарегулированных рек, но, как правило, не образует в них значительных по численности популяций. При формировании водохранилищ, обычно в первые годы после их заполнения, она дает вспышку численности, но и в последующие годы в связи с переформированием зарастающей литорали, ее заболачиванием и нестабильностью уровня режима численность щуки резко снижается. Подобное явление характерно для большинства равнинных водохранилищ [Лукин, 1958; Кожевников, 1961, 1965; Яковлева,

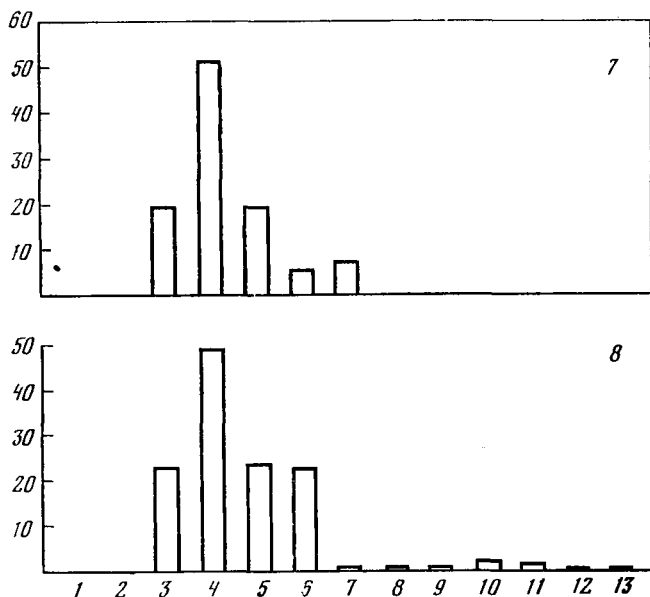


РИС. 9. (окончание)

ТАБЛИЦА 7. Темп роста судака в различных водоемах

Водоем	Возраст, годы										Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Рыбинское водохранилище 1979—1981 гг.	160	230	263	338	369	432	474	538	569	616	Наши данные
Горьковское водохранилище, 1971—1977 гг.	—	331	368	406	461	496	529	572	626	702	Наши данные
Куйбышевское водохрани- лище, поколение 1959— 1963 гг.	101	226	308	380	452	509	535	—	—	—	Хузеева, Гончаренко, 1972
Средняя Волга	103	234	336	384	498	550	—	—	—	—	Лукин, 1960
	115	218	298	369	—	—	—	—	—	—	То же
	119	210	281	357	432	493	522	558	—	—	Хузеева, Гончаренко, 1972
Саратовское водохранилище, 1960—1973 гг.	150	235	313	388	456	518	568	607	640	—	Чумаков, 1980
Волгоградское водохранили- ще	137	223	342	382	439	491	552	614	663	675	В кн.: Волгоградское водохр., 1980
Нижняя Волга	193	256	442	399	458	508	591	603	670	740	Зарянова, 1960
Нижняя Волга	117	226	312	377	436	—	—	—	—	—	Делицин, 1967
Волго-Ахтубинская пойма	—	—	323	386	413	459	500	—	—	—	Делицин, 1971
Цимлянское водохранилище, 1963—1965	162	273	364	436	482	512	562	647	700	730	Тюняков, 1967
Бухтарминское водохрани- лище	149	226	316	440	544	576	—	—	—	—	Ерещенко, Исмуханов, 1975
Кама	128	223	303	376	447	490	—	—	—	—	Лукин, 1960
Новосибирское водохрани- лище	—	—	345	392	449	557	627	675	—	—	Благовидова и др., 1977

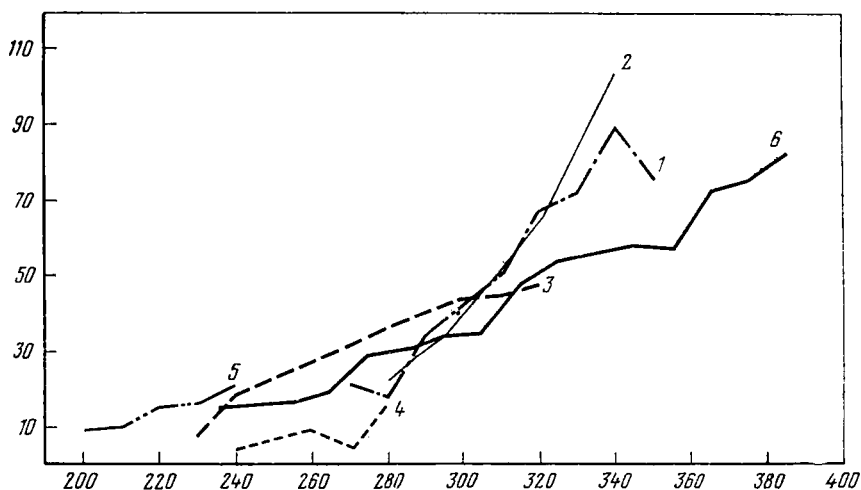


РИС. 10. Связь между плодовитостью и длиной тела синца в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм. 1—3 — Рыбинское [Захарова, 1955; Юровицкий, 1958; Хашем, 1969]; 4 — Куйбышевское [Егерева, Махогин, 1960]; 5 — Средняя Волга [Лукин, Штейнфельд, 1949]; 6 — Цимлянское [Фесенко, 1974]

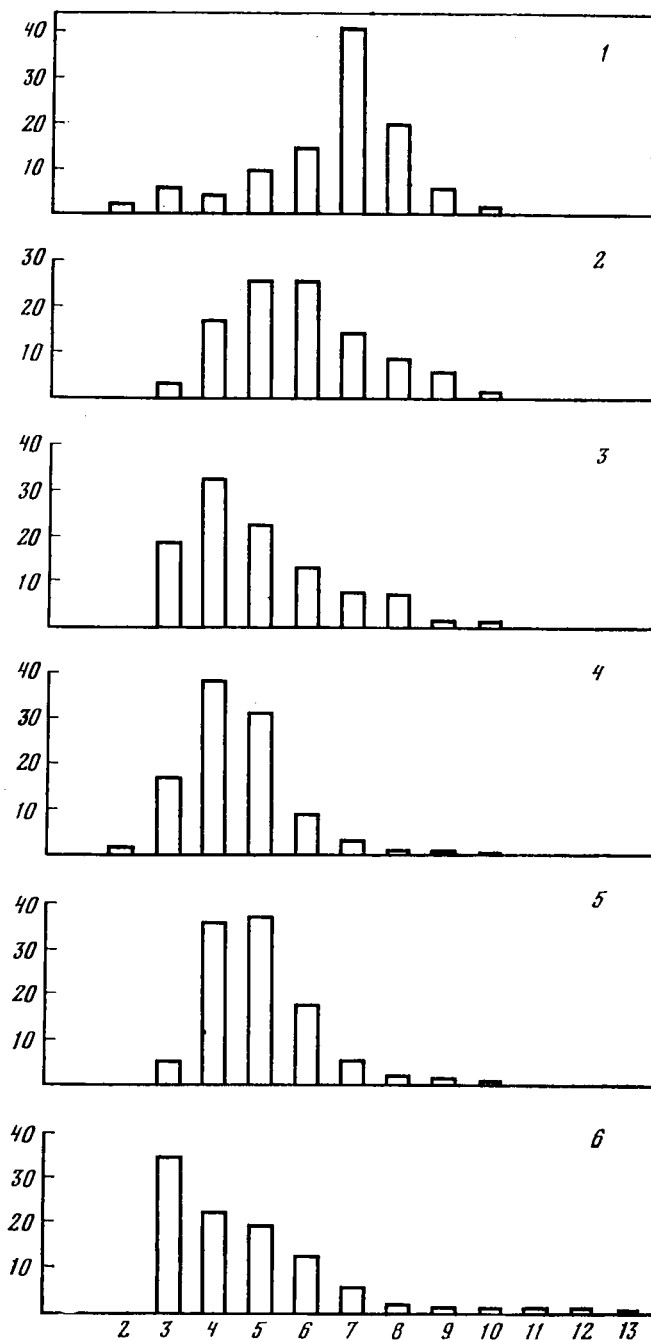
1962; Владимиров и др., 1963; Ольшанская, 1975; и др.]. В Рыбинском водохранилище основной причиной снижения численности щуки послужила неспособность ее молоди как стенобионта литорали активно реагировать на осенне-зимние изменения уровня. В результате этого много молоди щуки погибало в отшнуровавшихся заливах при снижении уровня. В дальнейшем после исчезновения затопленных лесов и значительной нивелировки дна прибрежной осушенной зоны количество отшнуровывающихся водоемов при спаде воды уменьшилось, но одновременно произошло и резкое сокращение нерестилищ щуки и мест нагула ее молоди, в результате чего уловы снизились с 7 тыс. ц в начальный период существования водохранилища до 2 тыс. ц в современный период.

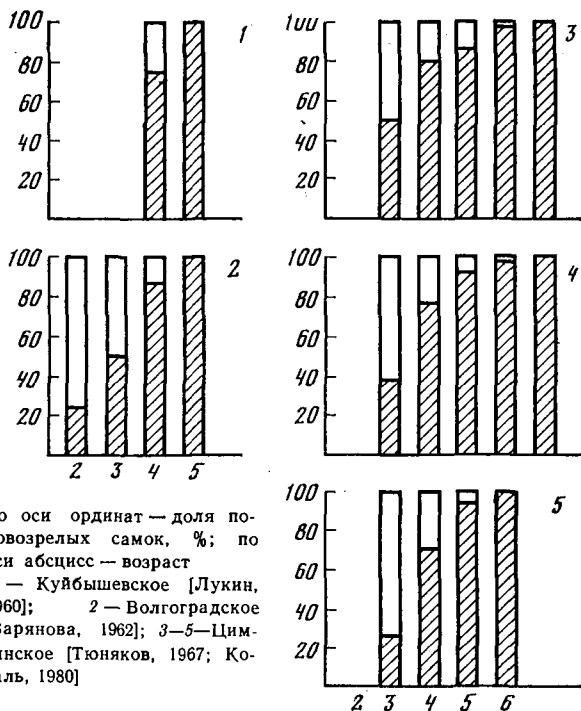
Необеспеченность нерестилищами и плохие условия для развития икры сказались на численности щуки Красноярского водохранилища, где, по данным О. Л. Ольшанской [1975], ее доля в промысловых уловах за короткий период времени снизилась с 57,5 до 2,8%.

Сокращение уловов щуки в современный период от аналогичных причин отмечает Т. К. Небольсина [1976] в Волгоградском водохранилище, И. И. Лапицкий [1970] — в Цимлянском, А. Н. Солонинова [1973] — в Бухтарминском.

Г. П. Кожевниковым [1978] и А. В. Лукиным [1975] подмечена интересная адаптация популяции щуки к условиям колеблющегося уровня. Они считают, что в популяции щуки волжско-камских водохранилищ идет процесс расчленения стада на экологиче-







По оси ординат — доля половозрелых самок, %; по оси абсцисс — возраст  
 1 — Куйбышевское [Лукин, 1960]; 2 — Волгоградское [Зарянова, 1962]; 3—5—Цимлянское [Тюняков, 1967; Коваль, 1980]

РИС. 12. Скорость полового созревания судака в водохранилищах

РИС. 13. Связь между плодовитостью и длиной тела судака в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм.  
 1 — Горьковское [Туранова, 1970]; 2 — Средняя Волга [Лукин, 1949]; 3 — Волгоградское [Зарянова, 1962]; 4 — Нижняя Волга [Делицин, 1971]; 5 — Цимлянское [Коваль, 1980]

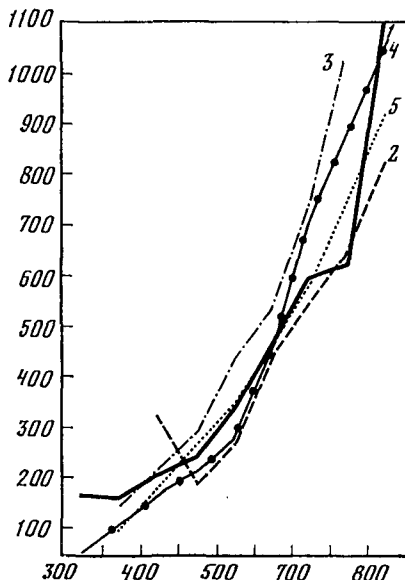


РИС. 11. Динамика возрастной структуры популяций судака в водохранилищах

По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы.  
 1 — Рыбинское; 2 — Горьковское [Кожевников и др., 1965]; 3 — Куйбышевское [Хузеева, Гончаренко, 1972]; 4 — Волгоградское [Зарянова, 1960]; 5 — Цимлянское [Тюняков, 1967]

ские группы: выделяется форма с более высоким нерестовым температурным порогом (выше  $10^{\circ}\text{C}$ ), икротетание которой приходится на более поздний период, когда во многих водохранилищах уровень воды стабилизируется на НПУ.

В связи с высокой обеспеченностью пищей щука повсеместно обладает хорошим темпом линейного и весового роста. Особи первых водохранилищных поколений обычно растут более интенсивно, чем в реке. Так, по данным С. Ф. Панкратова [1980], в Усть-Илимском водохранилище уже на второй год его существования рост щуки значительно улучшился. Особи в возрасте от 1 до 6 лет по длине стали превосходить щук из Ангары на 7—10 см, а по весу — на 150—1350 г. Затем по мере формирования состава ихтиофауны водохранилищ рост щуки обычно стабилизируется на уровне доводохранилищного периода либо превышает его лишь незначительно.

Темп линейного роста щуки приведен в табл. 8. Наиболее высок он в Иваньковском, Саратовском и Горьковском водохранилищах, хуже — в нижнем бьефе Волгоградской ГЭС и Волго-Ахтубинской пойме, где сохранились условия, близкие к речным.

Состав стада щуки в волжских водохранилищах представлен 11 возрастными группами, среди которых преобладают особи в возрасте 3—6 лет (рис. 14).

Половозрелой щука в южных водохранилищах становится в возрасте 2—3 лет, а в Верхней Волге — в 3—4 года. Плодовитость щуки сильно колеблется в зависимости от возраста, веса и длины особей и достигает у старшевозрастных групп 190—280 тыс. икринок (рис. 15).

В связи с быстрым ростом малоценных видов рыб во многих водохранилищах все больше увеличивается роль щуки как биологического мелиоратора. На многих водоемах предпринимаются меры по искусственному воспроизводству этого вида.

*Чехонь* широко распространена в водохранилищах Волги, Днепра и Дона. Наибольшей численности достигла в Цимлянском водохранилище. Благодаря тому, что чехонь и до зарегулирования этих рек имела значительный вес в промысловых уловах, численность ее популяции в водохранилищах начала быстро расти.

Попав в условия слабопроточных водоемов и обладая специфическими особенностями биологии размножения, чехонь проявила большую пластичность в освоении новых нерестовых биотопов, ранее ею не используемых. Например, в Рыбинском водохранилище А. Г. Поддубным [1958] на основании изучения распределения ранней молоди чехони и полевых экспериментов по инкубации икры установлено наличие в популяции чехони двух экологических групп — сзерной и речной. В Цимлянском водохранилище часть стада чехони, по данным И. И. Лапицкого [1970], сохранила типичный для вида характер размножения на проточной пойме реки среди растительности, другая часть популяции приспособилась к нересту в толще воды в открытых плёсах водохранилища.

Являясь обитателем пелагиали и обладая большей пищевой пластичностью, чехонь на всех этапах развития была в избытке обеспечена кормом [Коган, 1963]. В связи с этим в водохранилищах заметно возросли темп ее линейного и весового роста, упитанность, продолжительность жизни.

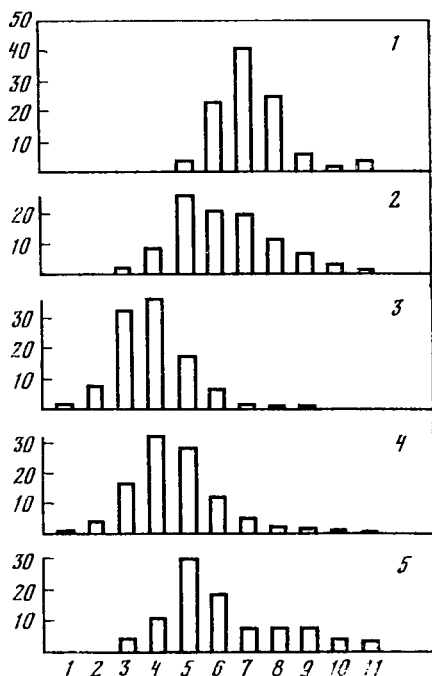
Наиболее высокий темп линейного роста характерен для чехони Цимлянского водохранилища (табл. 9), несколько хуже растет она в Куйбышевском и Горьковском. Стадо чехони в Цимлянском водохранилище представлено особями 3—16 лет, в Куйбышевском возрастной ряд несколько короче и особи старше 13 лет встречаются единично. В Рыбинском водохранилище в современный период возрастной ряд нерестового стада чехони ограничен 10 возрастными группами, что, видимо, вызвано общим снижением ее численности (рис. 16).

Плодовитость чехони колеблется в зависимости от длины тела особей от 5,9 до 73 тыс. икринок (рис. 17). Половое созревание раннее и наступает в южных водохранилищах в возрасте 3—4 лет.

После резкого подъема численности в первые годы наполнения водохранилищ чехонь в дальнейшем стала постепенно терять свое промысловое значение во многих из них. В современный период наибольшие уловы чехони сохранились в Цимлянском водохранилище, но и здесь они снизились в десятки раз. В Рыбинском водохранилище чехонь практически перестала быть промысловой рыбой. Ее уловы не превышают 60—80 ц в год, в то время как максимальные уловы в 1953—1956 гг. колебались в пределах 1,7—2,5 тыс. ц. Аналогичная ситуация сложилась и на других водохранилищах. Некоторые авторы [Поддубный, 1971] считают, что снижение численности чехони вызвано резкими нарушениями условий ее воспроизводства. Однако вполне возможно, что этот процесс связан и с естественными сукцессиями, происходящими в водохранилищах в период формирования их фауны. Численность чехони была высокой, пока в водохранилищах не получили развития другие массовые планктофаги — синец, снеток, тюлька.

РИС. 14. Динамика возрастной структуры популяции щуки в водохранилищах

По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы. 1 — Рыбинское (1980); 2 — Горьковское [Кожеников и др., 1979]; 3 — Куйбышевское [Аутко, 1964]; 4 — Волгоградское [Зарянова, 1962]; 5 — Нижняя Волга [Делицин, 1971]



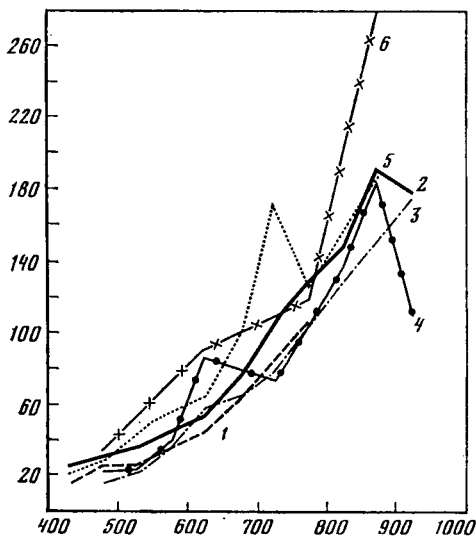


РИС. 15. Связь между плодовитостью и длиной тела щуки в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм.

- 1 — Рыбинское [Захарова, 1955];
- 2 — Горьковское [Туранова, 1970];
- 3 — Куйбышевское [Аутко, 1960];
- 4 — Средняя Волга [Лукин, Штейнфельд, 1949];
- 5 — Волгоградское (Зарянова, 1962);
- 6 — Нижняя Волга [Делицин, 1971]

В настоящее время уловы чехони в каскаде волжских водохранилищ не превышают 3 тыс. ц.

**Густера.** До образования водохранилищ густера была широко распространена в бассейне Волги и Дона. По данным И. И. Лапицкого [1970], густера занимала в составе уловов рыб до 12,2%, в Средней Волге, по сведениям А. Л. Штейнфельд [1949], в уловах Тетюшского рыбзавода густера составляла до 19%. Однако, несмотря на высокую численность в Волге, после образования водохранилищ густера не вошла в состав доминирующих в уловах видов. Только в Цимлянском водохранилище она нашла оптимальные условия для обитания и стала одним из основных промысловых видов. В некоторые годы [Исаев, Карпова, 1980] ее уловы достигали 20—24 тыс. ц. Из волжских водохранилищ наибольшее значение в промысле густера имеет в Куйбышевском, где ее популяция многочисленна и обеспечивает уловы 2,5—3 тыс. ц. В остальных водохранилищах Волги и Камы уловы густеры колеблются от 1,6—0,13 тыс. ц.

Темп роста густеры в верхневолжских водохранилищах мало изменился по сравнению с речным периодом, однако густера в Рыбинском водохранилище (табл. 10) растет лучше, чем в Горьковском. Значительно улучшился рост густеры в Куйбышевском и особенно в Цимлянском водохранилищах. Стадо густеры многовозрастное и представлено особями от 3 до 14 лет. Его основу составляют рыбы в возрасте 4—7 лет (рис. 18).

Половое созревание наступает рано: в Цимлянском и Веселовском водохранилищах — уже в возрасте 1+, а 4—5-летняя густера во всех водохранилищах на 100% половозрела.

Самки густеры обладают высокой индивидуальной плодовитостью, которая колеблется в зависимости от длины тела особей от

ТАБЛИЦА 8. Темп линейного роста щуки в разных водоемах, мм

Водохранилище	Возраст, годы								Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Иваньковское	192	304	417	495	556	646	790	—	Ефимова, 1980
Угличское	237	344	410	514	575	700	830	—	То же
Рыбинское	190	298	371	438	487	559	656	754	Пермитин, 1959
Рыбинское	—	325	405	453	522	553	568	619	Наши данные, 1973
Горьковское	—	—	491	537	557	606	681	761	Кожевников и др., 1979
Саратовское	222	387	407	475	550	625	700	773	Чумаков, 1980
Нижний бьеф Волгоградской ГЭС	122	183	249	312	372	425	486	546	Делицин, 1967
Волго-Ахтубинская пойма	—	—	271	300	332	371	470	487	Делицин, 1971
Камское	133	245	340	435	528	604	680	—	Ефимова, 1980
Оз. Ильмень	—	290	371	455	592	680	—	—	Веткасов, 1974
р. Ангара	—	—	320	410	460	500	540	680	Олифер, 1977

ТАБЛИЦА 9. Темп линейного роста чехони в разных водоемах, мм

Водохранилище	Возраст, годы											Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Рыбинское	93	148	192	228	258	286	310	323	339	350	—	Поддубный, 1958
Горьковское, 1970—1976 гг.	75	138	161	190	231	262	250	305	330	361	380	Кожевников и др., 1978
Куйбышевское	—	143	184	213	234	261	295	285	300	—	—	Сильченко, Колманович, 1972
Нижняя Волга	105	158	201	246	272	303	321	350	361	374	—	Делицин, 1967
Цимлянское, 1952—1958 гг.	122	189	235	253	266	271	283	296	308	319	330	Делицина, 1974
Цимлянское, 1959—1970 гг.	109	167	223	270	303	320	335	350	359	363	367	Тот же
Цимлянское, 1964—1965 гг.	106	152	200	232	245	267	274	281	300	315	336	Делицина, 1967
Цимлянское 1969—1971 гг.	92	167	239	291	324	335	344	350	359	363	361	Делицина, 1974
Нижний бьеф	100	128	182	210	237	264	284	310	328	—	—	Доманевский и др., 1960

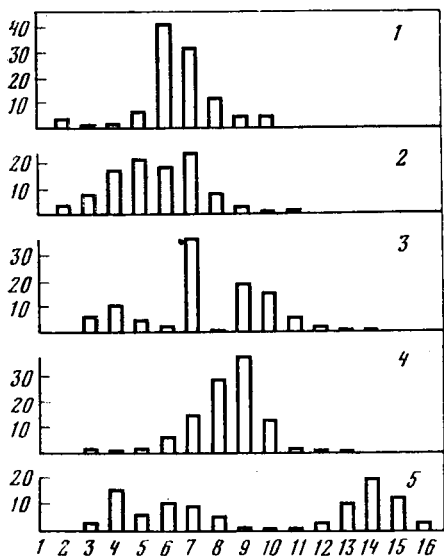


РИС. 16. Динамика возрастной структуры популяций чехони в водохранилищах

По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы. 1 — Рыбинское (1980); 2 — Горьковское [Кожевников и др., 1979]; 3 — Куйбышевское [Сильченко, 1976]; 4, 5 — Цимлянское [Делицина, 1967, 1974]

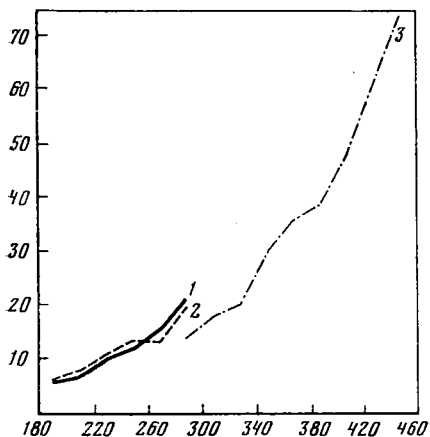


РИС. 17. Связь между плодовитостью и длиной тела чехони в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм. 1 — Средняя Волга [Лукин, Штейнфельд, 1949]; 2 — Кама [Лукин и др., 1950]; 3 — Цимлянское [Делицина, 1974]

5,6 до 243 тыс. икринок (рис. 19). Наиболее высокую плодовитость имеет густера Цимлянского водохранилища.

В связи с тем что густера не образует значительных скоплений во время нереста и нагула, добыча ее затруднена. Этим, видимо, можно объяснить невысокие уловы.

Плотва широко распространена почти во всех водохранилищах европейской части СССР и Сибири. Во многих из них она имеет существенное промысловое значение.

В Рыбинском водохранилище численность плотвы резко возросла в первые же 5—6 лет его существования. В этот период О. А. Ключарева [1951] отмечала низкий темп ее роста и невысокие показатели упитанности, и связывала это с плохой кормовой базой. Положение резко изменилось после того, как в начале 50-х годов началось быстрое расселение дрейссены по водохранилищу. Часть популяции плотвы перешла на питание этим моллюском. При этом резко возросли темп ее роста, упитанность и продолжительность жизни [Поддубный, 1966].

В Горьковском водохранилище плотва наиболее многочисленна в озерной части. Условия ее обитания в этом районе гораздо лучше, чем в речном. В результате в нижнем озеровидном участке плотва растет лучше, чем в верхнем, сохранившем проточность [Ильина, 1960; Кожевников, 1965]. Наиболее хорошим ростом отличается плотва Цимлянского водохранилища [Дрягин и др., 1954].

ТАБЛИЦА 10. Темп линейного роста густеры в разных водоемах, мм

Водохранилище	Возраст, годы								Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Рыбинское	—	115	134	174	193	213	225	237	Наши данные, 1978
Горьковское	97	118	140	155	175	192	215	—	Кожевников и др., 1979
Куйбышевское	51	84	103	130	153	175	194	225	Хузеева, 1964
Средняя Волга	47	110	164	—	—	301	352	—	Поддубный, 1959
	36	60	81	103	123	145	167	—	Поддубный, 1959
Саратовское	39	71	96	121	139	157	174	190	Чумаков, 1980
Нижняя Волга	—	—	—	145	156	179	189	206	Браценюк, 1975
	56	84	115	148	188	208	224	227	Делицин, 1967, 1971
Цимлянское	104	128	153	188	220	239	255	266	Пискунова, 1974
Веселовское	—	110	138	156	165	170	181	200	Пискунова, 1975
Днепровское	—	109	152	183	214	232	268	—	Короткевич, 1948

ТАБЛИЦА 11. Темп линейного роста плотвы в разных водоемах, мм

Водохранилище	Возраст, годы										Автор
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Рыбинское	—	—	—	220	231	244	257	276	285	302	Наши данные, 1978
Горьковское	—	—	121	156	181	201	215	232	265	277	Кожевников и др., 1979
Куйбышевское	64	103	134	189	199	227	249	—	—	—	Королева, 1960а
Средняя Волга	34	68	94	117	139	161	—	—	—	—	Королева, 1960б
	28	57	82	104	121	137	157	—	—	—	Васянин, 1964
Саратовское	—	95	109	150	171	197	227	267	284	305	Браценюк, 1975
	51	85	114	141	160	173	190	206	235	—	Чумаков, 1980
Волгоградское	—	105	145	175	191	215	230	240	—	—	Роечко, 1965
Волго-Ахтубинская пойма	—	—	137	157	174	207	239	255	269	290	Делицин, 1971
Братское	—	93	149	181	200	220	240	260	260	290	Пушкина, 1977
р. Ангара	60	90	130	140	180	200	210	230	240	260	Олифер, 1977
Новосибирское	—	—	150	166	176	188	191	203	209	—	Благовидова и др., 1977



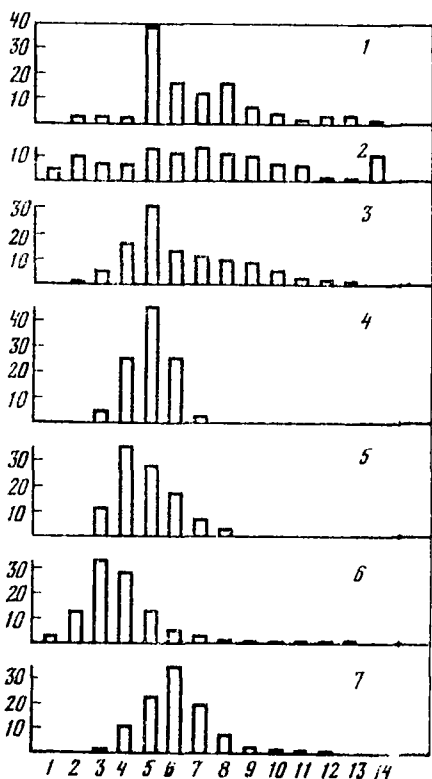


РИС. 18. Динамика возрастной структуры популяций густеры в водохранилищах

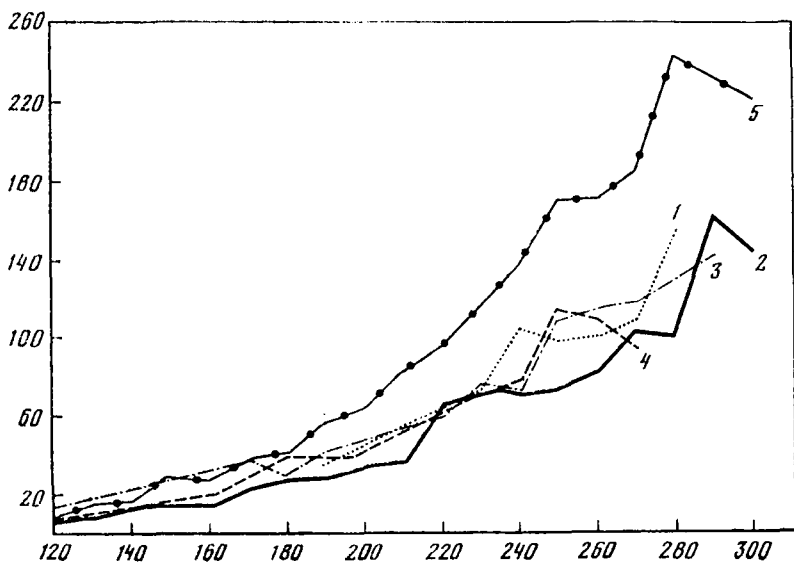
По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %, по оси абсцисс — возраст, годы.

- 1 — Рыбинское;
- 2 — Горьковское [Кожевников и др., 1979];
- 3 — Куйбышевское [Кузеева, 1964];
- 4, 5 — Нижняя Волга [Делицин, 1971];
- 6 — Цимлянское [Пискунова, 1974];
- 7 — Веселовское [Пискунова, 1975]

РИС. 19. Связь между плодовитостью и длиной тела густеры в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм.

- 1 — Рыбинское [Захарова, 1955];
- 2 — Куйбышевское [Хузева, 1964];
- 3 — Средняя Волга [Лукин, Штейнфельд, 1949];
- 4 — Волгоградское [Роенко, 1971];
- 5 — Цимлянское [Пискунова, 1975]



Многочисленна плотва в Братском (7000 ц), в Бухтарминском водохранилище (34 000 ц) и Красноярском (2600 ц) [Исаев, Карпова, 1980].

В волжских водохранилищах наиболее высоким темпом роста в современный период отличается плотва Рыбинского водохранилища (табл. 11), которая не уступает по этому признаку плотве водохранилищ Средней и Нижней Волги. Здесь она имеет большое промысловое значение, ее уловы в последние годы составляют 5—7 тыс. ц.

Возрастной состав стада плотвы волжских водохранилищ представлен особями от 3 до 15 лет, среди которых наиболее многочисленны средневозрастные группы 6—9 лет (рис. 20).

Половозрелой плотва в верхневолжских водохранилищах становится в возрасте 3—4 лет, в водоемах Средней и Нижней Волги — 2—3 лет. Самки плотвы характеризуются высокой плодовитостью, которая колеблется в зависимости от длины тела особей от 2,8 до 53 тыс. икринок (рис. 21). Численность плотвы во многих водохранилищах очень высока. Во всех водоемах она, как правило, образует тугорослую прибрежную и быстрорастущую форму. Последняя обитает в центральной части водохранилищ. Благодаря высокой пищевой пластичности плотва быстро расширяет свой ареал и становится одним из самых массовых видов водоема. Значительные скопления образует только во время нереста и преднерестовый период.

Однако промысловое освоение стада плотвы затруднено тем, что во время ее нерестового хода на многих водоемах вводится общий весенний запрет на лов рыбы. Только на немногих водохранилищах — Рыбинском, Куйбышевском, Бухтарминском и некоторых других — существует специализированный лов плотвы во время весеннего запрета.

Внедрение такого лова под наблюдением органов рыбоохраны, безусловно, целесообразно и позволяет более рационально использовать запасы плотвы в водохранилищах.

*Прочие рыбы.* Среди других видов рыб в водохранилищах Сибири имеют немаловажное значение харнус, ленок, таймень и налим. В Иркутском водохранилище, например, харнус является основным объектом промысла и составляет в уловах до 76% [Тугарина, 1964]. В Новосибирском водохранилище сохранили некоторое промысловое значение стерлядь, сибирский осетр и нельма, однако численность этих видов невелика, и поддержание их запасов хотя бы на существующем уровне возможно только при условии искусственного воспроизводства [Сецко, 1976].

В водохранилищах Верхней Волги некоторое промысловое значение имеют снеток, ряпушка, язь и налим (Рыбинское водохранилище), в Горьковском, Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах — стерлядь. Довольно существенное значение в промысле нижеволжских водохранилищ имеют сом, сазан и жерех. Однако в последние годы наблюдается значительное снижение численно-

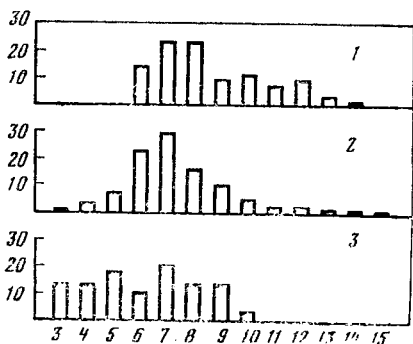


РИС. 20. Динамика возрастной структуры популяций плотвы в водохранилищах

По оси ординат — доля каждой возрастной группы, %; по оси абсцисс — возраст, годы. 1 — Рыбинское (1980); 2 — Горьковское [Кожевников и др., 1979]; 3 — Волго-Ахтубинская пойма [Делицин, 1971]

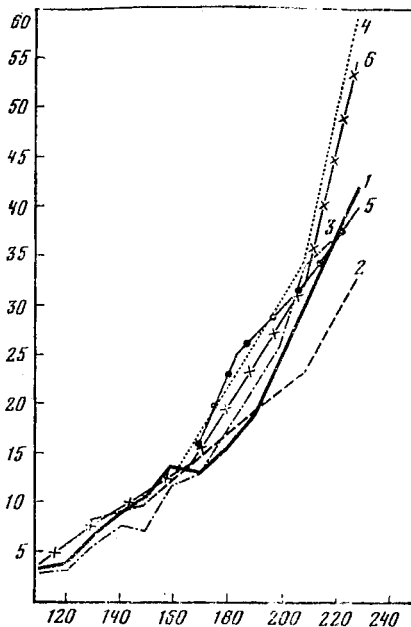


РИС. 21. Связь между плодовитостью и длиной тела плотвы в водохранилищах

По оси ординат — плодовитость, тыс. экз. икринок; по оси абсцисс — длина тела, мм. 1 — Рыбинское [Захарова, 1955]; 2 — Куйбышевское [Назаренко, 1968]; 3 — Средняя Волга [Лукин, Штейнфельд, 1949]; 4 — Волго-Ахтубинская пойма [Делицин, 1971]; 5 — Камское [Соловьева, Надымова, 1969]; 6 — Нижняя Кама [Шмидтов, 1952]

сти этих видов, что связано с ухудшением условий воспроизводства и значительно возросшей интенсивностью промысла.

Слабо осваиваются промыслом и такие многочисленные и широко распространенные виды, как окунь и укляка в водохранилищах Верхней и Средней Волги, тюлька в водохранилищах Нижней Волги и Днепра.

В последние годы широко распространились в водоемах Нижней Волги непромысловые виды рыб — игла-рыба, бычки, щиповка. Эти виды в современный период стали играть значительную роль в питании хищных рыб Волгоградского водохранилища. Бычки и тюлька составляют свыше 70% рациона сома в возрасте от 2 до 10 лет [Закора, 1976]. Игла-рыба охотно используется в пищу бершом и частично судаком [Абрамова, 1976].

Уловы стерляди в последние годы во всех водохранилищах чрезвычайно низки. В сибирских водохранилищах она составляет всего 0,00008% общего улова, а в волжских — 0,2%.

Уловы налима высоки только в Рыбинском водохранилище, в остальных водоемах они незначительны. Другие виды рыб, такие, как язь, карась, жерех, сом, а в последние годы и сазан, в уловах малочисленны. В целом рыбный промысел на водохранилищах играет существенную роль в общей добыче рыбы в стране [см.: Кудерский, наст. сб.].

Сравнительно низкие показатели рыбопродуктивности многих водохранилищ, особенно Европейского Севера и Си-

ри, обусловлены рядом причин, среди которых немаловажную роль в первые годы залития имели недозаселенность промысловыми видами рыб в связи с низкой урожайностью и нерегулярным пополнением стад новыми поколениями и несоответствие видового состава рыб новой кормовой базе. В результате значительная часть кормов не используется рыбами (зоопланктон, моллюски и др.). Обращает на себя внимание однообразие видового состава основных промысловых видов рыб в водохранилищах в Европейской части СССР — это лещ, синец, чехонь, густера, плотва, сазан и многие другие, в Сибири — плотва, окунь и щука.

Интродукция судака и леща в Новосибирском и Бухтарминском водохранилищах показала реальные возможности преобразования ихтиофауны в более выгодную для человека сторону. Прекрасно нагуливаются растительноядные рыбы в Каховском, Цимлянском, Хаузханском и ряде других водохранилищ.

Таким образом, направленное формирование ихтиофауны водохранилищ путем создания поликультуры, успешно использующей все виды корма, вполне реально. Оно должно осуществляться на самых первых этапах формирования фауны водохранилищ, пока система разбалансирована и не насыщена представителями аборигенной фауны. Новые виды могут получить неограниченные возможности размножения и создания высокочисленных стад.

Повышению уловов в водохранилищах может способствовать более интенсивное использование запасов малоценных видов рыб, широкое использование для выращивания рыб водоемов обвалованной литорали и теплых вод ТЭЦ и АЭС. Комплексное использование водоемов, регулирование уровня режима в целях повышения эффективности воспроизводства рыб может создать необходимые условия для оптимального пополнения стад основных промысловых рыб водохранилищ, ликвидировать значительные колебания уловов, стабилизировать экономику рыбодобывающей промышленности.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Л. П.* Динамика численности судака, берша и сома в Волгоградском водохранилище после создания Саратовской ГЭС.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 56—62.
- Аутко Б. В.* Промыслово-биологическая характеристика щуки Куйбышевского водохранилища по материалам 1960—1963 гг.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 249—259.
- Афанасьев Ю. И.* Возрастной состав стада и строение глоточного аппарата леща в зоне затопления Чебоксарской ГЭС.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1975, № 14, с. 23—30.
- Барсуков В. В.* Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1959, вып. 4(7), с. 294—300.
- Берг Л. С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Наука, 1948. Ч. 1; 1949. Ч. 2. 925 с.
- 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—161.
- Браценюк Г. Н.* Рост плотвы и густеры Саратовского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975, № 14, с. 40—41.

- Бургуладзе О. Г.* Эффективность акклиматизации рыб во внутренних водоемах Грузии.— В кн.: Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Фрунзе, 1972, с. 110—111.
- Буторин Н. В., Гордеев Н. А., Ильина Л. К.* Рыбинское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 39—68.
- Бызу С. Е.* и др. Дубоссарское водохранилище. М.: Наука, 1964. 229 с.
- Васильев Л. И.* О росте синца Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. станции Борок, 1954, вып. 2, с. 301—303.
- Васнецов В. В.* Рост рыб как адаптация.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1947, т. 52, вып. 1, с. 23—33.
- Васнецов В. В.* Опыт анализа роста рыб р. Амура.— В кн.: Тр. Амурской ихтиологической экспедиции. М.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 4, с. 7—42.
- Васянин К. Н.* Наблюдения за размножением весенне-нерестующих ценных промысловых рыб в 1960—1963 гг.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 166—179.
- Веткасов С. А.* Возраст, темп роста и динамика численности щуки в оз. Ильмень.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 86, с. 91—102.
- Винберг Г. Г.* Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи соврем. биологии, 1966, т. 61, вып. 2, с. 274—293.
- Владимиров В. И., Сухован П. Г., Бугай Н. С.* Разножение рыб в условиях зарегулированного стока рек. Киев: Наук. думка, 1963. 385 с.
- Володин В. М.* Некоторые особенности формирования структуры популяций леща волжских водохранилищ и биология внутренних водоемов.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1981, № 51, с. 42—48.
- Гордеев Н. А., Ильина Л. К.* Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах волжско-камского каскада.— В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1977, с. 8—21.
- Делицин В. В.* Некоторые изменения в биологии пойменно-речных рыб, вызванные зарегулированием Нижней Волги.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 3, с. 282—298.
- Делицин В. В.* Состав нерестовых стад и размножение рыб на Волго-Ахтубинской пойме.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 192—209.
- Делицина Л. Ф.* Биология и промысел чехони в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 3, с. 107—116.
- Делицина Л. Ф.* Плодовитость и особенности размножения чехони Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1974, т. 10, вып. 1, с. 128—133.
- Дементьева Т. Ф.* Методика составления прогнозов уловов леща Северного Каспия.— Тр. ВНИРО, 1952, т. 21, с. 163—184.
- Дрягин П. А., Галкин Г. Г., Сорокин С. М.* Состав рыб в Цимлянском водохранилище и преобразование его.— Изв. ВНИОРХ, 1954, т. 34, с. 115—122.
- Егерева И. В.* Темп роста синца в первые годы существования Куйбышевского водохранилища.— Тр. Татар. отд-ния ВНИОРХ, 1958, вып. 8, с. 239—246.
- Егерева И. В.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб в Куйбышевском водохранилище.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 142—163.
- Егерева И. В., Махотин Ю. М.* Наблюдения над ростом и возрастом полового созревания синца в Куйбышевском водохранилище.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 270—279.
- Елизарова Н. С.* Плодовитость леща Волгоградского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, № 9, с. 31—33.
- Елизарова Н. С.* Численность и рост леща в условиях Волгоградского водохранилища после создания Саратовской ГЭС.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 134—144.
- Емельянов С. В.* Влияние различного состояния оболочек икры (клейкие и обесклеенные) на ход эмбрионального развития осетра и севрюги.— Тр. ИМЖ АН СССР, 1961, вып. 37, с. 67—219.
- Ерещенко В. И.* К регулированию промысла леща в Бухтарминском водохранилище.— В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1975, вып. 9, с. 74—77.

- Грещенко В. И., Исмуханов Х. К.* Промысловое освоение судака, акклиматизированного в Бухтарминском водохранилище.— В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата: Кайнар, 1975, с. 84—88.
- Г.фимова А. Е.* Угличское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 26—38.
- Г.фимова А. Е.* Биология и запасы щуки Иваньковского и Угличского водохранилищ.— Тр. ГосНИОРХ, 1980, т. 145, с. 39—45.
- Желтенкова М. В.* Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.).— Зоол. журн., 1949, т. 18, вып. 5, с. 858—871.
- Загора Л. П.* Изменение спектров питания некоторых массовых видов рыб Волгоградского водохранилища в процессе развития их кормовой базы.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 75—82.
- Замахав Д. Ф.* О компенсационном росте.— Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 2, с. 303—305.
- Зарянова Е. Б.* Биология судака Нижней Волги.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1960, т. 6, с. 38—76.
- Зарянова Е. Б.* Воспроизводство щуки в первые годы становления Волгоградского водохранилища (1959—1961).— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 243—259.
- Захарова Л. К.* Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 200—265.
- Земская К. А.* Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности.— Тр. ВНИРО, 1958, т. 34, с. 63—87.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь.*— Тр. ИБВВ АН СССР, 1978, вып. 34(37). 290 с.
- Ильина Л. К.* Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960, вып. 3(6), с. 202—216.
- Ильина Л. К.* О разнокачественности молоди и неравномерности роста чешуи у сеголетков окуня.— Вопр. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 1(60), с. 170—174.
- Исаев А. И., Карпова Е. И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. М.: Пищ. пром-сть, 1980, с. 303.
- Камилов Г. К.* Рыбы и биологические основы рыбохозяйственного освоения водохранилищ Узбекистана. Ташкент: Фан, 1973. 232 с.
- Карзинкин Г. С., Шеханова И. А.* Некоторые принципиально новые положения в проблеме удобрения водоемов.— В кн.: Тр. Совещания по рыбоводству. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 25—31.
- Ключарева О. А.* Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1951. 24 с.
- Коваль В. П.* Плодовитость судака Цимлянского водохранилища.— Науч. тр. ГосНИОРХ, 1980, вып. 157, с. 70—76.
- Коган А. В.* О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища.— Зоол. журн., 1963, т. 12, вып. 4, с. 596—601.
- Кожевников Г. П.* Горьковское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 51—61.
- Кожевников Г. П.* Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые его годы 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.
- Кожевников Г. П., Лесникова Т. В., Харитонова Э. Д.* Размерно-возрастная структура стада и промысловый запас рыб Горьковского водохранилища.— Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1979, вып. 142, с. 99—132.
- Кожевников Г. П., Лесникова Т. В., Харитонова Э. Д., Афанасьев Ю. И.* Состояние рыбных запасов зоны затопления Чебоксарского водохранилища и возможные уловы рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 138, с. 97—111.
- Кожова О. М.* Общая физико-географическая характеристика: Биология Иркутского водохранилища.— Тр. Лимнол. ин-та, 1964, с. 3—17.
- Кононов В. А., Лопухина Г. М., Мелюк Н. С., Парадников А. М.* Днепровский сибец.— Тр. ГосНИОРХ, 1960, т. 12, с. 53—60.
- Константинов А. С., Никольский Г. В., Поддубный А. Г.* и др. Рыбопродуктивность волжских водохранилищ и пути ее повышения в условиях комплексно-

- го использования водных ресурсов.— *Вопр. ихтиологии*, 1976, т. 16, вып. 2(97), с. 233—246.
- Константинова Н. А.* Изменение темпа роста и плодовитости некоторых рыб в первые годы существования Каховского водохранилища. Киев: Рыб. хоз-во, 1969, № 8, с. 124—132.
- Коровин В. А., Мицкевич Н. П.* Рост и химический состав тела молоди карпа *Cyprinus carpio* (L.) в зависимости от качества родителей и термки выростных водоемов.— *Вопр. ихтиологии*, 1973, т. 13, вып. 4(81), с. 655—661.
- Королева Т. П.* Рост чехони Куйбышевского водохранилища в 1958 и 1959 гг.— *Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ*, 1960а, вып. 9, с. 297—306.
- Королева Т. П.* Рост чехони Куйбышевского водохранилища.— *Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ*, 1960б, вып. 9, с. 307—315.
- Кудерский Л. А.* О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1974, т. 87, с. 15—26.
- Кузнецов В. А.* Характеристика стада производителей леща Свияжского залива.— *Учен. зап. Казан. ун-та*, 1963, т. 123, кн. 7, с. 204—214.
- Кузнецов В. А.* Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) и качество его икры.— *Вопр. ихтиологии*, 1973, т. 13, вып. 5(82), с. 805—815.
- Кузнецова-Короткова В. М.* Биологические основы интенсификации рыбного хозяйства на Бугуньском водохранилище.— *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*, 1980, вып. 152, с. 22—34.
- Лапицкий И. И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище.— *Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ*, 1970, т. 4. 277 с.
- Лесникова Т. В.* Особенности роста леща Горьковского водохранилища.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1968, т. 93, с. 11—15.
- Лесникова Т. В.* О численности леща Горьковского водохранилища.— В кн.: *Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов*. 1971, № 6, с. 10—13.
- Лесникова Т. В.* О плодовитости леща Горьковского водохранилища.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1972, т. 77, с. 127—136.
- Логашев М. В.* Рыбное хозяйство реки Волги в границах Татарской республики.— *Изв. ВНИОРХ*, 1933, т. 17, с. 49—98.
- Лукин А. В.* Первые годы существования Куйбышевского водохранилища и условия формирования в нем стада промысловых рыб.— *Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ*, 1958, т. 8, с. 6—33.
- Лукин А. В.* Состояние запасов и темп роста леща в Куйбышевском водохранилище.— *Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ*, 1960, вып. 9, с. 253—269.
- Лукин А. В.* Куйбышевское водохранилище.— *Изв. ГосНИОРХ*, 1975, т. 102, с. 105—117.
- Лукин А. В., Васянин К. И., Попов Ю. К.* Малоценные и сорные рыбы Татарской республики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования.— *Изв. Казан. фил. АН СССР. Сер. биол. и с.-х. наук*, 1950, вып. 2, с. 22—48.
- Лукин А. В., Штейнфельд А. Л.* Плодовитость главнейших промысловых рыб Средней Волги.— *Изв. Казан. фил. АН СССР*, 1949, вып. 1, с. 87—106.
- Мамонтов А. М.* Рыбы Братского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1977. 247 с.
- Маркелова Н. В.* Возрастной состав и темп роста леща в первые годы существования Цимлянского водохранилища.— *Изв. ВНИОРХ*, 1958, т. 45, с. 190—196.
- Матвеев Б. С.* О задачах по изучению биологии развития осетровых рыб в условиях искусственного разведения.— *Тр. ИМЖ АН СССР*, 1951, вып. 5, с. 123—128.
- Мина М. В.* Рост рыб: (Методы исследований в природных популяциях).— В кн.: *Итоги науки и техники. Рост животных. Зоология позвоночных*. М., 1973, с. 68—115.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных: (Анализ на уровне организма). М.: Наука, 1976. 291 с.
- Минкина А. Л.* О влиянии различных концентраций железа на рост и газообмен у рыб.— *Тр. Моск. зоопарка*, 1949, т. 4, с. 7—14.
- Мовчан В. А.* Экологические основы интенсификации роста карпа *Cyprinus carpio* (L.). Киев: *Наук. думка*, 1948. 351 с.

- Ниларенко В. А.* Особенности размножения плотвы (*Rutilus rutilus fluviatilis*) в Куйбышевском водохранилище.— Зоол. журн., 1968, вып. 10, с. 1575—1577.
- Небольсина Т. К.* Численность и запасы рыб Волгоградского водохранилища после создания плотины Саратовской ГЭС.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14, с. 119—133.
- Никаноров Ю. И.* Ивановское водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 102, с. 5—25.
- Никаноров Ю. И., Никанорова Е. А.* Ихтиофауна и рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги.— В кн.: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 238—243.
- Никольский Г. В.* Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.
- Никольский Г. В., Белянина Т. Н.* Об особенностях динамики стад некоторых форм атлантической сельди.— Журн. общ. биологии, 1959, т. 20, вып. 3, с. 161—173.
- Олифер С. А.* Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 115, с. 65—97.
- Ольшанская О. Л.* Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его накопления.— В кн.: Биол. исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск, 1975, с. 147—156.
- Остроумов А. А.* О возрастном составе стада и роста леща Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 168—183.
- Остроумов А. А.* Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959а, вып. 1(4).
- Остроумов А. А.* О состоянии запасов рыб в Угличском и Ивановском водохранилищах.— В кн.: Тр. VI совещ. по пробл. биологии внутр. вод. М.; Л.: 1959б, с. 292—297.
- Панкратов С. Ф.* Рост и питание щуки в Усть-Илимском водохранилище.— Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1980, вып. 152, с. 40—46.
- Пегель В. А.* Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950. 199 с. (Тр. Том. ун-та; Т. 108).
- Пермитин И. Е.* Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 6, с. 148—158.
- Пирожников П. Л.* Биопродукционные исследования на водохранилищах.— Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 3(98), с. 395—406.
- Пискунова В. В.* Некоторые данные по биологии и промыслу цимлянкой густеры.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1974, т. 8, с. 126—138.
- Пискунова В. В.* О плодовитости густеры Цимлянского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 93, с. 11—15.
- Поддубный А. Г.* Условия размножения чехони в Рыбинском водохранилище.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 11, с. 1701—1709.
- Поддубный А. Г.* Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период существования.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1(4), с. 269—298.
- Поддубный А. Г.* 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 водоемах. Л.: Наука, 1971. 309 с.
- Поляков Г. Д.* Приспособительные изменения размерно-весовой структуры одно-возрастной популяции рыб в связи с условиями питания.— В кн.: Тр. Совещ. по динамике численности рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 158—172.
- Пушкина Р. Г.* Основные направления повышения рыбопродуктивности Братского водохранилища.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 115, с. 55—65.
- Расс Т. С.* О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, вып. 3, с. 293—305.
- Роенок О. В.* Плотва Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 139—149.
- Роенок О. В.* Плодовитость густеры Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 10, с. 198—204.
- Роенок О. В., Шпилевская Г. В.* Свинец Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 154—162.



- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 359 с.
- Сапог Г. Б. Численность леща Ивановского и Угличского водохранилищ.— Сб. науч. тр. ВНИИПРХ, 1980, № 145, с. 32—39.
- Себенцев Б. М., Мейснер Е. В. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища.— Тр. ВНИИПРХ, 1947, т. 4, с. 9—25.
- Сецко Р. И. Осетровые рыбы и нельма Новосибирского водохранилища.— В кн.: Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. 1976, с. 126—134.
- Сецко Р. И., Долженко М. И., Коровин В. А., Феоктистов М. И. Биология и промысел леща в Новосибирском водохранилище.— В кн.: Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск, 1969, с. 4—10.
- Сиверцев А. П. Некоторые показатели роста карпов.— Докл. ТСХА, 1963а, вып. 90, с. 192—197.
- Сиверцев А. П. Различия в росте карпов двухлеток, полученных от производителей разного возраста.— Докл. ТСХА, 1963б, вып. 95, с. 293—296.
- Сильченко Г. Ф. Воспроизводство запасов чехони *Pelecus cultratus* (L.) в Куйбышевском водохранилище.— Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 6(101), с. 1023—1032.
- Сильченко Г. Ф., Колманович Л. С. Чехонь.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 155—160.
- Сметанин М. М., Стрельников А. С. Ритмичность роста синца Рыбинского водохранилища.— В кн.: Рыбоводство и рыболовство в естественных водоемах и водохранилищах. Фрунзе: Илим, 1981, с. 168—170.
- Смирнов Г. М. Материалы по биологии синца Нижней Камы и Средней Волги.— Учен. зап. Казан. ун-та, 1956, т. 116, кн. 1, с. 231—235.
- Соловьева Н. С., Надымова С. И. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) Камского водохранилища.— Учен. зап. Перм. ун-та, 1969, № 195, с. 67—73.
- Солодникова Л. Н. Питание молоди щуки в Бухтарминском водохранилище.— В кн.: Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Алма-Ата, 1973, с. 149—153.
- Стрельников А. С., Терещенко В. Г., Конобеев А. Г., Касьянова Н. В. Численность поколений и возможные уловы леща в Рыбинском водохранилище.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1982, № 53, с. 41—43.
- Титенков И. С. Биология и промысел ильменского синца.— Изв. ВНИОРХ, 1940, т. 23, вып. 2, с. 151—166.
- Ткачева И. С. Возраст и темп роста синца в Цимлянском водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1958, т. 45, с. 196—200.
- Трифонов Г. П. Материалы по биологии и промыслу леща Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 3, с. 70—89.
- Трифонов Г. П. К вопросу дальнейшего увеличения запасов и уловов леща в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 101—119.
- Тугарина П. Я. К экологии молоди харнуса в Иркутском водохранилище.— Тр. Лимнол. ин-та, 1964, т. 11(31), с. 182—201.
- Тугарина П. Я. Иркутское водохранилище и продуктивность его ихтиоценозов.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 11, с. 44—55.
- Тугарина П. Я., Асхаев Н. Г., Гоменюк Е. С. Экология восточного леща из оз. Убенского в Иркутском водохранилище.— Изв. БГНИИ, 1967, т. 20, с. 15—22.
- Туранова М. Н. Плодовитость хищных рыб Костромского разлива Горьковского водохранилища.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1970, № 3, с. 14—19.
- Тюняков В. М. Промыслово-биологическая характеристика судака Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 111, с. 141—157.
- Федоров А. В. Ихтиофауна бассейна Дона в Воронежской области.— В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской области. Воронеж, 1960, с. 149—249.
- Фесенко Г. М. Некоторые данные по биологии и промыслу синца Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 120—135.

- Фисенко Г. М. О плодовитости цимлянского синца.—Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1974, т. 8, с. 116—125.
- Фисенко Г. М. Закономерности линейного и весового роста синца Цимлянского водохранилища в зависимости от кормовых ресурсов водоемов.—Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1975, т. 9, с. 83—94.
- Хашем М. Т. Половое созревание и плодовитость синца.—Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 3(56), с. 489—496.
- Хузева Л. М. Биология густеры Куйбышевского водохранилища.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 260—270.
- Хузева Л. М., Гончаренко К. С. Судак.—В кн.: Распределение и численность рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972, с. 114—125.
- Цыплаков Э. П. Размерный и возрастной состав леща Куйбышевского водохранилища и изменение его роста в связи с обеспеченностью корма.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, т. 10, с. 205—222.
- Цыплаков Э. П. Лещ.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 68—113.
- Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 164 с.
- Чумаков В. К. Динамика численности и состояние запасов основных промысловых рыб.—Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1980, т. 18, с. 82—90.
- Шмидтов А. И. Роль плотвы (*Rutilus rutilus* L.) в рыбном хозяйстве ТАССР и ее биологические особенности в Нижней Каме и Средней Волге.—Учен. зап. Казан. ун-та, 1952, т. 112, кн. 7, с. 131—156.
- Шпилевская Г. В. Особенности роста и созревания синца Волгоградского водохранилища.—Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, вып. 3(44), с. 496—499.
- Штейнфельд А. Л. Густера Средней Волги и ее значение в рыбном промысле.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1949, вып. 5, с. 61—133.
- Юровицкий Ю. Г. О факторах, определяющих численность синца в Рыбинском водохранилище.—Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 12, с. 1861—1866.
- Яковлева А. Н. Промысел леща Нижней Волги и прогноз его численности в Сталинградском водохранилище.—Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1956, т. 4, с. 128—154.
- Яковлева А. Н. Формирование запасов рыб Волгоградского водохранилища в первые годы его существования (1959—1961).—Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1962, т. 7, с. 74—108.
- Alee W. C., Bowen E. C., Welty J. C., Oesting R. The effect of homotypic conditioning of water on the growth of fishes, and chemical studies of the factors involved.—J. Exp. Zool., 1934, vol. 68, N 2, p. 183—213.
- Allee W. C., Finkel A. J., Hosking W. H. The growth of goldfish in homotypically conditioned water. A population study in mass physiology.—J. Exp. Zool., 1940, vol. 84, N 3, p. 417—443.
- Allee W. C., Frank P., Berman M. Homotypic and heterotypic conditioning in relation to survival and growth of certain fishes.—Physiol. Zool., 1946, vol. 19, N 3, p. 243—258.
- Allee W. C., Greenberg B., Rosenthal G. M., Frank P. D. Some effects of social organisation on growth in the green sunfish, *Lepomis cyanellus*.—J. Exp. Zool., 1948, vol. 108, N 1, p. 1—19.
- Bertalanffy L. van. Quantitative laws in metabolism and growth.—Quart. Rev. Biol., 1957, vol. 32, N 3, p. 217—231.
- Brody S. Bioenergetics and growth. With special reference to the efficiency complex in domestic animals. N. Y.: Hafner, 1945. 1023 p.
- Brown M. E. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.): Factors influencing the growth of trout fry.—J. Exp. Biol., 1946, vol. 22, p. 130—144.
- Eisber T. The influence of light on the early growth of chinook salmon.—Growth, 1957, vol. 21, p. 197—203.
- Gröbe H. Optische und chemische Einflüsse der Besiedlungsdichte auf das Wachstum von *Xiphophorus belleri* guentheri.—Zool. Jb. Physiol., 1968, N 74, S. 233—245.
- Medawar P. B. Size, shape and age.—In: Essays on growth and form. Oxford: Univ. press, 1945, p. 157—187.

- Ottestad P.* A mathematical method for the study of growth.— In: Essay on population. Hval rad, Skr., 1933, N 7, p. 30—54.
- Parker R. R., Larkin P. A.* A concept of growth in fishes.— J. Fish. Res. Board Canada, 1959, vol. 16, N 5, p. 721—745.
- Saburo I., Takashi Y.* Fish population dynamics under nutrient enrichment — ease of the east Setoinead sea.— Ecol. Model, 1980, vol. 10, N 3/4, p. 141—165.
- Shaw G.* The effect of temperature conditioned water upon rate of growth of fishes and amphibia.— Ecology, 1932, vol. 13, N 3, p. 263—278.
- Stewari B. M.* The growth of two populations densities of preadult blue gourami in reflecting and non-reflecting aquarium.— Growth, 1974, vol. 38, N 2, p. 219—224.
- Tyler R. E., Kilambi R. V.* Temperature — light effects on growth, food conversion efficiency and behaviour of blue catfish, *Ictalurus furcatus* (Le Suerur).— In: Proc. 26th Annual Conf. Southeast Assoc. Game and Fish Comiss., Knoxville, 1972. Columbia, 1973, p. 553—565.
- Willemssen J.* Fischery-aspects of eutrophication.— Hydrobiol. Bull., 1980, vol. 14, N 1/2, p. 12—21.
- Wirtz P.* The influence of the sight of a conspecific on the growth of *Blennius pholis* (Pisces, Teleostei).— J. Comp. Physiol., 1974, vol. 91, N 2, p. 161—165.
- Yu M., Perlmutter A.* Growth inhibiting factors in the zebrafish, *Brachydanio rerio* and the blue gourami, *Trichogaster trichopterus*.— Growth, 1970, vol. 34, N 2, p. 153—157.

УДК 597.0/5—15

## ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБНЫХ ЗАПАСОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

А. Г. ПОДДУБНЫЙ, В. М. ВОЛОДИН,  
В. К. КОНОБЕЕВА, И. И. ЛАПИЦКИЙ

Водохранилища служат прежде всего для целей энергетики, судохозяйства, снабжения водой городов, промышленных предприятий, ирригации и т. п. Рыбохозяйственное использование в большинстве случаев — лишь дополнительная форма эксплуатации этих водоемов. Требования перечисленных отраслей народного хозяйства к гидрологическому режиму водохранилищ, как правило, не совпадают с требованиями рыбного хозяйства. Это обстоятельство служит, по-видимому, основной причиной значительного расхождения между проектной и фактической рыбопродуктивностью водохранилищ. Последняя обычно намного ниже проектной (табл. 1).

Характерной особенностью водохранилищ как рыбохозяйственных водоемов является резкая вспышка численности фитофильных видов рыб в первые 2—3 года после наполнения, которые в качестве нерестового субстрата используют затопленную наземную растительность. В этот же период создаются особо благоприятные условия для развития и роста молодежи. При существующей практике эксплуатации водохранилищ условия естественного воспроизводства рыб в дальнейшем резко ухудшаются и больше никогда не достигают уровня первых лет наполнения [Поддубный, Фортуна-тов, 1961].

Эффективность воспроизводства рыб в водохранилищах, как и в других водоемах, в конечном итоге оценивается количеством жиз-

ТАБЛИЦА 1. Проектная рыбопродуктивность некоторых водохранилищ

Водохранилище	Рыбопродуктивность, кг/га		Водохранилище	Рыбопродуктивность, кг/га	
	проектная *1	фактическая **		проектная *1	фактическая **
Ивнянковское	45,9	15—20	Киевское	40,2	9—23
Рыбинское	22,0	6—7	Бухтарминское	50,0	28
Горьковское	35,0	8	Цимлянское	40,7	30
Куйбышевское	40,7	7—9			
Волгоградское	49,0	12			

\* По: Л. А. Кудерский [1972].

\*\* По: А. И. Исаев, Е. И. Карпова [1980].

нестойкой молоди, способной компенсировать убыль численности популяций от разных причин. В водохранилищах она зависит от большего числа факторов, чем в естественных водоемах, к условиям жизни в которых популяции были приспособлены в результате длительного развития. Главные факторы, определяющие эффективность воспроизводства популяций рыб в водохранилищах, показаны на рис. 1.

В водохранилищах эффективность воспроизводства рыб зависит от двух групп факторов — биотических и абиотических. Из них численность и структура нерестового стада определяют величину популяционной плодовитости и качество икры, хищники (рыбы и беспозвоночные) оказывают влияние на количество личинок и мальков, а обеспеченность пищей личинок — на количество жизнестойкой молоди. Группа абиотических факторов, главным образом уловенный режим, температура и химизм воды, влияют как на количество и качество отложенной икры, так и на численность личинок и жизнестойкой молоди. Каждый из перечисленных факторов в отдельности, а особенно в том или ином сочетании с другими, может оказывать не только положительное, но и отрицательное влияние на воспроизводство запасов рыб, причем в водохранилищах второе обычно случается чаще, чем первое.

Анализ многочисленных литературных данных показывает, что структура нерестовой части популяций рыб в водохранилищах претерпела существенные изменения по сравнению с рекой. В популяциях бентофагов и планктофагов стали преобладать особи с пониженным темпом роста и ухудшилось соотношение длина—вес. В нерестовом стаде увеличилось количество молодых и впервые созревающих особей, уменьшилась численность рыб старших возрастных групп, снизилась плодовитость одноразмерных самок, причем все эти показатели наиболее плохи в старых водохранилищах. Причина этих изменений — специфичность водохранилищ как среды обитания рыб и разного рода антропогенные воздействия, среди которых немалая роль принадлежит, видимо, нерациональной

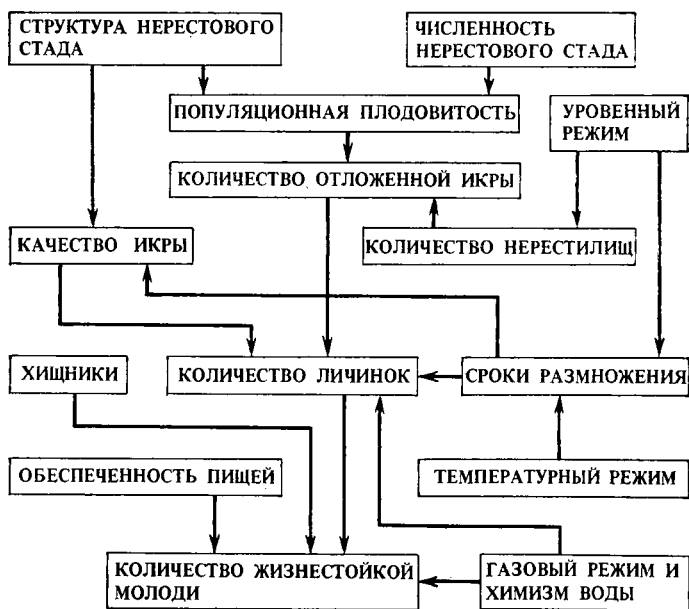


РИС. 1. Основные факторы, определяющие эффективность воспроизводства рыб в водохранилищах

организации промысла [Ильина, Гордеев, 1970; Назаров и др., 1978; Небольсина, 1976; Хашем, 1968, и др.]. Ухудшение структуры нерестового стада оказывает отрицательное влияние на показатели популяционной плодовитости рыб и качество их икры. Роль качественной структуры нерестового стада рыб в воспроизводстве запасов рыб достаточно полно рассмотрена в одной из наших работ [Володин, 1978], поэтому останавливаться здесь на этом вопросе мы не будем.

В некоторых случаях существенный урон воспроизводству наносят хищные беспозвоночные и рыбы, уничтожая развивающуюся икру и личинок рыб. Так, по данным Л. К. Ильиной [1966а], в Рыбинском водохранилище беспозвоночные на отдельных участках нерестилищ могут выедать до 99,6% отложенной икры леща и плотвы. При этом больше всего икры уничтожается в густых зарослях водной растительности, где условия развития беспозвоночных наиболее благоприятны. На отдельных кочках с растениями в узкой полосе прибрежной растительности икра истребляется в меньшей степени. Массовое уничтожение отложенной икры верховки личинками комара *Cricoforus sylvestris* в оз. Глубоком наблюдала М. Н. Гостева [1950]. В. И. Владимирова [1960] установил, что в Каховском водохранилище в 1956 и 1957 гг. некоторые хищные циклопы уничтожили до 10–12% отложенной икры сельди и до 30–40% ее личинок. Помимо сельди, нападению со стороны циклопов подверглись также личинки тюльки, карповых и оку-

невых. В. И. Владимиров отмечал даже некоторую обратную связь между количеством личинок сельди и чехони и интенсивностью развития зоопланктона. Эти данные показывают, таким образом, что, помимо хищных видов рыб, поедающих икру и молодь своих собратьев, на эффективность воспроизводства рыб серьезное влияние может оказывать и массовое развитие хищных беспозвоночных.

Рост и выживание молоди рыб во многом зависят от условий ее откорма, в том числе от обеспеченности пищей. Количество кормового зоопланктона в водохранилищах [по крайней мере в волжских — Дзюбан, Ривьер, 1976] в настоящее время достаточно велико, и обеспеченность пищей не лимитирует выживание подросшей молоди. В ином положении находятся личинки на ранних этапах развития. По мнению Д. А. Панова [1966а], в Рыбинском водохранилище личинки леща бывают полностью обеспечены пищей лишь в редкие годы. Чаше же обеспеченность составляет не более 15—20 и даже 10% необходимой. Она зависит от плотности зоопланктона, которая определяется в первую очередь режимом наполнения и сработки уровня и величинами площадей затопленной растительности. Д. А. Панов и Ю. И. Сорокин [1966] установили, что нижним оптимальным пределом концентрации пищи личинок леща, по-видимому, является 1000 экз. беспозвоночных в 1 л воды. Для других видов оптимальными могут быть иные концентрации [Ивлев, 1946, 1955]. Более стабильны в водохранилищах условия откорма личинок и молоди малоценных видов — плотвы, густеры [Панов, 1966б], окуня [Шентякова, 1959] и ерша [Подаруева, 1960]. У личинок синца обеспеченность пищей в отдельные годы может различаться в 6 раз [Панова, 1966]. Однако обеспеченность пищей не является ведущим фактором выживания молоди.

Из множества абиотических факторов, оказывающих непосредственное влияние на воспроизводство запасов рыб в водохранилищах, первостепенное значение имеют уровенный режим, проточность, термический режим и в меньшей степени химизм водных масс. Каждый из этих факторов в отдельности, а особенно то или иное их сочетание, определяют успешность размножения рыб и развития оплодотворенной икры, а также выживаемость молоди на ранних этапах развития.

Уровенный режим играет особо важную роль в воспроизводстве рыбных запасов водохранилищ. От него зависит прежде всего величина площади эффективных нерестилищ для фитофилов. Недостаток последних или несвоевременное залитие растительности при наступлении нерестовых температур, во-первых, часто вызывает резорбцию близкой к зрелости икры у значительного количества самок, что сказывается на количестве отложенной икры; во-вторых, ведет к перезреванию икры в результате задержки нереста, что отражается на ее качестве; в-третьих, может приводить к переуплотнению кладок икры при использовании одних и тех же нерестилищ разными видами рыб, что отрицательно влияет на выживание уже отложенной икры и количество личинок. В результате снижения уровня в период развития икры, причем даже кратковремен-

ного, часть нерестилищ может обсыхать, что опять-таки сказывается на количестве выклюнувшихся личинок; резкий сброс воды в летне-осенне-зимний период вызывает гибель молоди в отшнуровавшихся водоемах; вследствие сброса глубинных вод в период весеннего попуска происходит замедление прогревания верхнего участка нижележащего водохранилища и задержка нереста рыб в нем; значительная сработка уровня в зимний период может приводить к появлению заморных явлений, причем не только в одном, а даже в цепи водохранилищ. Уровненный режим оказывает определенное влияние на обеспеченность пищей молоди на ранних этапах развития, что сказывается на количестве жизнестойкой молоди. Словом, влияние уровня на эффективность воспроизводства запасов рыб в водохранилищах весьма разнообразно и, главное, чаще неблагоприятное, чем положительное, что определяется графиком уровня и режима каждого водохранилища и его выдерживанием.

Уровненный режим водохранилищ неодинаков. По этому признаку П. В. Тюрин [1961] все водохранилища Советского Союза разделил на три группы. Первая из них характеризуется максимальной высотой уровня в весенний период и значительной летне-осенне-зимней сработкой. К водохранилищам этой группы относятся Рыбинское, Чебоксарское, Нижне-Камское, Цимлянское, Кременчугское, Мингечаурское, Чардарьинское. Вторая группа отличается относительно стабильным уровнем в период открытой воды и значительной зимней сработкой. Это — Ивацкое, Угличское, Горьковское, Куйбышевское, Камское, Воткинское, Каховское, Бухтарминское, Новосибирское, Красноярское, Братское и некоторые другие водохранилища. К третьей группе относятся водохранилища с относительно стабильным уровнем в течение всего года: Саратовское, Волгоградское, Днепродзержинское, Днепровское. Условия воспроизводства рыб в водохранилищах этих трех групп разные. Наиболее благоприятны они, казалось бы, должны быть в водохранилищах первой группы, поскольку весной при максимальном подъеме уровня, в какой-то мере сходного с речным паводком, заливается обширная заросшая травой прибрежная зона — нерестилища фитофильных видов рыб. Во время летней сработки она обсыхает и вновь успевает покрыться растительностью. Однако на самом деле эта принципиальная схема уровня и режима очень часто нарушается. Так, в Рыбинском водохранилище Н. В. Буторин [1963, 1969], анализируя форму кривых уровня в разные годы, выделил четыре основных типа его колебания.

I. Уровень водохранилища к концу весеннего накопления достигает или даже превышает отметку НПУ. Затем после непродолжительного стояния около максимальной отметки начинает постепенно снижаться.

II. В весенний период, как и в первом случае, высота уровня достигает или превышает отметку НПУ. Однако в течение лета он не снижается, а поддерживается около максимальной отметки весеннего наполнения.

III. К концу весеннего наполнения уровень не достигает отметки НПУ, но, как и в первом случае, после непродолжительного стояния начинает постепенно понижаться, и особенно резко снижается в зимний период.

IV. Весной уровень не достигает НПУ и в течение летне-осеннего сезона находится ниже его отметки. Однако к концу лета в результате интенсивных дождевых паводков происходит второй подъем уровня, при котором он достигает отметки, значительно превышающей высоту весеннего наполнения.

Для размножения фитофилов наиболее благоприятен первый тип урванного режима, обеспечивающий нормальный нерест, развитие и нагул молоди. Примером этого может служить ситуация, сложившаяся в Рыбинском водохранилище в 1979 г. Отличительной чертой гидрологического режима этого года явилось форсированное наполнение водохранилища, в результате которого уровень в конце 2-й декады мая оказался на 0,2 м выше проектной отметки. Это явление было необычным для водохранилища, так как подъем уровня обычно форсируют в июне. Такой высокий уровень держался до конца июня. В результате были залиты площади, летовавшие 10 лет и заросшие травой и кустарником, что необычайно увеличило площади эффективных нерестилищ (на 2800 га). Как следствие урожайность молоди в этот год была на порядок выше по сравнению с другими годами (табл. 2).

При втором типе уровня прибрежная зона не подвергается летованию и, естественно, не успевает зарости травой, что вызывает недостаток нерестилищ весной следующего года. Урванный режим III и IV типов также связан с сокращением нерестовых площадей.

Анализ эффективности размножения рыб в Рыбинском водохранилище в период 1941—1960 [Ильина, Поддубный, 1963] и в 1961—1981 гг. показывает, что она во многом зависит не только от высоты уровня в данном году, но и от типа уровня предшествующего. Наиболее благоприятным оказывается такой ход наполнения водохранилища, когда во время нереста рыб высота уровня немного (1,5—2,5 м) превышает отметку предыдущего года. Из 40 рассмотренных лет подобная ситуация сложилась лишь 6 раз — в 1946, 1947, 1953, 1955, 1970 и 1979 гг., когда были залиты большие площади летовавшего побережья. Эти годы дали высокоурожайные поколения рыб. В годы, когда в весенний период высота уровня лишь ненамного превышает отметку предыдущего, полоса зарослей бывает значительно уже, но все же для обеспечения успешного нереста рыб ее хватает. Урожайность молоди в такие годы обычно бывает средней. В годы с низким уровнем остаются незалитыми не только растения, но и нижележащая часть побережья. Для нереста используются самые необычные и случайные субстраты. Значительное число производителей остается с невыметанной икрой. Количество родившейся молоди небольшое, но ее выживаемость может оказаться высокой и все поколение может быть средним по численности. Наиболее неблагоприятна для размножения такая ситуация, когда весенний уровень водохранилища немного ниже уровня предыдущего года.



В такие годы заливаются зона, где в предыдущем были обильны погруженные растения (рдесты, элодея, гречиха и т. п.). За зиму они гнивают, а весной их дальнейшее разложение ухудшает газовый режим в мелководной прибрежной зоне (1962, 1963, 1964, 1971, 1972 и 1973 гг., табл. 2).

Таким образом, наблюдающиеся отклонения от генеральной схемы уровенного режима водохранилища вызывают значительные колебания площадей естественных нерестилищ фитофильных видов рыб по годам (см. табл. 2), при которых в отдельные годы мог создаваться даже их избыток, а в другие — явный недостаток, приводящий к резорбции близкой к зрелости икры у значительного числа самок из состава нерестового стада.

Сопоставление величины площади эффективных нерестилищ в отдельные годы с количеством самок леща и синца с резорбирующей икрой, которое в какой-то мере отражает условия размножения всех фитофильных рыб в водоеме, показывает, что уровенный режим и связанная с ним площадь нерестилищ до 1964 г. включительно оказывали существенное влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов в Рыбинском водохранилище. Их недостаток приводил к тому, что большая часть самок не принимала участие в размножении, и урожайность молоди в такие годы была, как

ТАБЛИЦА 2. Общий промысловый улов, урожайность молоди и условия нереста в Рыбинском водохранилище в 1953—1979 гг.

	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.
Тип уровня	I	III	I	IV	II	II	II	III	I	III	IV	IV
Время наполнения водохранилища	—	—	—	—	—	—	—	2	2	2	2	1
Температура воды в период нереста	1	3	3	1	4	1	2	4	3	4	4	3
Сроки нереста	2	2	2	1	3	1	2	2	2	1	2	1
Площадь эффективности нерестилищ, тыс. га	20,3	0,7	22,5	1,0	7,5	2,0	3,2	0,5	9,3	1,3	0,5	0,5
Количество самок леща с резорбирующей икрой	0,0	39,0	6,5	40,0	9,5	21,0	31,4	41,0	7,5	13,0	30,0	44,1
Количество самок синца с резорбирующей икрой	9,0	27,4	4,4	27,7	—	16,7	27,2	57,8	23,4	11,4	43,0	59,2
Средняя плотность молоди, экз./м <sup>3</sup>	2,8	0,7	—	—	—	—	0,55	0,5	2,15	—	—	0,75
Общий промысловый улов, тыс. ц	27,2	43,0	42,3	42,6	37,1	41,0	40,5	42,0	29,8	33,2	38,2	36,0
Условия нереста	2	2	3	1	3	2	2	2	3	2	2	2

Примечание. Тип уровня по Л. К. Ильиной, А. Г. Поддубному [1963]: I—высокий после низкого, II—средний после низкого, III—низкий после высокого, IV—более низкий после низкого; время наполнения, баллы: позднее—1, среднее—2, раннее—3; температура воды, баллы: низкие—1,

правило, низкой. С конца 60-х годов эта зависимость нарушилась, а в конце 70-х годов перестала существовать. Это подтверждается результатами статистической обработки данных по урожайности отдельных поколений леща Рыбинского водохранилища: корреляция между численностью молоди и уровнем воды в водоеме средняя,  $r=0,5$ . Следовательно, на данном этапе существования Рыбинского водохранилища, когда в результате разрушения затопленных лесов и размыва грунтов резко уменьшилась площадь заросшего прибрежья, уровень воды, как и прежде, несомненно, оказывает влияние на размножение фитофилов, но не является определяющим. Заметим, что общие уловы, отражающие в общих чертах фактическую численность рыб, в 1953—1964 гг. в среднем составляли 37,7 тыс. ц в год, а в 1965—1976 гг.—только 27,6 тыс. ц, т. е. снизились на 27%. В результате этого недостаток нерестовых площадей в конце 70-х годов стал меньше сказываться на относительной численности самок с резорбирующей икрой, чем прежде, хотя площадь эффективных нерестилищ за истекший период уменьшилась на целый порядок. Немалую роль в этом, очевидно, играет и установка искусственных нерестилищ, число которых в последние годы достигает 100 тыс. гнезд.

Нерегулярный многолетний график уровня режима Рыбинского водохранилища оказал существенное влияние на общую площадь нерестилищ в этом водоеме. Исчезновение затопленных лесов, размыв прибрежной зоны с затопляемой растительностью и образование песчаных пляжей на значительной части прибрежья привели к тому, что площадь эффективных нерестилищ в современный

1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.	1978 г.	1979 г.
II	I	II	II	III	I	III	IV	IV	I	—	—	—	—	I
1	2	1	3	1	3	1	1	1	3	1	1	2	2	1
1	4	1	2	1	3	1	2	4	3	3	1	4	2	4
1	2	1	3	1	2	1	1	1	1	3	2	3	1	2
1,3	2,2	1,2	2,2	0,3	1,0	0,8	0,7	0,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	4,6
8,1	8,2	34,5	37,2	33,1	27,7	19,3	27,0	23,0	6,1	33,1	—	—	—	—
9,1	3,3	—	—	13,5	33,6	—	72,0	53,0	—	—	—	—	—	—
—	—	1,4	2,3	0,60	1,75	0,40	0,40	0,40	0,45	0,45	1,05	2,35	3,30	18,6
38,3	32,0	27,5	28,4	25,4	24,9	22,2	27,0	27,4	24,4	27,3	26,2	28,1	—	—
2	3	1	2	1	3	1	1	2	2	2	1	2	2	3

наличие сильных колебаний—2, средние—3, высокие—4; сроки нереста, баллы: поздние—1, средние—2, ранние—3; условия нереста, баллы: плохие—1, средние—2, хорошие—3. Количество самок—%.

период составляет всего 800 га, тогда как в 60-х годах она равнялась 2000 га, а в 50-х — 8200 га, причем в многоводные 1953 и 1955 гг. она превышала даже 20 000 га. В этих условиях все большее значение для размножения рыб начинают приобретать небольшие притоки водохранилища [Захарова, 1958], однако они нуждаются в проведении большого объема рыбоводно-мелиоративных работ. Искусственное регулирование уровня водохранилища в интересах рыбного хозяйства, которое ранее неоднократно было рекомендовано ИБВВ АН СССР, в настоящее время, как справедливо отмечали Л. К. Ильина, Н. А. Гордеев [1972], вряд ли сможет обеспечить быстрое восстановление рыбных запасов на уровне 50-х годов, поскольку время упущено, первичные грунты в прибрежной зоне размыты и заменены песчаными пляжами, мало способствующими произрастанию водной растительности. Вряд ли следует ожидать и особого эффекта от искусственных нерестилищ, так как родившаяся молодь по той же причине испытывает недостаток в защищенных убежищах и необходимых на ранних этапах развития мелких кормовых организмах, численность которых наиболее высока именно в заросших участках мелководной прибрежной зоны. В сложившейся ситуации все с большей остротой встает вопрос строительства на побережье водохранилищ типа Рыбинского нерестово-вырастных хозяйств, обвалованных водоемов и других сооружений подобного рода, основная цель которых — разведение и выпуск в водоем подрощенной молоди. Вероятно, только этим путем можно будет восстановить и даже увеличить запасы рыб в этих водоемах.

За немногими исключениями еще менее благоприятны условия размножения рыб в водохранилищах 2-й и 3-й групп, по П. В. Тюрину [1961], характеризующихся относительно стабильным уровнем в период открытой воды. Отсутствие значительных колебаний уровня в летний период способствует образованию в прибрежье устойчивых зон зарослей макрофитов, однако их площадь, как правило, мала (в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, например, она составляет менее 1% площади водоема) и не может полностью обеспечить воспроизводство рыбных запасов. Популяции фитофильных видов в таких водохранилищах испытывают постоянный недостаток нерестилищ и часто для откладки икры вынуждены использовать несвойственные для них субстраты. Так, в Куйбышевском водохранилище в условиях недостатка заливаемой прибрежной растительности часть популяции леща стала нереститься на глубине, откладывая икру на затопленные кустарники и остатки деревьев [Васянин, 1960; Махотин, 1964, 1972]. Аналогичная картина отмечена в Камском [Пушкина, 1971], Саратовском [Небольсина, 1973] и Волгоградском [Ильина, Небольсина, 1976] водохранилищах. Наряду с изменением экологии нереста часто происходит и сокращение числа порций у порционно мечущих икру рыб. Такое явление отмечено, например, у густеры Камского [Пушкин, 1965], Волгоградского [Роевко, 1965] и Дубоссарского [Зеленин, 1960] водохранилищ и у леща Куйбышевского и Дубоссарско-

го водохранилищ [Васянин, 1960; Зеленин, 1960]. У леща Рыбинского водохранилища в начале 50-х годов также наблюдалась тенденция к порционному икротетанию, хотя судьба второй порции не была известна [Захарова, 1955; Сергеев и др., 1955]. В настоящее время такие самки из состава нерестового стада исчезли полностью.

В водохранилищах второй группы недостаток нерестилищ для фитофилов еще более усугубляется сработкой и снижением уровня воды зимой. В начале зимы заросшие участки мелководий замерзают, и далее по мере сработки уровня лед ложится на грунт, а при весеннем наполнении водоема поднимается и вырывает растения вместе с корнями. Подобное явление происходит в Горьковском [Кожевников, 1965а, б], Кременчугском [Коновалов, Вавилова, 1970; Танасийчук, 1969; Филь, 1967], в среднечереповских и других водохранилищах. Из водохранилищ данной группы высшая водная растительность мощно развита, пожалуй, только в Ивановском и Угличском водохранилищах. Нерестилищ для фитофилов в них всегда избыток. Однако в этих водоемах прогрессирует процесс заболочивания, который в конце-концов неизбежно приведет к ухудшению нагула молоди [Гордеев, Ильина, 1978], уменьшению площади эффективных нерестилищ, ухудшению условий развития икры на них и снижению урожайности молоди. Однако в настоящее время плотность молоди в Ивановском водохранилище на порядок выше, чем в Рыбинском (табл. 3).

Существенный вред размножению рыб в ряде водохранилищ наносит резкий сброс воды в весенний период. В Ивановском и Угличском водохранилищах таким образом сбрасываются паводковые воды из их верховий, где пик половодья возвышается над летней меженью в среднем на 4 м. [Буторин, 1969]. Подобный же залповый сброс уровня воды осуществляется в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах с целью обводнения дельты Волги. При таких попусках уровень воды снижается на 40—60 см, и обнажаются значительные площади нерестилищ, что приводит к массовому обсыханию и гибели отложенной на них икры [Ильина, 1966б, 1971; Шаронов, 1963; Яковлева, 1965]. К обсыханию отложенной икры часто приводит также неравномерный суточный и недельный графики работы ГЭС. В наибольшей степени при этом страдают нерестилища, расположенные в нижних бьефах водохранилищ [Бердичевский, 1965; Кононов, Пробатов, 1967].

В водохранилищах первого типа большое влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов оказывает режим сработки уровня в летне-осенний период. Замедленное его снижение в августе—октябре приводит к образованию в зоне временного затопления массы отшнурованных пересыхающих водоемов, в значительной части которых остается молодь и даже взрослая рыба. Специальные исследования, проведенные в Рыбинском водохранилище [Поддубный, 1960], показали, что в них погибает главным образом молодь щуки (65,3%), окуня (19%), плотвы (9,6%) и налима (1,4%). На долю прочих видов приходится в сумме всего 4,7%.

ТАБЛИЦА 3. Изменение средней плотности молоди рыб в открытой части водохранилищ, экз./м<sup>3</sup>

Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Рыбинское водохранилище, 1977 г.					
52,050	5,020	1,600	0,500	—	—
1978 г.					
0,850	55,750	5,750	0,450	—	0,050
Иваньковское водохранилище, 1979 г.					
0,150	0,600	0,200	0,300	0,200	—
1980 г.					
—	0,015	—	0,015	0,03	—

Примерные расчеты показали, что к ноябрю 1958 г. обнажилось 700 км<sup>2</sup>. Остаточные водоемы занимали около 1/20 части осушенной зоны, в трети из них была обнаружена рыба со средней плотностью 4 экз./м<sup>2</sup>. Таким образом, в 1958 г. в остаточных водоемах погибло 30 млн. 160 тыс. экз. сеголеток щуки, 9 млн. 280 тыс. экз. окуня, 4 млн. 640 тыс. экз. плотвы и 2 млн. 320 тыс. экз. молоди других видов рыб. Несмотря на то что эти цифры имеют характер лишь грубого приближения, они дают какое-то представление о размере ущерба, приносимого стаду, особенно если при этом учесть, что от обсыхания погибают уже подросшие жизнестойкие сеголетки. Быстрая сработка уровня на 1,5—2 м в июле-августе, мелиорация естественных нерестилищ и увеличение за их счет нерестовых площадей на 1700 га, а также работы, обеспечивающие выход молоди из отшнуровавшихся водоемов осушенной зоны на площади 1050 га в сумме могли бы в современный период увеличить выход товарной рыбопродукции на 7500 ц [Рыбинское водохранилище..., 1972].

Немаловажное значение для воспроизводства рыб имеет уровень режим водохранилищ и в зимний период. Резкий сброс воды после ледостава способствует не только разрушению растительного покрова в прибрежной зоне, т. е. уничтожению нерестилищ фитфильных видов рыб, но, как и в другие сезоны года, вызывает большую гибель уже жизнестойкой молоди в отшнуровавшихся водоемах [Кононов, Пробатов, 1967; Танасийчук, 1969; Филь, 1967]. Кроме того, усиленная зимняя сработка уровня в ряде водохранилищ довольно часто служит причиной возникновения заморных явлений и значительной гибели как молоди, так и взрослых рыб. Сброс через плотину обескислороженных вод вызывает, в свою очередь, заморы и в нижележащих водохранилищах. В качестве примера такого «каскадного» замора можно привести Иваньковское, Угличское и Волжский плёс Рыбинского водохранилища [Гордеев, Ильина, 1978] в период до постройки Конаковской ГРЭС и образования громадной полыньи в районе сброса подогретых вод. В подледный

период особенно опасны заморы, спровоцированные залповым сбросом сточных вод промышленных предприятий, а также заморы в малых реках, куда после ледостава в больших количествах заходят особи младших возрастных групп многих видов рыб. Такие заморы обычно наблюдаются в сильные морозы при низком уровне водохранилища.

Многочисленными исследованиями установлено, что буквально во всех водохранилищах имеет место скат молоди рыб через гидротехнические сооружения. Однако масштабы этого явления изучены далеко не полно. Между тем в некоторых водохранилищах оно, видимо, может оказывать серьезное влияние на эффективность воспроизводства рыбных запасов. Половозрелое стадо туводной формы цимлянского судака по своей численности было ничтожным, поэтому в 1953—1954 гг. в водохранилище были завезены производители полупроходной формы донского судака [Трусов, 1958]. Многочисленная его молодь скатилась из водохранилища в Дон, а оставшаяся погибла. Массовый вынос рыбы из Цимлянского водохранилища происходит каждый год, но с разной интенсивностью. Зимой через турбины скатывается сазан, лещ, сом, щука, густера, причем особенно в больших количествах при наступлении дефицита кислорода. Весной при попуске паводковых вод через водослив уходит чехонь, судак, плотва.

В разных водохранилищах скат рыб из верхнего бьефа в нижний выражен по-разному. Например, из Верхне-Волжского водохранилища выносятся преимущественно молодь окуня [Павлов и др., 1980], из Иваньковского — молодь карповых, из Угличского и Рыбинского — снеток [Павлов, Нездолый, 1981]. Причем если из Иваньковского и Угличского водохранилищ количество скатывающейся молоди снетка и других видов сравнительно невелико, то в Рыбинском водохранилище в отдельные годы объем ската снетка бывает очень высок. В конце 40-х — начале 50-х годов в нижнем бьефе Рыбинской ГЭС даже существовал специализированный промысел этого вида. Кроме того, именно большой объем ската способствовал проникновению снетка в лежащие ниже водохранилища вплоть до Волгоградского и его натурализации в них.

В Капчагайском водохранилище на р. Или покотная молодь представлена 11 видами рыб, среди которой преобладает (64%) молодь такого ценного в промысловом отношении вида, как судак. В период с 12 мая по 10 июля в нижнем бьефе Капчагайской ГЭС Д. С. Павловым и др. [1981] зарегистрировано от 1,47 до 24,4 экз. молоди судака в 100 м<sup>3</sup> воды. Это свидетельствует о том, что ущерб, наносимый стаду судака в этом водоеме в результате ската молоди, весьма ощутим. Массовый скат молоди леща, чехони и судака в нижний бьеф Цимлянского водохранилища отмечен И. И. Лапицким [1954, 1967].

Помимо молоди, из верхнего бьефа водохранилищ через турбины ГЭС и другие устройства скатываются и взрослые особи различных видов рыб. В частности, из Рыбинского водохранилища, по нашим наблюдениям [Володин, 1958], помимо снетка, в массе

выносятся взрослый лещ. При скате через турбины рыбы подвергаются механическому воздействию, воздействию перепада гидростатического давления, кавитации, гиперсатурации и другим повреждениям, которые приводят к их массовой гибели. Тем самым скат молоди и взрослых рыб, снижая эффективность воспроизводства рыб в вышележащем водохранилище, не вносит существенного вклада в увеличение их запасов и в нижележащем.

Помимо сброса в нижний бьеф водохранилищ, массовая гибель молоди происходит в результате ее выноса в оросительные системы [Верзин, Гламазда, 1975; Лапицкий, 1954; и др.]. Так, в Генераловскую оросительную систему (Цимлянское водохранилище), по данным Ю. Н. Верзина, В. В. Гламазды [1975], в 1969 г. было вынесено 5491,9 тыс. шт. молоди разных видов рыб, в 1970 г. — 12911,8 тыс. и в 1971 г. — 6382,0 тыс. шт. В 1972 г. [Гламазда и др., 1975] в Райгородскую оросительно-обводнительную систему было вынесено 47297,2 тыс. шт., а в 1972 г. — 13367,3 тыс. шт. молоди 27 видов рыб, в том числе промысловых.

*Температурный режим* — второй из числа основных абиотических факторов, определяющих эффективность воспроизводства рыб в водохранилищах. Он оказывает существенное влияние на ход гаметогенеза рыб, сроки и продолжительность их нереста, продолжительность нагула молоди и взрослых особей и др.

Отличительной чертой температурного режима водохранилищ является более поздний прогрев и остывание водных масс по сравнению с рекой (табл. 4), что приводит к более позднему началу нереста рыб. С другой стороны, несколько более высокая средняя температура в период открытой воды и большее число градусо-дней за счет более позднего охлаждения водных масс в осенний период вызывают удлинение вегетационного периода по сравнению с рекой и, следовательно, определяют более продолжительные сроки нагула молоди и взрослых рыб.

Сложная морфометрия и своеобразие динамики водных масс водохранилищ оказывают существенное влияние на температурный режим их отдельных плёсов. Так, в Рыбинском водохранилище в весенний период наиболее быстро очищается от льда и прогревается Моложский плёс, что обусловлено поступлением в него теплых талых вод многочисленных мелких притоков. Несколько дольшегреваются Волжский и Северо-Шекснинский плёсы. В первом из них запаздывание определяется попуском сравнительно холодных придонных вод Угличского водохранилища, а во втором — более северным географическим положением и сбросом холодных вод из Шекснинского водохранилища. Наиболее поздно прогревается Главный плёс (табл. 5), в котором ледяные поля сохраняются значительно дольше, чем в остальных. С другой стороны, большой объем водной массы в Главном плёсе обуславливает более позднее выхолаживание и ледостав по сравнению с другими.

В Ивановском водохранилище первой вскрывается его верхняя речная часть, на 5—14 дней позже — участок водохранилища у г. Конаково и, наконец, последним вскрывается приплотинный

ТАБЛИЦА 4. Средняя многолетняя температура воды в водохранилищах и в Волге до зарегулирования стока в разные месяцы

Водоем	IV декада III	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI		Количество градусо- дней	Количество дней с темпе- ратурой выше 0,2°
								декада			
								I	II		
Волга <sup>1*</sup> у Саратова	2,8	11,3	18,9	21,9	21,3	16,1	8,0	2,5	1,1	3051	218
Волгоградское <sup>2*</sup> водохранилище у Саратова	4,3	9,6	17,6	21,5	21,1	17,0	10,3	5,1	2,9	3098	245
Волга у г. Тетюши <sup>3*</sup>	4,2	11,8	19,0	21,3	20,2	14,5	6,6	1,6	0,6	2926	210
Куйбышевское <sup>3*</sup> водохранилище у г. Тетюши	3,7	11,4	17,8	21,6	20,5	14,5	7,4	3,4	1,3	2941	214
р. Волга <sup>1*</sup> Пучежа и Плеса	3,3	9,8	17,6	19,9	18,8	13,4	5,9	1,4	0,5	2668	206
Горьковское <sup>1*</sup> водохранилище у Пучежа и Плеса	2,6	10,0	16,4	20,1	19,3	13,9	7,2	3,2	1,2	2734	216
Рыбинское <sup>4*</sup> водохранилище	1,9	9,2	16,8	19,5	18,5	12,9	5,6	2,1	0,8	2576	—

<sup>1\*</sup> по: Ресурсы поверхностных вод, 1967; <sup>2\*</sup> по: Государственный водный кадастр ..., 1980;

<sup>3\*</sup> по: Ресурсы поверхностных вод, 1966; <sup>4\*</sup> по: Сборник работ Рыбинской ГМО, 1965.



ТАБЛИЦА 5. Температура воды в разных плёсах Рыбинского водохранилища [по: Буторин, 1969]

Дата	Волжский		Моложский		Шекснинский		Главный	
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
9—15 мая								
1960—1964 гг.	8,6	8,3	9,9	9,5	8,5	7,5	4,7	4,0
1—6 августа								
1961—1964 гг.	20,1	19,1	19,6	19,6	19,7	19,6	21,0	19,5
4—10 октября								
1960—1961 гг.	10,1	9,9	9,0	9,0	9,2	9,2	9,7	9,6
3 ноября								
1962, 1964 гг.	5,8	5,8	4,7	4,7	4,0	4,0	4,8	4,9
13—15 ноября								
1961 г.	0,5	—	0,8	2,0	0,0	0,1	2,4	2,5

Иваньковский плёс. Соответственно этому в начале весны наиболее интенсивно прогреваются воды Волжского и Шошинского плёсов, температура воды в которых в это время на 2—3° выше, чем в приплотинном [Буторин, 1969]. Зато в осенний период выхолаживание вод раньше всего начинается в зоне выклинивания подпора и позже — в приплотинном плёсе [Зиминова, 1959]. Аналогичная картина наблюдается в Куйбышевском и других водохранилищах (табл. 6).

При каскадном расположении на прогрев верхних плёсов в весенний период серьезное влияние оказывает сброс холодных вод из глубоководной части вышележащих водохранилищ, как, например, в Саратовском [Небольсина, 1973], Волгоградском [Яковлева, 1971], Капчагайском [Павлов и др., 1981], что приводит к заметным различиям в сроках откладки икры на глубинных и прибрежных нерестилищах.

Неодинаковый температурный режим водных масс отдельных плёсов обуславливает асинхронность хода волны гаметогенеза у рыб разных локальных стад, одновременность их нереста, а также удлинение сроков размножения всех видов рыб в водохранилищах по сравнению с рекой. Так, в Рыбинском водохранилище в 1976 г. в конце июня в Моложском плёсе средняя температура воды в поверхностном слое была равна 17°С, а в Волжском не превышала 15°С. Гистологический анализ показал, что, несмотря на такие в целом небольшие различия, у большинства самок леща в первом из них в половых железах в этот период наблюдалось начало периода большого роста ооцитов, тогда как в Волжском развитие ооцитов находилось еще лишь в VI—VII фазах протоплазматического роста. В середине сентября температура воды в Северо-Шекснинском плёсе опустилась до 6°С, в Моложском — до 7,5°С, а в Волжском — только до 9,8°С. В связи с этим желток в ооцитах самок леща в Северо-Шекснинском плёсе начал откладываться примерно на 12, а в Моложском — на 7 дней раньше, чем в Волжском.

ТАБЛИЦА 6. Среднемесячная температура воды поверхностного слоя Куйбышевского водохранилища в 1957—1960 гг. [по: Никулин, 1958]

Пункт	Месяц					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
с. Вязовые	11,8	18,0	21,0	20,6	14,5	6,0
г. Тольятти	7,8	17,1	20,5	20,8	16,8	9,6

Еще более значительные сдвиги полового цикла рыб происходят в зонах влияния теплых сбросных вод ГРЭС. На таких участках водохранилищ увеличивается продолжительность II и III стадий зрелости гонад, но запаздывают сроки начала отложения желтка в ооцитах, что вместе с более ранним нерестом приводит к сокращению IV стадии зрелости и уменьшению гонадо-соматического индекса. Там же на 10—30 дней в более раннюю сторону сдвигаются сроки размножения рыб и, как правило, сокращается общая продолжительность нереста [Астраускас, 1971; Бергельсон, 1970, 1975; Ефимова, 1974; Лукшене, 1978; Статова, 1971; Статова, Кубрак, 1967; Сулимов, 1974; Халатян, 1971, 1972; и др.].

Неодинаковые сроки прогрева вод отдельных участков и плёсов водохранилищ определяют разное начало нереста локальных стад, а отсюда и большую продолжительность нереста популяций рыб в водохранилищах по сравнению с рекой. В Рыбинском водохранилище, например, нерест леща в отдельные годы продолжался от 4 до 32, а синца — от 4 до 26 дней. В Саратовском, Волгоградском и Куйбышевском водохранилищах продолжительность нереста рыб по сравнению с речными условиями увеличилась до 1—2 месяцев.

Разновременность нереста и различные температурные условия на различных участках водохранилища отражаются и на качественном составе молоди. Анализ этапов развития личинок и мальков, длины тела и характера вариационных кривых длины тела по программе ЭВМ с использованием метода дистанционного коэффициента показал, что наибольшие различия существуют между молодью Моложского и восточной частью Главного плёсов, с одной стороны, где из года в год держится самая крупная молодь, и Волжского и Шекснинского плёсов — с другой, в которых молодь значительно мельче (рис. 2). Самые же низкие показатели у молоди из центральной части Главного плёса.

Разновременность нереста имеет определенное положительное значение. Во-первых, она способствует репродуктивной изоляции отдельных локальных стад, а во-вторых, определяет возможность успешного размножения при резких колебаниях экологических условий в период эмбрионального и личиночного развития хотя бы части особей из популяции. С другой стороны, такая разобщенность во времени имеет свою отрицательную сторону.

Одним из важнейших условий успешного нереста рыб во всех водоемах является синхронность подъема уровня воды в период па-

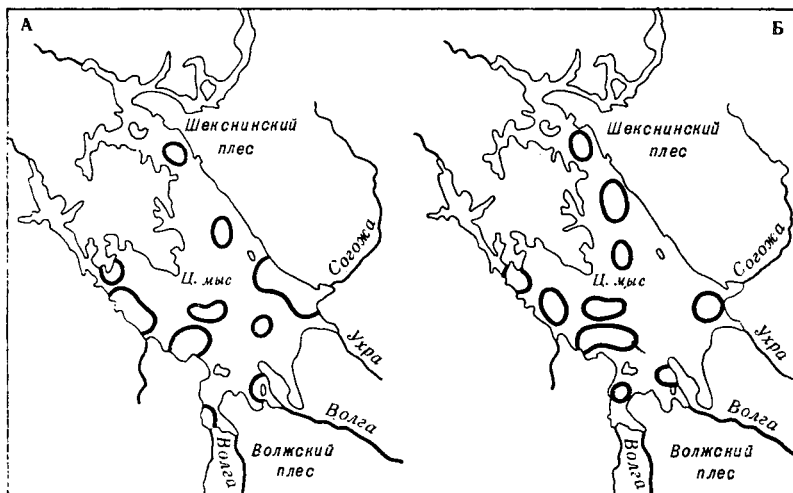


РИС. 2. Районы Рыбинского водохранилища с наиболее отличающейся по качественному составу молодь

А — 1977 г., Б — 1978 г.

водка с наступлением нерестовых температур. Разный температурный режим отдельных плёсов в водохранилищах препятствует такому совпадению, в связи с чем размножение отдельных локальных стад единой популяции происходит в неодинаковых и не всегда благоприятных условиях. Даже в годы, характеризующиеся в целом высоким уровнем, паводок часто запаздывает. Вода прогревается, производители начинают выходить на мелководья, а нерестовые субстраты еще не залиты. Нерест задерживается, икра начинает перезревать, а при длительной задержке и подвергаться атрезии. Разные локальные стада при этом страдают в различной степени. В более выгодном положении оказываются обитатели «холодных» участков. В противоположной ситуации, когда запаздывает не подъем уровня, а время наступления нерестовых температур, в лучших условиях оказываются стада, живущие в более быстро прогреваемых районах водохранилища. В качестве примера можно привести количество самок леща и синца с резорбирующей икрой в разных плёсах Рыбинского водохранилища в 1972 и 1973 гг. (табл. 7), отражающее условия размножения рыб в эти годы.

Весной 1972 г. уровень воды был ниже отметки предыдущего маловодного 1971 г., а в 1973 г. — ниже 1972 г. В оба года наполнение водохранилища началось поздно и происходило медленно, и к началу нереста фитофилов залитая растительность имелась практически только в притоках. В результате относительное количество самок леща и синца с резорбирующей икрой оказалось довольно высоким, особенно среди производителей синца, нерест которого обычно происходит раньше, чем у леща. В 1972 г. первые группы производителей синца начали откладывать икру 5 мая, однако к

ТАБЛИЦА 7. Количество самок леща и синца (в %) с резорбирующей икрой в разных плёсах Рыбинского водохранилища

Плёсы водохранилища	Лещь		Синец	
	1972 г.	1973 г.	1972 г.	1973 г.
Волжский	40	25	75	80
Моложский	—	67	77	67
Северо-Шекснинский	23	11	70	42
Южно-Шекснинский	30	22	70	53

концу декады резко похолодало и температура снизилась на 7°. Нерест прервался и возобновился лишь 13 мая. В этих условиях локальные стада синца всех плёсов водохранилища пострадали в одинаковой степени. В отличие от 1972 г. в мае 1973 г. резких колебаний температуры не было, прогрев водных масс происходил быстро, и в целом майская температура оказалась на 2° выше средней многолетней. При недостатке нерестилищ и теплой погоде в этом году в более выгодных условиях оказались производители в Северо- и Южно-Шекснинском плёсах. В рассматриваемом аспекте еще более показательна картина по лещу, особенно в 1973 г. Наибольшее количество самок леща с резорбирующей икрой в указанной обстановке наблюдалось именно в «теплом» Моложском плёсе и минимальное — в «холодном» Северо-Шекснинском.

Таким образом, эффективность размножения фитофильных рыб в водохранилищах определяется прежде всего тем или иным сочетанием высоты уровня в весенний период и ходом прогрева водных масс. К сожалению, во всех водохранилищах удачное сочетание обоих факторов наблюдается крайне редко. Так, в Цимлянском водохранилище, по данным Г. П. Трифонова [1971], в период с 1953 по 1968 г. оно наблюдалось лишь в четырех случаях: в 1965, 1963, 1967 и 1968 гг. Многоводность, раннее затопление обширных нерестилищ, длительный подъем и медленный спад уровня, интенсивный прогрев воды до оптимума к началу нереста, а также отсутствие резких суточных колебаний температуры обусловили высокий приплод молоди леща и других видов рыб в эти годы. В 1953, 1954, 1956, 1958, 1961 и 1962 гг. температурный режим в период нереста рыб был благоприятным, но нерестилищ было залито мало. В 1960 и 1964 гг. были залиты большие площади нерестилищ, но температурный режим оказался неблагоприятным. Наконец 1966 г. имел и низкий уровень воды, и неблагоприятный температурный режим в период размножения рыб. Все эти 9 лет отличались большим количеством самок с резорбирующей икрой и дали низкие по численности поколения. Поколения 1957, 1959 и 1965 гг. были средней численности. Таким образом, из 16 только 7 лет дали высоко- и среднеурожайные поколения рыб.

В меньшей степени от высоты уровня зависит эффективность размножения псаммофилов, литофилов и пелагофилов. Для них в период нереста и развития икры основное значение имеют температура и ветровой режим.

В Рыбинском водохранилище за 27 лет наблюдений (с 1953 по 1979 г.) благоприятное сочетание высоты уровня и прогрева водных масс наблюдалось лишь 6 раз (1955, 1957, 1961, 1966, 1970 и 1979 гг.). Крайне неблагоприятные условия для размножения рыб, когда практически отсутствовали эффективные нерестилища, а температуры воды были очень низкими, сложились в 1956, 1967, 1969, 1971, 1972 и 1976 гг. В остальные годы отсутствие одного из необходимых условий компенсировалось положительным влиянием других факторов. Это маловодные годы, но с теплой весной, а также годы с достаточными площадями нерестилищ, но с неустойчивым температурным режимом (см. табл. 2).

Таким образом, эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах зависит от множества факторов. На ранних этапах развития рыб ведущее положение занимают хищники, качество икры, температурный и уровенный режим в водохранилищах и площадь защищенных побережий с растительностью. В процессе индивидуального развития рыб в конкретных условиях обитания значение того или иного фактора меняется. Решающим, как правило, становится фактор, сверхпороговое изменение которого приводит к массовой гибели или, наоборот, к увеличению выживания эмбрионов, личинок и мальков. В связи с этим для прогнозирования урожайности и уловов особое значение приобретает выделение решающего фактора или группы факторов.

Такая работа была осуществлена нами на Рыбинском водохранилище, где с помощью ЭВМ был сделан статистический анализ ряда факторов, оказывающих влияние на урожайность молоди, значения которых можно было оцифровать (табл. 8). Решающие факторы определяли по программе, составленной В. П. Сеитовым с применением метода главных компонент. Анализ показал, что все эти факторы оказывают влияние на урожайность, но ведущими являются уровенный и температурный режим во время нереста, коэффициент множественной корреляции между ними равен 0,93. Такая высокая корреляция позволяет прогнозировать урожайность молоди и величину уловов в водохранилищах. Главная роль принадлежит уровенному режиму, а следовательно, и площади эффективных нерестилищ (коэффициент корреляции  $r=0,86$ ), роль температурного режима во время нереста сравнительно мала ( $r=-0,37$ ). За весь период наблюдений максимальная урожайность молоди всегда совпадала с залитием больших площадей нерестилищ (1953, 1961, 1979 гг.). Определяющее влияние оказывает уровень и на резорбцию икры у самок леща ( $r=-0,91$ ), влияние температуры значительно меньше ( $r=-0,16$ ). Резорбция икры у синца связана с уровнем в гораздо меньшей степени ( $r=-0,57$ ), но здесь увеличивается влияние температурного фактора ( $r=0,60$ ).

Представленные материалы можно рассматривать как исходное звено при разработке способов управления биологическими процессами, а также при решении вопросов комплексного водопользования и повышения рыбопродуктивности внутренних водоемов. Они свидетельствуют о том, что в настоящее время можно значительно

ТАБЛИЦА 8. Условия нереста и урожайность молоди в различные годы наблюдений в Рыбинском водохранилище

	1953 г.	1954 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1964 г.	1969 г.	1970 г.	1972 г.	1973 г.
Площадь эффективных нерестилищ, тыс. га	20,3	0,7	3,2	0,5	9,3	0,5	0,3	1,0	0,7	0,7
Количество самок леща с резорбирующей икрой, %	0,0	39,0	31,4	41,0	7,5	44,1	33,1	27,7	27,0	23,0
То же, синца	9,0	27,4	27,2	57,8	23,4	59,2	13,5	33,6	72,0	53,0
Средняя плотность молоди, экз./м <sup>3</sup>	2,8	0,7	0,55	0,50	2,15	0,75	0,60	1,75	0,40	0,40
Общий промысловый улов, тыс. ц	27,2	43,0	40,5	42,0	29,8	36,0	25,4	24,9	27,0	27,4
Превышение над уровнем предыдущего года на 1.VII в период нереста, м; на 1.V	1,98	-2,25	-0,36	-2,45	1,06	-1,41	-1,71	0,13	-1,98	-0,57
15.V	2,01	-1,59	0,29	-1,84	1,78	-0,73	-1,13	0,56	-0,96	-0,32
1.VI	2,06	-1,46	0,27	-1,68	1,80	0,09	-0,38	0,37	-0,66	-0,33
Температура воды, °С в мае, 1-я и 2-я декады	10,5	8,3	12,9	11,5	8,7	10,8	10,0	9,9	10,2	12,0
В мае и 1-й декаде июня	12,5	11,2	12,9	14,8	13,4	13,1	11,2	12,2	13,1	14,9

увеличить урожайность, хотя и не до уровня первых лет наполнения, путем увеличения площадей эффективных нерестилищ. Такой высокий коэффициент корреляции между урожайностью молоди, уровнем и температурным режимом водохранилищ позволяет считать два последних фактора решающими в регулировании этого процесса и использовать их для прогнозирования рыбохозяйственного использования водохранилищ по экстенсивному типу эксплуатации.

## ЛИТЕРАТУРА

- Астраускас А. С.* Сроки и продолжительность нереста массовых видов рыб в водохранилище-охладителе Литовской ГРЭС.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1971, № 11, с. 55—58.
- Бергельсон Б. О.* Влияние сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС на условия и сроки нереста основных промысловых рыб Ивановского водохранилища.— В кн.: Материалы Межвуз. конф. по вопросам изучения влияния водохранилищ на природу и хозяйство окружающей территории. Калинин, 1970, с. 218—220.
- Бергельсон Б. О.* Экологические условия естественного воспроизводства промысловых рыб в Ивановском водохранилище.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: Наука, 1975, с. 44—47.
- Бердичевский Л. С.* Рыбохозяйственное освоение волжских водохранилищ.— Рыбоводство и рыболовство, 1965, № 4, с. 22—23.
- Буторин Н. В.* Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948—1960 гг.).— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1963, вып. 5(8), с. 303—321.
- Буторин Н. В.* Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 320 с.
- Васянин К. И.* Наблюдения над размножением некоторых видов рыб в нижнем участке Камского отрога Куйбышевского водохранилища.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 195—210.
- Верзин Ю. Н., Гламазда В. В.* Динамика попадания молоди рыб в Генераловскую оросительную систему из Цимлянского водохранилища.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1975, т. 9, с. 160—168.
- Владимиров В. И.* О роли хищных беспозвоночных в динамике численности проходных рыб.— Вопр. ихтиологии, 1960, вып. 16, с. 56—66.
- Володин В. М.* О выносе рыб через плотину Рыбинской ГРЭС.— Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1958, № 2, с. 63.
- Володин В. М.* Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб.— В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978, с. 22—42.
- Володин В. М., Стрельников А. С., Сметанин М. М.* Динамика структуры популяций и уловы рыбы в водохранилищах.— См. наст. сб.
- Гламазда В. В., Дронов В. Г., Орлов А. И., Глазунова В. А.* Влияние Райгородской оросительно-обводнительной системы на состояние рыбных запасов Нижней Волги.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1975, т. 9, с. 250—258.
- Гордеев Н. А., Ильина Л. К.* Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада.— В кн.: Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978, с. 8—21.
- Гостева М. Н.* Комар *Cricotopus sylvestris* как вредитель рыбеи икры.— Зоол. журн., 1950, т. 29, вып. 2, с. 187—188.
- Государственный водный кадастр: Основные гидрологические характеристики. М., 1980, т. 12, вып. 1, с. 28—32.
- Дзюбан Н. А., Риввер И. К.* Современное состояние зоопланктона Волги.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 89—102.

- 1 *Фимова Т. А.* Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на половые циклы рыб Ивановского водохранилища.— В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Л.: Наука, 1974, с. 55—57.
- Захарова Л. К.* Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 200—267.
- Захарова Л. К.* Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище.— Тр. Биол. ст. Борок, 1958, вып. 3, с. 304—320.
- Зеленин А. М.* Некоторые характерные черты полового цикла порционно нерестующих рыб Дубоссарского водохранилища.— В кн.: Тез. докл. Совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутренних водоемов южной зоны СССР. Кишинев, 1960, с. 89—90.
- Зиминова Н. А.* Элементы гидрологического режима и водный баланс Ивановского водохранилища за 1951—1956 гг.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 212—228.
- Ивлев В. С.* О зависимости элективности пищи рыб от характера ее распределения на дне.— Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 3, с. 269—276.
- Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.
- Ильина Л. К.* Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища.— В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966а, с. 46—50.
- Ильина Л. К.* Состояние стад промысловых рыб Ивановского водохранилища.— В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966б, с. 182—191.
- Ильина Л. К.* Особенности формирования ихтиофауны Череповецкого (Шекснинского) водохранилища.— В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 203—211.
- Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища.— Вopr. ихтиологии, 1970, т. 10, вып. 3, с. 403—410.
- Ильина Л. К., Гордеев Н. А.* Перспективы рыбохозяйственного использования Рыбинского водохранилища.— Вopr. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 5(76), с. 835—842.
- Ильина Л. К., Небольсина Т. К.* Изменение условий воспроизводства фитофильных рыб в связи с зарегулированием стока Волги.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976, с. 134—143.
- Ильина Л. К., Поддубный А. Г.* Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства.— В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1963, с. 47—56.
- Исаев А. И., Карпова Е. И.* Рыбное хозяйство водохранилищ: Справочник. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 304 с.
- Кожевников Г. П.* Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. Изв. ГосНИОРХ, 1965а, т. 59, с. 43.
- Кожевников Г. П.* Горьковское водохранилище как среда обитания рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1965б, т. 59, с. 7—18.
- Коновалов П. М., Вавилова Н. А.* Опыт искусственного разведения синца в Кременчугском нерестово-вырастном хозяйстве.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев: Урожай, 1970, вып. 10, с. 71—76.
- Кононов В. А., Пробатов С. Н.* Развитие промысла и регулирование рыболовства на днепровских водохранилищах.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев: Урожай, 1967, вып. 5, с. 52—62.
- Кудерский Л. А.* Основные принципы ведения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77, с. 78—107.
- Лапицкий И. И.* О формировании ихтиофауны Цимлянского водохранилища в первые два года и рыбоводно-охранные мероприятия на 1954—1955 гг.— Рыб. хоз-во, 1954, № 9, с. 39—43.
- Лапицкий И. И.* Динамика запасов и уловов основных промысловых рыб Цимлянского водохранилища за 1962—1965 гг.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1967, т. 3, с. 165—178.
- Лукшине Д. К.* Воздействие термического режима водоема-охладителя Литовской ГРЭС на воспроизводство рыб. I. Особенности полового цикла леща.— Тр. АН ЛитССР, 1978, т. 100, № 4/84, с. 81—91.



- Махотин Ю. М.* Эффективность размножения основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1964, вып. 10, с. 180—194.
- Махотин Ю. М.* Условия нереста и распределение молоди рыб в Куйбышевском водохранилище.—Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12, с. 46—67.
- Назаров В. М., Творовский В. С., Власенко П. И.* Возрастной состав и рост судака Печенежского водохранилища.—Вестн. Харьк. ун-та, 1978, № 164, с. 92—95.
- Небольсина Т. К.* Условия размножения рыб в первые четыре года после образования Саратовского водохранилища.—Тр. Сарат. отд-ния ГосНИОРХ, 1973, вып. 12, с. 104—115.
- Небольсина Т. К.* Рыбохозяйственное освоение Волгоградского водохранилища.—Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 94, с. 19—27.
- Никулин П. И.* Гидрометеорологический режим Куйбышевского водохранилища.—Реч. трансп., 1958, № 4, с. 14.
- Павлов Д. С., Коган А. В., Нездолий В. К.* и др. Покатная миграция молоди рыб из Верхневолжского водохранилища.—В кн.: Распределение и экологические способы защиты молоди рыб. М.: Наука, 1980, с. 5—29.
- Павлов Д. С., Нездолий В. К.* О травмировании молоди рыб при скате через низконапорные гидроузлы.—Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1981, № 50, с. 29—32.
- Павлов Д. С., Нездолий В. К., Ходоревская Р. П.* и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Панов Д. А.* Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище.—В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966а, с. 51—75.
- Панов Д. А.* Питание личинок плотвы, густеры, язя и окуня в Рыбинском водохранилище.—В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966б, с. 76—99.
- Панов Д. А., Сорокин Ю. И.* Определение оптимальной концентрации корма для личинок леща с помощью радиоактивного углерода  $C^{14}$ .—В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966, с. 108—110.
- Панова Г. Л.* О питании личинок синца в Рыбинском водохранилище.—В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1966, с. 100—107.
- Подаруева З. С.* О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере.—Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960, вып. 3(6), с. 182—194.
- Поддубный А. Г.* О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища.—Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960, вып. 3(6), с. 40—42.
- Поддубный А. Г., Фортунатов М. А.* Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон.—Вопр. ихтиологии, 1961, т. 1, вып. 4(21), с. 599—611.
- Пушкин Н. А.* Густера Камского водохранилища.—Учен. зап. Перм. ун-та, 1965, № 125, с. 69—78.
- Пушкина Н. П.* Об условиях воспроизводства рыб в Камском водохранилище.—В кн.: Биология рыб бассейна Средней Камы. Пермь, 1971, с. 31—42.
- Ресурсы поверхностных вод: Основные гидрологические характеристики. М., 1966, т. 4, вып. 1. 320 с.
- Ресурсы поверхностных вод: Основные гидрологические характеристики. М., 1967, т. 10, вып. 1, 308 с.
- Роенко О. В.* Густера Волгоградского водохранилища.—Тр. Сарат. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 163—170.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Сборник работ Рыбинской гидрометобсерватории им. Рыкачева. Л., 1965. Вып. 2. 159 с.
- Сергеев Р. С., Пермитин И. Е., Ястребков А. А.* О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища.—Тр. Биол. ст. Борок, 1955, вып. 2, с. 278—300.
- Статова М. П.* Годичные половые циклы у рыб Кучурганского лимана.—В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1971, вып. 9, с. 53—60.
- Статова М. П., Кубрак И. Ф.* Материалы по годичному циклу яичников некото-

- рых хищных рыб Кучурганского лимана.— Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. науки, 1967, № 1, с. 53—58.
- Цилимов А. С. О влиянии теплых сбросных вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну речной части Горьковского водохранилища.— В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Л.: Наука, 1974, с. 176—180.
- Танасийчук В. С. К вопросу о промысловой рыбопродуктивности Кременчугского водохранилища.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев: Урожай, 1969, вып. 8, с. 147—150.
- Трифонов Г. П. К вопросу дальнейшего увеличения запасов и уловов леща в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 5, с. 101—119.
- Трусов В. З. О биологических группировках судака в связи с его разведением в водохранилищах.— Изв. ГосНИОРХ, 1958, т. 45, с. 226—246.
- Тюрин П. В. Влияние уровенного режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 395—410.
- Филь С. А. Некоторые особенности гидрологического режима Кременчугского водохранилища в 1965 г.— В кн.: Рыбное хозяйство. Киев: Урожай, 1967, вып. 4, с. 36—42.
- Халатян О. В. Некоторые особенности оогенеза плотвы Иваньковского водохранилища в условиях влияния тепловых вод Конаковской ГРЭС.— Изв. ГосНИОРХ, 1971, т. 75, с. 127—135.
- Халатян О. В. Влияние повышенной температуры на развитие семенников плотвы Иваньковского водохранилища.— В кн.: Крат. тез. докл. к Четвертому совещ. молодых науч. работников ГосНИОРХ, 4—6 апреля 1972 г. Л., 1972, с. 9.
- Хашем М. Т. Состояние популяции синца Abramis ballerus (L.) в Моложском отроге Рыбинского водохранилища.— Вopr. ихтиологии, 1968, т. 8, вып. 5(52), с. 858—868.
- Шаронов И. В. Влияние уровенного режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище.— В кн.: Материалы I науч.-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища, 1963, вып. 3, с. 126—133.
- Шентяков Л. Ф. Некоторые особенности роста окуня.— Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 298—308.
- Яковлева А. А. Состояние естественного воспроизводства и запасов рыб Волгоградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 8, с. 77—93.
- Яковлева А. Н. Естественное воспроизводство рыб в Волгоградском водохранилище.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1971, т. 10, с. 107—128.

УДК 597.554.3—152.6

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЛЕЩА ABRAMIS BRAMA (L.) ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Ю. Г. ИЗЮМОВ

Рациональное использование природных экосистем, включающее управление ими, немисливо без исследования популяционной структуры видов — выделения элементарных единиц (популяций) и изучения взаимодействия между ними. Зачастую эта задача сводится к поиску систем признаков, позволяющих описать иерархию групп, составляющих вид. Можно сформулировать ряд положений, с помощью которых поиск систем признаков принимает направленный характер. Основным принципом выбора признаков, исходящим из представлений И. И. Шмальгаузена [1939] о целостности орга-

низма в индивидуальном и историческом развитии, следует считать принцип гомеостаза, т. е. сохранения целостности организма или его части путем скоррелированного изменения признаков. Такой подход исключает классификацию выборок или популяций по единичным или по не связанным между собой признакам; иными словами, он требует выбора по крайней мере пар скоррелированных признаков. В этом случае степень гомеостаза численно может быть выражена коэффициентом парной корреляции (для счетных или пластических признаков) или тетрасторическим показателем связи (для неметрических признаков). Естественно, оба показателя должны иметь знак минус. В противоположном случае однонаправленное изменение признаков должно сопровождаться созданием организмов, выходящих за ранг изучаемой группы, т. е. нового вида. Направление корреляционных зависимостей поддерживается разными формами отбора — стабилизирующим в случае отрицательных связей и движущим в случае положительных.

Упомянув отбор как фактор, поддерживающий коррелятивные зависимости между признаками, мы сразу ставим вопрос об определении их селективной ценности. Известно, с какими трудностями сталкиваются эволюционисты при попытках определения селективной ценности отдельных признаков [Левонтин, 1978]. Сама постановка задачи — определение ценности *отдельных* признаков *целостного* организма — обречена на провал. В рамках же принципа гомеостаза эта задача решается чисто логически. Если признаки жестко связаны между собой, а связь эта закрепляется отбором, она несомненно селективно значима, а следовательно, значимы и значения связанных признаков.

Второй принцип выбора признаков для описания внутривидовой структуры можно назвать принципом иерархии. Признаки образуют иерархическую систему, соответствующую иерархии внутривидовых группировок. Иерархия признаков покоится на системе корреляций разного типа. Наилучшую классификацию корреляций предложил И. И. Шмальгаузен [1939]. Придерживаясь этой классификации, можно разделить признаки по типам коррелятивных зависимостей между ними.

Признаки, связанные геномными корреляциями (первый тип), проявляющимися в независимых морфогенезах, находятся под наиболее сильным влиянием генома, и изменения их связаны с мутациями структурных генов. Современные данные по соотношению роли структурных и регуляторных генов в эволюции животных позволяют считать, что с мутациями структурных генов связано образование систематических групп не ниже подвидового ранга. Следовательно, первым шагом в классификационных построениях должен быть поиск признаков, скоррелированных через геном.

Второй тип корреляций — морфогенетические, проявляющиеся в виде хорошо видимых зависимостей между развитием органов или их частей, в большей степени, чем геномные, зависят от внешних воздействий. Вероятно, в основе этих корреляций лежит перестройка генных программ без изменения структурных генов, т. е. действие

генов-регуляторов, причем это действие связано с ранними этапами онтогенеза. Регуляторные гены играют решающую роль в микроэволюционных процессах, и именно с ними связано разнообразие фенотипов популяций. Поэтому следующим шагом в описании внутривидовой структуры должен быть поиск морфогенетических корреляций. С их помощью можно выделить структурные единицы ниже подвидового ранга — группы популяций и в некоторых случаях — отдельные популяции.

Третий тип корреляций по И. И. Шмальгаузену — эргонтические корреляции, т. е. типично функциональные зависимости между органами. Они проявляются в течение всего онтогенеза и решающая роль в их формировании принадлежит прямому (не через отбор) действию среды. Сильная средовая обусловленность признаков, связанных эргонтическими корреляциями, требует осторожности при их применении. Безусловно, не следует использовать признаки, сильно зависящие от среды при описании внутривидовой структуры, однако в определенных случаях они могут быть полезны как отражающие условия существования популяции. Эта общая схема была применена нами для описания внутривидовой структуры леща водохранилищ Волги.

Выборки лещей брались в июне 1980 г. и июле 1981 г. из траловых и неводных уловов в Череповецком, Ивановском, Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах, а также в речном участке Волги ниже Волгограда. Всего обработано около 2000 экз. рыб. Из счетных признаков учитывались число чешуй в боковой линии (*ll*), число ветвистых лучей в спинном плавнике (*D*), число ветвистых лучей в анальном плавнике (*A*), число жаберных тычинок (*sp. br.*). Число позвонков (*vert.*) учитывалось как суммарно, так и по отделам — число туловищных позвонков, несущих ребра (*vert. A*), число переходных позвонков, несущих парапозвонки (*vert. I*), и число хвостовых позвонков (*vert. C*).

Согласно теории, изложенной во введении, первым этапом обработки материала было составление корреляционных матриц признаков. Определенную трудность вызывает учет геномных корреляций, проявляющихся (по определению) в независимых морфогенезах. Дело осложняется также полигенным наследованием большинства морфологических признаков [Кирпичников, 1979] и возможностью неполного проявления генов. Кроме того, как указано во введении, геномные корреляции связаны с мутациями структурных генов, а роль структурных генов в эволюции становится значимой лишь на уровне групп популяций, близких или соответствующих подвидовому рангу. Поскольку подвид является единицей географической, методически правильно будет вести поиск геномных корреляций, используя средние значения признаков географически удаленных популяций.

В нашей работе для этой цели взяты средние невзвешенные значения счетных признаков леща из разных водохранилищ и участка Волги ниже Волгограда (табл. 1). Каждое водохранилище охарак-

ТАБЛИЦА 1. Средние значения счетных признаков леща из водохранилищ Волги

Признак	Череповецкое	Рыбинское	Иваньковское	Горьковское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Волга ниже Волгограда
<i>A</i>	25,79	25,38	24,90	25,35	25,35	25,31	25,67	25,47
<i>D</i>	9,05	9,02	9,00	9,04	9,08	9,06	9,14	9,12
<i>ll</i>	54,56	54,26	53,86	54,52	54,10	53,80	53,95	53,83
<i>vert.</i>	44,07	43,95	44,05	44,03	44,02	44,15	43,85	43,78
<i>sp. br.</i>	23,48	24,37	24,08	24,89	24,55	24,76	24,61	23,95

ТАБЛИЦА 2. Значения коэффициентов корреляции между счетными признаками леща

Признак	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>ll</i>	<i>vert.</i>	Признак	<i>A</i>	<i>D</i>	<i>ll</i>	<i>vert.</i>
<i>D</i>	+0,39	—	—	—	<i>vert.</i>	-0,29	-0,65	+0,29	—
<i>ll</i>	+0,46	-0,33	—	—	<i>sp. br.</i>	-0,27	+0,09	-0,15	+0,20

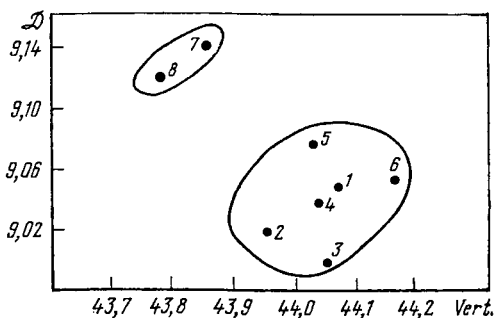
теризовано 3—10 выборками. Для корреляционного анализа объем каждой выборки и ошибки средних не используются, поэтому в таблице они не приведены. По данным этой таблицы построена корреляционная матрица (табл. 2), которая показывает, что наиболее выражена отрицательная связь между общим числом позвонков и числом лучей в спинном плавнике. При данном числе пар только этот коэффициент достоверно отличен от нуля. Процедура классификации усредненных выборок, приведенных в табл. 1, сводится к построению двумерного графика, по осям которого нанесены значения выбранных скоррелированных признаков — *D* и *vert.* Точки, соответствующие выборкам, образуют две отчетливые зоны сгущения (рис. 1). Одну зону образуют точки, соответствующие выборкам из Волгоградского водохранилища и Волги ниже Волгограда; вторую — все остальные. Таким образом, выявляются две группы популяций, генетически отличные друг от друга. Назовем первую группу южной, вторую — северо-восточной. О генетических различиях между этими группами популяций можно говорить достаточно уверенно, так как они выделены на основании геномных корреляций, которые, в свою очередь, связаны с мутациями структурных генов. Вопрос об отнесении этих групп популяций к разным подвидам, скажем *Abramis brama brama* (L.) и *A. b. orientalis* Berg, спорен.

Дальнейшая задача состояла в выяснении вопроса о генетической гомогенности популяций, населяющих Череповецкое водохранилище и водохранилища Верхней и Средней Волги. Следуя изложенной выше теории, классификацию популяций, не различающихся по структурным генам (в нашем случае по генам, определяющим

РИС. 1. Дифференциация групп популяций леща по счетным признакам

Точки на графике соответствуют:

- 1 — Череповецкому;
  - 2 — Рыбинскому;
  - 3 — Ивановскому;
  - 4 — Горьковскому;
  - 5 — Куйбышевскому;
  - 6 — Саратовскому;
  - 7 — Волгоградскому водохранилищам;
  - 8 — участку Волги ниже Волгограда.
- По оси абсцисс — общее число позвонков; по оси ординат — число лучей в спинном плавнике



число лучей в спинном плавнике и общее число позвонков), следует вести по результатам действия генов-регуляторов, т. е. учитывая морфогенетические корреляции. Очевидно, использованные признаки (см. табл. 1) себя исчерпали, и следовало искать новые. Удобную возможность для поиска таких признаков представляет строение позвоночника карповых, который состоит из пяти морфологических отделов, включающих позвонки веберова аппарата, туловищные, переходные, хвостовые и преуральные. Веберовых позвонков всегда 4, а преуральных — 3, эти значения не варьируют. По другим же отделам существует внутри- и межпопуляционная изменчивость, которую мы и попытались использовать. В табл. 3 приводятся средние значения туловищных, хвостовых и переходных позвонков в ряде выборок из разных водоемов. Видно, что при небольшом межпопуляционном варьировании по общему числу позвонков наблюдаются значительные различия между средними по числу переходных и туловищных. Составленная матрица корреляций (табл. 4) показала жесткую связь между числом позвонков в туловищном и переходном отделах. Здесь мы приводим значения коэффициентов корреляции для объединенной выборки из Главного плёса Рыбинского водохранилища, однако анализ выборок из других водоемов показал, что направление корреляционных связей везде однозначно.

Следуя принципу гомеостаза, для анализа однородности группы выборок была взята пара наиболее коррелированных признаков, а именно число позвонков в туловищном отделе и число позвонков в переходном отделе. Суммарно в этих отделах около 18 позвонков (см. табл. 3). На такое значение приходится 70—80% вариант (табл. 5).

Исходя из представлений о роли регуляторных генов в микроэволюционных процессах наиболее адекватным признаком, позволяющим классифицировать популяции, будет тот, который отражает изменения действия этих генов. В нашем случае можно использовать средние значения по числу позвонков в туловищном и переходном отделах позвоночника как наиболее связанных отрицательной связью (см. табл. 4). Однако мы пошли по другому пути, преобразовав два количественных скоррелированных признака в один

ТАБЛИЦА 3. Средние значения числа туловищных, переходных и хвостовых позвонков леща из разных водоемов

Признак	Щекнинское водохранилище, $n=66$	Иваньковское водохранилище, $n=55$	Рыбинское водохранилище, $n=238$	Горьковское водохранилище, $n=89$	Курьшевское водохранилище, $n=87$
Число туловищных позвонков ( $V_A$ )	$14,59 \pm 0,60$	$14,13 \pm 0,058$	$14,37 \pm 0,030$	$14,30 \pm 0,054$	$14,49 \pm 0,059$
Число переходных позвонков ( $V_i$ )	$3,23 \pm 0,060$	$3,75 \pm 0,074$	$3,45 \pm 0,033$	$3,48 \pm 0,058$	$3,40 \pm 0,058$
$V_A + V_i$	17,82	17,88	17,82	17,78	17,89
Число хвостовых позвонков ( $V_C$ )	$19,30 \pm 0,075$	$19,22 \pm 0,077$	$19,21 \pm 0,039$	$19,17 \pm 0,062$	$19,29 \pm 0,053$
$V_A + V_i + V_C$	37,12	37,10	37,03	36,95	37,18

ТАБЛИЦА 4. Значение коэффициентов корреляции между числом позвонков в морфологических отделах позвоночника леща ( $n=238$ )

Признак	$V_A$	$V_i$	$V_A + V_i$	Признак	$V_A$	$V_i$	$V_A + V_i$
$V_i$	-0,62	—	—	$V_C$	+0,06	-0,39	-0,52

ТАБЛИЦА 5. Распределение лещей по суммарному числу туловищных и переходных позвонков

Водохранилище	$V_A + V_i$				$n$
	16	17	18	19	
Рыбинское	0,006	0,257	0,694	0,043	470
Щекнинское	0,000	0,151	0,791	0,058	86
Иваньковское	0,000	0,214	0,696	0,090	56

качественный с разными вариантами. Примем, что сумма, равная 18 позвонкам в туловищном и переходном отделах, обеспечивается согласованным действием структурных и регуляторных генов. Обычно (в 70—80% случаев) она складывается из 14 туловищных и 4 переходных или из 15 туловищных и 3 переходных позвонков. Используя частоты этих двух наиболее часто встречающихся вариантов (15+3 и 14+4), можно классифицировать выборки, входящие в две выделенные на первом этапе разделения группы. Межпопуляционное изменение частот этих вариантов покажет перемену настройки именно генов-регуляторов, так как сумма 18 позвонков, создаваемая при участии структурных генов, остается неизменной.

Все остальные варианты, как входящие в эту сумму, так и не входящие, свидетельствуют о неточной настройке системы структурных и регуляторных генов. Поэтому, используя распределение частот вариантов и показатель разнообразия, например показатель Шеннона, можно говорить о степени сбалансированности генофондов изучаемых популяций. Использование показателя Шеннона кажется нам наиболее логичным, так как он определяет степень неопределенности — в данном случае степень неопределенности взаимодействия структурных и регуляторных генов.

Выбрав признак, с помощью которого теоретически возможна оценка однородности группы выборок, взятых на Верхней и Средней Волге, мы проверили его применимость, попытавшись расклассифицировать популяции Череповецкого, Рыбинского, Горьковского и Ивановского водохранилищ. Результат получился вполне определенный — группа, казавшаяся гомогенной при анализе геномных корреляций (см. рис. 1), распалась на три (рис. 2). Такое разделение явно неслучайно, так как выделяемые группы соответствуют географически различным участкам изучаемого ареала леща — Череповецкому водохранилищу (А), Главному, Шекснинскому, Моложскому плёсам Рыбинского водохранилища и Горьковскому водохранилищу (Б), Ивановскому водохранилищу и верхней части Волжского плёса Рыбинского водохранилища (В). Для объяснения именно такого расположения сгущений точек на рис. 2 можно предложить следующую гипотезу. Так как мы оперируем генетическими характеристиками популяций, выделяя популяционную структуру на основе учета действия структурных или регуляторных генов, эта гипотеза основана на представлении о генных потоках и их взаимодействиях. Введем понятие «источник генов». Это популяция, генетически отличная от соседних, из которой за счет миграций возможен перенос генов в соседние популяции. Существенной характеристикой источника генов является его «полупроницаемость», т. е. в идеальном случае особи мигрируют из источника генов неограниченно, внутрь же источника гены из соседних популяций не поступают. В противном случае соседние популяции генетически выравниваются, и по данному нами определению перестают быть источниками генов. Это, конечно, схема, варианты которой будут показаны нами ниже. Естественно, сами гены переноситься не могут, поэтому можно ввести еще одно понятие — «генный вектор», т. е. переносчик генов, действующий в определенном направлении, так как сам термин «вектор» подразумевает направленность. Применительно к лещу генными векторами будут личинки и мальки, пассивно переносимые течениями, т. е. сверху вниз, и производители, совершающие нерестовые миграции. Введение этих понятий существенно сокращает описание процессов.

Рассмотрим популяции, населяющие верхние участки основных притоков Рыбинского водохранилища — Шексну и Волгу, как источники генов. Очевидно, они вполне отвечают данному нами определению. Эти популяции генетически различны (очевидно, по генам-регуляторам). Генными векторами источников являются скатываю-



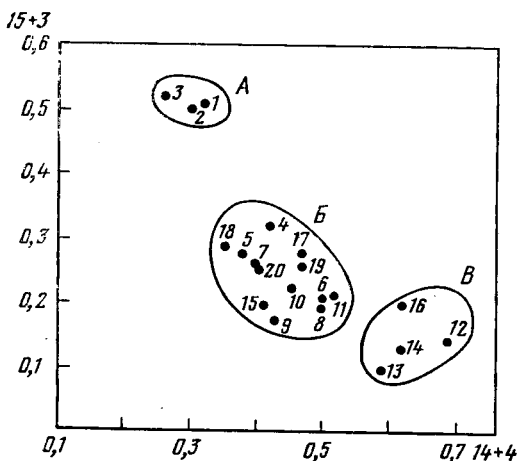


РИС. 2. Разделение популяций Череповецкого, Рыбинского, Горьковского и Иваньковского водохранилищ по соотношению позвонковых вариантов

Объяснения в тексте. Точки на графике соответствуют выборкам из: 1—3 — Череповецкого водохранилища; 4, 5 — Шекснинского плёса; 7, 15 — Моложского плёса; 6, 11 — Главного плёса; 13, 14 — верхнего участка Волжского плёса Рыбинского водохранилища; 12, 16 — Иваньковского водохранилища; 17—20 — Горьковского водохранилища. По оси абсцисс — доля 14+4 вариант; по оси ординат — доля 15+3 вариант в выборках

щиеся личинки и молодь. Нерестовыми или нагульными миграциями можно пренебречь из-за географической удаленности источников. Кроме того, как показывают результаты мечения производителей, в водохранилищах существует система локальных популяций, жестко привязанных к местам нереста. Пути нагульных миграций рыб таких локальных популяций пересекаются, однако смешения их не происходит [Поддубный, 1971]. Таким образом, можно выделить два генных потока, отчетливо векторизованных по направлению к Рыбинскому водохранилищу. Вероятно, существует и третий генный поток, источником которого является р. Молога. Безусловно, генными векторами в узком смысле слова, т. е. непосредственными передатчиками генов, могут быть только производители, которые вырастают из скатившихся мальков и личинок.

До постройки Рыбинского гидроузла генные потоки пересекались в Молого-Шекснинском междуречье. А. Ф. Винокуров [1933] писал, что ежегодно весной междуречье Мологи—Шексны бывало покрыто водой. Заливалась площадь около 20 км<sup>2</sup>, где и происходил нерест лещей, пришедших из Шексны, Мологи и Волги. Вероятно, в этом месте происходила гибридизация, т. е. слияние генных потоков, происшедших из белозерского, верхневолжского и моложского источников, и формирование нового генофонда, отличного от исходных. Популяции с гибридным генофондом, в свою очередь, были источниками генов для нижележащих популяций. Сейчас трудно сказать, насколько далеко вниз по Волге распространялся шлейф генов из Белозерского источника, однако можно уверенно сказать, что он захватывал часть Волги в пределах современного Горьковского водохранилища.

Ситуация резко изменилась после постройки Рыбинского гидроузла. Залитие огромных территорий и создание новых нерестилищ привело к перемешиванию имевшихся волжских, шекснинских, моложских и гибридных популяций леща и их гибридизации. Неустойчившиеся пути нерестовых и нагульных миграций, ветровой пе-

ренос молодежи способствовали панмиксии и образованию единого (гибридного) генофонда популяций, населяющих большую часть Рыбинского водохранилища. Именно поэтому точки, соответствующие выборкам, взятым из этого района, на рис. 2 расположились в промежутке между сгущениями точек, соответствующими выборкам из белозерского и верхневолжского генных потоков. В верхнем (речном) участке Волжского плёса Рыбинского водохранилища условия изменились мало, поэтому населяющие его популяции леща сохранили свои места нагула и нереста, а следовательно, и свой генофонд.

В настоящее время мы не располагаем прямыми доказательствами гибридного происхождения генофондов популяции леща Рыбинского водохранилища, поэтому обратимся к косвенным. Признаки, анализируемые нами, полигенны. Из теории наследования таких признаков следует, что показатели разнообразия родительских форм ниже, чем у их гибридов. Рассматривая источники генов в качестве родителей, можно предположить, что в популяциях Череповецкого и Иваньковского водохранилищ показатель Шеннона ( $\bar{H}$ ) будет меньше, чем таковой в популяциях Рыбинского водохранилища. Вычисленные показатели мы нанесли на картохему (рис. 3). Картина оказалась более сложной, чем мы предполагали. Распределение значений  $\bar{H}$  довольно ровное, однако отчетливо выделяются три зоны, где они высоки — это средние участки Волжского, Моложского и Шекснинского плёсов. Такая картина хорошо укладывается в рамки предлагаемой гипотезы взаимодействия генных потоков. Очевидно, популяции, населяющие основную часть водохранилища, приобрели свой, причем быстро, не более чем за пять поколений, стабилизировавшийся генофонд, отличный от генофондов источников. Мы имеем дело с быстрым микроэволюционным процессом, прошедшим на основе регуляторных генов. Районы, характеризующиеся повышенными значениями  $\bar{H}$ , являются не чем иным, как зонами интерградации между генетически разнородными популяциями. В этих зонах происходит своего рода возвратное скрещивание между гибридными и исходными популяциями. Естественно, возникает вопрос: почему зоны интерградации столь узки и за счет чего произошла стабилизация генофонда популяций? Можно предположить наличие отбора, направленного против гибридов с несбалансированным геномом, которые неизбежно возникают при столкновении разнородных генных потоков.

В свою очередь, сбалансированность генофонда популяции и геномов входящих в нее особей зависит от средовых факторов, которыми могут быть загрязнение, температура, соленость и др. Не меньшее значение имеет и насыщенность генофондов чужеродными генами. Выявить эту несбалансированность можно, используя значения коэффициентов корреляции между признаками. Такие расчеты были нами проделаны для выборок, взятых из генных источников, стабильной популяции Главного плёса Рыбинского водохранилища и предполагаемых зон интерградации (табл. 6). В качестве коррелятов взяты число позвонков в туловищном ( $V_A$ )

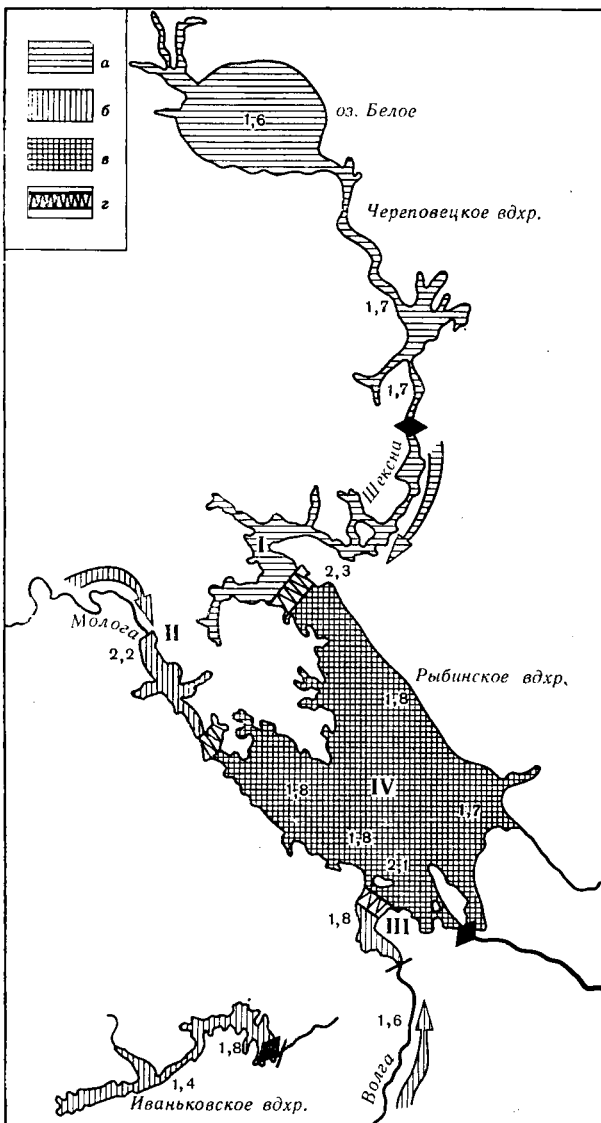


РИС. 3. Популяционная структура леща Череповецкого, Рыбинского и Иваньковского водохранилищ

*a* — ареал популяций белозерского генотипа; *b* — верхневолжского генотипа; *v* — рыбинского генотипа; *z* — зоны интерградации. Стрелками обозначены генные потоки, ромбиками — плотины. Арабские цифры — значения показателей Шеннона; римские цифры — плесы Рыбинского водохранилища: I — Шекснинский, II — Моложский, III — Волжский, IV — Главный

и переходном ( $V_i$ ) отделах позвоночника, т. е. те же признаки, по которым проводилась классификация.

Оказалось, что зоны интерградации характеризуются пониженными значениями коэффициентов корреляции, что свидетельствует о расбалансировке генофондов населяющего их популяций.

Безусловно, факторами стабилизирующего отбора, идущего в зонах интерградации, являются не только паразиты. Потеря генофондом сбалансированности приводит к общей потере приспособленности популяций. Много таких примеров приводится в книге С. С. Шварца [1980]. Один из них наиболее убедителен. Линия узкочерепной полевки, по выражению автора, «не шла», в ней наблюдалась повышенная смертность и прекращение размножения. И именно в этой линии значения коэффициентов корреляции, обычно высокие, не отличались от нуля, т. е. налицо была утрата стабильности морфогенетических процессов из-за несбалансированности генофонда. Вероятно, ряд факторов отбора действует на ранних этапах онтогенеза, поэтому картина изменчивости, получаемая нами при исследовании взрослых рыб, неполна.

Итак, популяционная структура леща Рыбинского водохранилища следующая. Верхние участки Волжского, Моложского и Шекснинского плёсов заняты популяциями, генофонды которых соответствуют генофондам источников генов. Главный плёс заселен популяциями с гибридным, но стабилизовавшимся генофондом, которые отделены зонами интерградации от исходных популяций. В принципе популяции Главного плёса можно рассматривать как источник генов для лещей, населяющих Горьковское водохранилище. Однако плотина Рыбинского гидроузла является серьезной преградой для генных векторов [Павлов и др., 1981]. Поэтому мы склонны рассматривать процесс формирования генофондов популяций леща, населяющего Волгу в пределах теперешнего Горьковского водохранилища, как малозависимый от генофонда рыбинского леща. Вероятно, он сложился в основном до постройки плотин, под влиянием шекснинского и верхневолжского генных потоков, т. е. имел место тот же процесс, какой происходил в Молого-Шекснинском междуречье. Поэтому генофонды Главного плёса Рыбинского водохранилища и Горьковского практически идентичны, хотя и сформировались в разное время. Об этом свидетельствует положение точек, соответствующих выборкам из Главного плёса Рыбинского и Горьковского водохранилищ в одной

ТАБЛИЦА. 6. Коэффициенты корреляции ( $r$ ) между  $V_A$  и  $V_i$  в выборках, взятых из генных источников и зон интерградации ( $n$ —число рыб)

	Генный источник		Главный плес Рыбинского водохранилища, $n=88$	Зоны интерградации		
	верхневолжский, $n=55$	белозерский, $n=72$		волжская, $n=95$	моложская, $n=48$	шекснинская, $n=122$
Значение $r$	-0,73	-0,77	-0,70	-0,50	-0,47	-0,51

зоне сгущения на рис. 2. После образования Горьковского водохранилища шло приспособление населяющих его популяций к новым условиям существования без коренной перестройки популяционной структуры и генофондов. Используемые нами признаки не позволяют описать этот процесс генетически, вероятно, следует искать иную систему признаков. Генофонд популяций Горьковского водохранилища в настоящее время стабилизирован, о чем свидетельствуют ровные значения показателя Шеннона, не позволяющие выделить какие-либо зоны интерградации (рис. 4). Минимальное значение этого показателя для выборки из Костромского расширения свидетельствует, вероятно, об относительной изоляции населяющих его популяций.

Следующим этапом расшифровки популяционной структуры леща, населяющего водохранилища Волги, была идентификация генофондов популяций Чебоксарского, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. Используются те же признаки, что и в предыдущем разделе. Предварительная гипотеза состояла в том, что генофонды популяций Куйбышевского водохранилища формируются под влиянием волжского и камского генных потоков. При этом мощность генных потоков должна быть больше, чем волжского и и шекснинского, вносимых в Рыбинское водохранилище, так как объемы стоков Волги и Камы в Куйбышевское водохранилище несравнимы со стоками Волги и Шексны в Рыбинское. Классификационная процедура состояла в следующем. На рис. 5 нанесены средние значения частот фенотипов 15+3 и 14+4 для белозерского (I) и верхневолжского (III) источников генов. Эти точки использованы в качестве реперов. Репер II соответствует усредненным значениям для Главного плёса Рыбинского водохранилища и Горьковского водохранилища. На этом же графике нанесены точки, соответствующие выборкам из исследуемого региона. Расположение последних показывает, что популяционная структура леща в Чебоксарском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах генетически неоднородна. Точка 21, соответствующая выборкам из Чебоксарского водохранилища, лежит вблизи рыбинского-горьковского репера. Поэтому можно с уверенностью говорить о генетической близости чебоксарских популяций популяциям Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Шлейф генов из белозерского источника простирается, таким образом, на сотни километров вниз по Волге. По-видимому, в популяциях, обитающих южнее, «северные» гены постепенно вытесняются. Об этом свидетельствует расположение точки 22 (верхний участок Волжского плёса Куйбышевского водохранилища) вблизи верхневолжского репера. Можно считать, что верх Волжского плёса населяют популяции, сходные генетически с верхневолжскими. В Камском плёсе, судя по расположению точки 27, обитают популяции, генофонд которых близок к белозерскому. Остальные точки на рис. 5 занимают промежуток между реперами I и II.

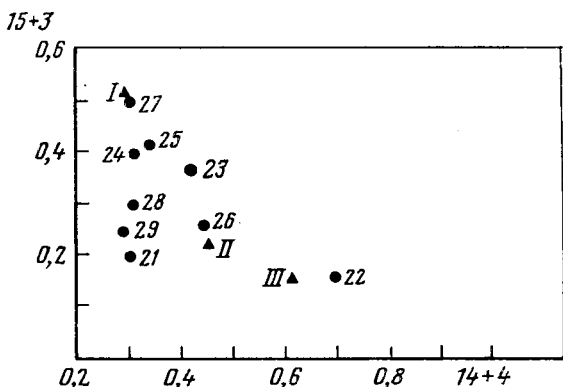
Логика рассуждений в данном случае та же, что и при описании популяционной структуры Рыбинского водохранилища. Выделяем

Рис. 4. Значения показателя Шеннона в популяциях Горьковского водохранилища



РИС. 5. Идентификация генотипов популяций Чебоксарского, Куйбышевского и Саратовского водохранилищ

Треугольники соответствуют реперам: I — белозерскому; II — рыбинско-горьковскому; III — верхневолжскому; точки — выборкам из: 21 — Чебоксарского водохранилища; 22 — верха Волжского плёса; 23 — низа Волжского плёса; 27 — Камского плёса; 24—26, 28 — остальных плёсов Куйбышевского водохранилища, 29 — Саратовского водохранилища. По оси абсцисс — доля 14+4 вариантов; по оси ординат — доля 15+3 вариантов



два источника генов — волжский и камский. Взаимодействие генных потоков из этих источников формирует генотипы популяций, живущих в остальных плёсах Куйбышевского водохранилища. Характерно, что точки, соответствующие выборкам из этих плёсов, лежат не посредине между реперами I и III, а ближе к реперу I (см. рис. 5). По-видимому, это свидетельствует о большей мощности камского генного потока по сравнению с волжским. В действительности волжский источник генов занимает весьма ограниченную площадь — верховья Волжского плёса, в то время как камским в принципе может быть весь каскад водохранилищ Камы. Даже если принять, что плотины гидроузлов — непроходимая преграда для генных векторов, все равно площадь камского источника значительна. Плотина Нижнекамской ГЭС построена в 1978 г., до этого года камским источником генов мог быть участок Камы от ее впадения в Куйбышевское водохранилище до плотины Воткинской ГЭС. В наших сборах 1980 и 1981 гг. были лещи старше 4 лет, поэтому мы описываем здесь популяционную структуру, сложившуюся до постройки Нижнекамской ГЭС. Для выявления интерградации в Чебоксарском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах мы вновь прибегли к вычислениям показателя Шеннона. Оказалось, что полученная картина принципиально отличается от таковой для Рыбинского водохранилища. В отличие от

этого водоема, где генетически разнородные популяции интерградируют в трех узких зонах, Куйбышевское водохранилище представляет собой по сути сплошную зону интерградации, о чем свидетельствуют высокие значения показателя Шеннона. По-видимому, мощность камского генного потока такова, что вносимые им гены постоянно возмущают генофонд популяций Куйбышевского водохранилища и стабилизации его не происходит. Стабильным генофонд становится только ниже плотины, в Саратовском водохранилище.

На материалах по популяционной структуре леща Куйбышевского водохранилища мы еще раз проверили гипотезу о связи сбалансированности генофонда и экстенсивностью лигулидных инвазий леща. Сопоставляя значения показателя Шеннона с экстенсивностью инвазий в данной выборке, мы вновь видим, что эта связь существует. В Чебоксарском водохранилище доля зараженных рыб невелика. Выборки, характеризующие популяции Саратовского водохранилища, взяты из траловых уловов, поэтому экстенсивность лигулидных инвазий леща в этом водоеме нами не определена.

После расшифровки популяционной структуры леща, населяющего Верхнюю и Среднюю Волгу, переходим к анализу генетической гомогенности популяций Нижней Волги, группа которых названа нами южной. Сначала следовало проверить, сохраняется ли система морфогенетических корреляций, свойственная северо-восточной группе, (см. табл. 4) в южной. Вычисления показали, что направление корреляционных связей в целом сохраняется, однако наиболее скоррелированными оказываются не число переходных и туловищных позвонков, а суммарное число туловищных и переходных позвонков с числом хвостовых (табл. 7). Такое изменение коррелятивных связей вполне естественно: если мутируют структурные гены, с которыми мы связываем различия между северо-восточной и южной группами популяций, то соответственно должна измениться и система генов-регуляторов, на которой покоятся морфогенетические корреляции.

Прибегнем вновь к преобразованию счетных признаков — средних значений числа позвонков — в неметрические. У лещей южной группы популяций преобладают три сочетания: 18 в туловищном и переходном плюс 19 в хвостовом; 17 в туловищном и переходном

ТАБЛИЦА 7. Значения коэффициентов корреляции между числом позвонков в морфологических отделах позвоночника леща южной группы популяций ( $n=170$ )

Признак	$V_A$	$V_I$	$V_{A+V_I}$
$V_I$	-0,36	—	—
$V_C$	-0,17	-0,47	-0,58

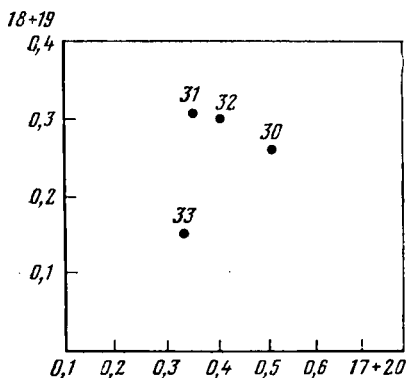


РИС. 6. Дифференциация популяций леща Нижней Волги

Точки соответствуют выборкам из: 30, 31 — Волгоградского водохранилища; 32 — участка Волги в 50 км выше Астрахани; 33 — нижней дельты. По оси абсцисс — доля 17+20 вариант; по оси ординат — доля 18+19 вариант

РИС. 7. Значение показателя Шеннона в выборках леща из популяций Нижней Волги

Стрелкой обозначен северокаспийский генный поток



плюс 20 в хвостовом и 17 в туловищном и переходном плюс 19 в хвостовом. Эти три сочетания составляют примерно 90% всей вариации. Всего выявлено 12 вариантов сочетаний, распределения которых в выборках использовались для подсчета показателя разнообразия Шеннона. По двум модальным значениям (18+19 и 17+20) построен двумерный график, который отражает сходство и различие изученных выборок (рис. 6). Видно, что точки, соответствующие выборкам из Волгоградского водохранилища (30, 31) и речного участка Волги выше дельты (32) образуют одну зону рассеяния, особняком от которых находится точка 33, соответствующая нижней дельте. Вероятно, популяции лещей из нижней дельты находятся в генетическом контакте с лещами Северного Каспия, и именно вследствие этого процесса в выборке из нижней дельты показатель разнообразия Шеннона выше, чем в остальных (рис. 7). К сожалению, мы не располагаем данными об изменчивости леща Северного Каспия, но заход морского леща в дельту на нерест общеизвестен [Берг, 1949]. Можно говорить о существовании каспийского генного потока и зоне интерградации между волжскими и каспийскими популяциями, которая приходится на нижнюю дельту.

Последовательно расшифровав популяционную структуру леща из разных участков Волги, можно составить общую схему (рис. 8).



## ИСТОЧНИКИ ГЕНОВ

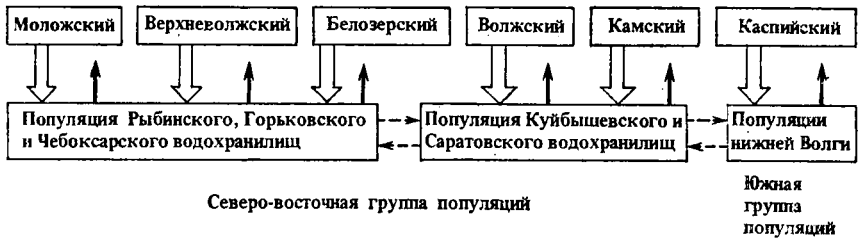


РИС. 8. Схема популяционной структуры леща Волги

Широкие стрелки — генные потоки, узкие сплошные — генетические контакты через зоны интерградации, узкие пунктирные — гипотетические взаимодействия групп популяций в случае прохода генными векторами плотин

Популяции образуют блоки, интенсивность взаимодействия между которыми определяется в настоящее время в основном сооружениями, построенными человеком. Предложенная в этой статье модель популяционной структуры леща Волги — динамическая, т. е. основанная на представлении о потоках генов и их взаимодействии. Динамичность предложенной модели ставит вопрос о возможности управления генетической структурой популяций леща, так же как сейчас мы управляем стоком. Управление популяционной структурой происходит и сейчас, но бессознательно.

Предложенная модель нуждается в уточнениях, в основном количественных. Нам неизвестны, в частности, параметры покатных миграций леща, а ведь именно они и определяют мощность генных потоков. Для уточнения модели нужны скоординированные усилия исследователей разного профиля — ихтиологов, генетиков, паразитологов, гидрологов, математиков. Тогда она сможет стать руководством к действию.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, ч. 2, с. 478—925.
- Винокуров А. Ф. Рыбный промысел реки Шексны. — В кн.: Рыбное хозяйство ИПО и его перспективы. Москва; Иваново: ОГИЗ, 1933, 53 с.
- Измюков Ю. Г., Касьянов А. Н. Стабильность морфогенеза и устойчивости леща к лигулидозам. — Паразитология, 1981, т. 15, № 2, с. 174—177.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 390 с.
- Куперман Б. И. Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы. — Тр. ИБВВ АН СССР, 1979, вып. 38(41), с. 133—158.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 349 с.
- Павлов Д. С., Нездолый В. К., Ходоревская Р. П. и др. Покатная миграция молоди рыб в реках Волги и Или. М.: Наука, 1981. 320 с.
- Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 309 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 211 с.

# ПАЗАРИТЫ РЫБ В УСЛОВИЯХ ЗАРЕГУЛИРОВАННОГО СТОКА

Н. А. ИЗЮМОВА

Строительство водохранилищ на многих реках Советского Союза в 50—60-х годах вызвало необходимость детальных и всесторонних исследований на этих водоемах специалистов различных профилей, в том числе и паразитологов. Паразитологи работали более чем на 30 водохранилищах Союза. Установили основные закономерности формирования фауны паразитов рыб в зависимости от конкретных экологических и антропогенных факторов [Изюмова, 1977]. Было показано, что формирование паразитофауны рыб водохранилищ идет параллельно с общим процессом становления флоры и фауны этих водоемов, всей экосистемы. Однако становление паразитофауны рыб несколько отстает от процессов, происходящих в водохранилищах в силу сложности связей между паразитами и их хозяевами. Практически во всех водохранилищах произошла замена реофильной фауны паразитов фауной лимнофильной. В результате коренной перестройки всей экосистемы этих водоемов создалась довольно монотонная однообразная фауна паразитов, где доминируют немногочисленные формы лимнофильного комплекса, создающие определенный фон этой фауны и определяющие ситуацию на водоеме. У рыб равнинных водохранилищ, как правило, доминируют представители родов *Ligula*, *Digramma*, *Diphyllobothrium*, *Triaenophorus*, *Cotylurus*, *Diplostomum*, *Philometra*, *Philometroides*, *Ergasilus*, *Tracheiastes* и некоторые другие. Эти паразиты вызывают серьезные заболевания рыб, которые в условиях водохранилищ часто наносят ущерб рыбному хозяйству.

Какова же современная ситуация на водохранилищах? К сожалению, дать исчерпывающий ответ на этот вопрос очень трудно. Дело в том, что систематические исследования на многих крупных водохранилищах Волги, Днепра, Куры, Оби, на водохранилищах Средней Азии и Казахстана проводились в первые 5—10 лет их существования. Некоторое исключение составляют Рыбинское, Горьковское, Кременчугское и Каховское водохранилища, где ведутся многолетние наблюдения. На большинстве водохранилищ имеют место эпизодические исследования паразитологов. Надо полагать, что такое положение совершенно ненормально. Прежде всего потому, что на многих водохранилищах построены, строятся и проектируются нерестово-вырастные рыбные хозяйства, ведутся работы по акклиматизации рыб и беспозвоночных, перевозятся производители ценных промысловых рыб из одних водоемов в другие. Все эти мероприятия должны проводиться под строгим контролем паразитологов. Кроме того, во всех водохранилищах продолжаются сукцессионные процессы, в экосистему вторгаются новые экологические и антропогенные факторы, которые часто при-

водят к серьезным нарушениям установившейся системы. Эти нарушения затрагивают, как правило, и отношения между хозяевами-рыбами и их паразитами. В результате складывается сложная паразитологическая ситуация, которая приводит к массовым заболеваниям рыб и людей, связанных с водоемами.

Используя литературные и собственные данные, остановлюсь лишь на немногих формах паразитов, которые вызывают беспокойство работников рыбной промышленности и эпидемиологов. Хочется еще раз привлечь внимание паразитологов к актуальным проблемам паразитологии.

#### ПАЗАРИТЫ РЫБ, ИМЕЮЩИЕ ЭПИЗООТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Лигулиды — *Ligula intestinalis* (L., 1758) и *Digamma interrupta* (Rud., 1810). Распространение лигулид в водоемах тесно связано с расселением чайковых птиц и развитием зоопланктона, главным образом циклопид и диаптомид. Особенно благоприятные условия для развития лигулид создались в тех водохранилищах, где имеются заливы и заводы, мелководья, обилие зоопланктона, гнездовья чайковых птиц. Во многих водохранилищах зараженность рыб лигулидами значительно возросла по сравнению с тем, что было в реках.

Зараженность рыб лигулидами не снижается, а растет. Такое положение в корне противоречит укоренившемуся мнению о том, что только в первые 3—5 лет существования водохранилищ зараженность рыб лигулидами резко возрастает по сравнению с исходными водоемами, тогда как в последующие годы наблюдается постепенное снижение их численности. Действительно, в ряде водохранилищ — Рыбинском, Саратовском, Цимлянском и некоторых других — наступила определенная стабилизация в зараженности рыб лигулидами, и эпизоотии там не наблюдаются. Этому способствовали различные факторы: завершение формирования зоопланктона и ихтиофауны водохранилищ, отбор больных рыб промыслом, выработавшийся иммунитет к паразитам. Тогда возникает вопрос: каковы же причины распространения лигулид на водохранилищах, разных по своей морфометрии, трофности, географическому положению? Вероятно, причин несколько. Прежде всего нельзя забывать о том, что сукцессионные процессы в водохранилищах продолжаются. Происходит размыв берегов, образование отмелей, зарастание их водной растительностью. Все это создает благоприятные условия для гнездований чайковых птиц — окончательных хозяев ремнецов. В ряде водохранилищ из-за бедности бентоса лещ и другие бентосоядные рыбы вынуждены питаться зоопланктоном даже в возрасте 3+4+, поглощая в большом количестве циклопид и диаптомид — первых промежуточных хозяев паразитов. Снижение численности хищных рыб в водоемах, особенно судака и щуки, которые, выполняя роль санитаров, отбирают в первую очередь зараженных рыб, также способствует нарастанию

зараженности рыб ремнецами. На многих водохранилищах появляются тепловые электростанции. В зоне сброса теплых вод ГРЭС наблюдается концентрация лещей, зараженных лигулидами. Интересен подход генетиков к проблеме лигулидозов. Ю. Г. Изюмов и А. Н. Касьянов [1981] считают что при образовании водохранилищ происходит изменение генофондов рыб. В результате резких изменений условий существования рыб в их популяциях появляются формы с «несбалансированным» генотипом. Эти рыбы в первую очередь подвержены воздействию вредных факторов среды, в том числе и лигулидным инвазиям. Поэтому наблюдаемые на первом этапе существования водохранилищ эпизоотии лигулидозов можно отнести к закономерным неизбежным последствиям смены условий существования рыб. В дальнейшем «несбалансированные» генотипы элиминируются отбором. Генетический гомеостаз популяции может быть сдвинут новым возмущающим воздействием, в частности загрязнением, и тогда вновь возникают вспышки лигулидоза, носящие уже локальный характер. Генетический подход к проблеме лигулидоза дополняет уже известные закономерности динамики зараженности рыб и позволяет с большей точностью ее прогнозировать.

Борьба с лигулидами должна проводиться планомерно, путем интенсивного отлова зараженных рыб, главным образом весной в местах их концентрации. На рыбоводных заводах при разделке рыбы необходимо уничтожать внутренние органы рыб вместе с паразитами, чтобы они не были доступны рыбацким птицам.

#### ДИПЛОСТОМАТИДЫ — СЕМ. DIPLOSTOMATIDAE POIRIER, 1886

Диплостоматиды, как и лигулиды, — паразиты рыбацких птиц, преимущественно чайковых. Их личинки — метацеркарии — локализуются в хрусталике глаз многих видов рыб. Во многих водохранилищах, особенно там, где есть обширная пойма, где созданы благоприятные условия для развития моллюсков — первых промежуточных хозяев и гнездовых рыбацких птиц, наблюдается значительное заражение рыб диплостоматидами.

Заражение рыб диплостоматидами носит локальный характер и связано с колониями чайковых рыб.

#### ФИЛОМЕТРЫ — ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДОВ PHILOMETRA, PHILOMETROIDES, THWAITIA

Филометры — круглые черви, паразитирующие в брюшной полости, под жаберной крышкой, в плавательном пузыре, в чешуйных кармашках рыб. Самки достигают 90—160 мм длины, кроваво-красного цвета. Самцы мелкие — 0,15—3,0 мм. Развитие паразитов связано с планктонными ракообразными — копеподами. К. О. Виemanis [1967] установил, что личинки *Ph. lusiana* при интенсивности инвазии 5—9 экз. приводят к гибели мальков карпа. Мальки погибают в результате разрушения плавательного пузыря.

Можно предположить, что личинки и самцы других видов филометр также являются причиной гибели молоди рыб, в том числе и леща. Однако установить размеры этой гибели в условиях водохранилищ очень трудно.

#### ПАЗАРИТИЧЕСКИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

Среди паразитических раков есть такие, которые вызывают массовые заболевания и даже гибель рыб. К ним прежде всего относятся *Ergasilus sieboldi*, *E. briani*, *Tracheliastes maculatus*. В местах прикрепления паразитов чешуя и кожные покровы рыб травмируются, появляются кровоподтеки и язвы, больная рыба имеет нетоварный вид и не принимается на рыбпунктах. Кроме того, паразитические раки, как показали исследования, вызывают уменьшение содержания гемоглобина в крови. На месте язв и кровоподтеков часто поселяются сапролегниевые грибы, что приводит к гибели рыб.

#### ПАЗАРИТЫ РЫБ, ИМЕЮЩИЕ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Дифиллоботриоз — *Diphyllobothrium latum* (L., 1758). Вопросы эпидемиологии, изучение антропонозов с появлением водохранилищ стали весьма актуальными и требуют особого внимания паразитологов и эпидемиологов.

Паразитарные заболевания, связанные с водным фактором, являются предметом внимания Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ). Паразитологам, работающим на водохранилищах, необходимо следить за зараженностью рыб дифиллоботридами и принимать действенные меры профилактики и борьбы с этими гельминтами.

Экосистема водохранилищ находится под постоянным воздействием экологических и антропогенных факторов и требует пристального внимания и изучения со стороны специалистов разных профилей, особенно паразитологов и эпидемиологов. Образование водохранилищ создает определенные условия для организации новых форм ведения рыбного хозяйства с направленным формированием промысловых стад. В связи с этим изучение продукционных процессов, происходящих в водохранилищах, необходимо проводить с учетом конкретной паразитологической ситуации в данном водоеме.

Перед паразитологами, работающими на водохранилищах, наряду с чисто практическими задачами — систематическим контролем за паразитологической ситуацией на водоемах — стоят большие и сложные задачи и проблемы теоретического плана. Остановимся вкратце на некоторых из них.

Очень серьезен вопрос о таксономических критериях паразитов. Многие таксоны паразитов сейчас пересматриваются. Это связано главным образом с совершенствованием методов исследования.

Изучение ультратонкой структуры организмов, применение биохимических, иммунологических и генетических методов приводят часто к тому, что старые, сложившиеся представления о таксономических единицах изменяются. Очень сложен вопрос об унификации и идентификации личиночных форм с маритами (половозрелые стадии) у форм со сложным циклом развития. Можно привести пример с диплостоматидами. Церкарии — в моллюсках, метацеркарии — в глазах рыб, а половозрелые формы — в кишечнике рыбоядных птиц. Многие годы бьются исследователи (А. А. Шигин) над вопросом, какие же личинки в моллюсках и рыбах соответствуют половозрелым формам в птицах. Долгое время считалось, что в глазах рыб паразитирует один вид *Diplostomum spat-haceum*, сейчас их уже более 20 видов. Это касается форм со сложным циклом развития. Но не менее сложная ситуация складывается и с формами с простым или прямым циклом развития. Так, род *Dactylogyrus* насчитывает более 500 видов. Систематика видов этого рода базируется на основе строения хитиноидных образований — крючьев и копулятивного органа. Специалистам порой бывает очень трудно решать вопрос о видовой принадлежности тех или иных форм, так как морфологические различия у видов в ряде случаев незначительны. Б. Е. Быховский [1957] в связи с этим ратовал за изучение генетики и экологии дактилогирид. Возможно, изучение ультратонкой структуры, биологических особенностей этих паразитов, их специфичности и другие методы исследования позволят разделить этот род на более мелкие или, наоборот, более крупные таксоны.

Решение этой проблемы невозможно без решения другой, не менее важной проблемы изучения паразитов на популяционном уровне. Этот подход к изучению паразитов и паразитизма с учетом различных факторов, определяющих численность и структуру популяций паразитов, поднимает наши исследования на более высокий современный уровень. Проблема изучения популяций у гельминтов стоит перед специалистами нашей страны на ближайшие 20 лет (до 2000 года) как одна из ведущих в общей гельминтологии [Рыжиков, 1978]. Эта проблема имеет важное теоретическое и практическое значение. Конкретные задачи по оздоровлению от наиболее патогенных и распространенных гельминтозов человека, домашних и диких животных, растений могут быть решены только тогда, когда гельминт-возбудитель заболевания рассматривается на уровне популяции как форма существования вида. Оказывая влияние на одно из звеньев популяции, мы можем влиять в целом на популяцию, сокращая ее плотность, численность, изменяя структуру. Изучение экологии паразитов на популяционном уровне требует от нас данных не только по численности паразитов, но и по возрастной и половой структуре, по распределению паразитов в пределах популяции хозяев, изменчивости паразитов от различных факторов среды и физиологического состояния хозяев. Пока такими данными в достаточной степени мы не располагаем ни по одному из видов паразитов.

До сих пор изучению паразитов на популяционном и биоцено- тическом уровне уделяется очень мало внимания. Ставится вопрос о критериях популяции, о том, какую группу особей гельминтов того или иного вида следует считать популяцией. Если этот вопрос решен для свободноживущих организмов, то для паразитических он далеко не ясен. Паразитологи сходятся на том, что популяцию паразитов необходимо рассматривать как составную часть всего биоценоза. Так, известно, что личинки многих гельминтов — моногеней, цестод, трематод, нематод — проводят в воде часть своего жизненного цикла — это онкомирацидии, корацидии, мирацидии, церкарии. Оказывается, многие обычные свободноживущие обитатели водоемов — ракообразные, насекомые, моллюски — поглощают большое количество личинок гельминтов, освобождая таким образом водные ценозы от паразитов, включаясь в общий круговорот всей экосистемы, являясь прекрасными элиминаторами [Шигин, 1981].

Проблема изучения паразитов на популяционном уровне при- мыкает и тесно связана с проблемой борьбы с паразитарными за- болеваниями. Сейчас наступил существенный перелом в методо- логии борьбы с паразитами. Если раньше считалось, что нужно вести беспощадную борьбу со всеми паразитами, как явно, так и потенциально опасными, то теперь этот вопрос рассматривается иначе. Каждый паразит — представитель определенного вида, со- ставная часть экологической системы. Понятие «борьба» заменено понятием «управление популяциями вредных видов». Центр тяжести исследования переносится на изучение регуляторных систем в популяциях паразитов, их функционирование обусловле- но характером хозяино-паразитных отношений. Чем более устой- чивы эти отношения, тем устойчивее и вся система. Поэтому очень важно проведение специальных исследований, направленных на изучение природных регуляторных систем, которые определяют уровень и динамику численности вредных видов.

Таким образом, стратегия борьбы с паразитами основывается на том, что уровень и динамика численности популяции боль- шинства патогенных видов в природе определяются не случай- ным сочетанием факторов, благоприятных и неблагоприятных для размножения вида, а являются результатом действия регулятор- ных систем в популяциях и биоценозах, которые возникают в процессе эволюции, включая и генетические коды. Эти регулятор- ные системы в той или иной степени работают по принципу об- ратной отрицательной связи. Биологические методы борьбы долж- ны быть предпочтительнее химических. Такой подход к проблеме должен быть комплексным, с привлечением специалистов разных профилей.

Главная задача популяционной экологии паразитов состоит в изучении внутривидовой структуры популяции, в познании про- цессов, регулирующих численность популяций паразитов в био- ценозах и в управлении системой паразит—хозяин [Кеннеди, 1978; Бреев, 1980; Ройтман, 1981].

По-прежнему остается нерешенной проблема специфичности или приуроченности паразитов к своим хозяевам. Эта сложная биологическая проблема переплетается с проблемами, о которых уже говорилось. Приуроченность к своим хозяевам у паразитов— явление удивительное. Можно было бы привести много примеров. Скажу лишь, что дактилогирусы строго приурочены к определенному виду рыб. Они могут даже служить своего рода метками при определении вида рыб. Эта приуроченность — результат сопряженной эволюции паразитов и хозяев, и она затрагивает все стадии и фазы развития паразитов. Известно, что специфичность определяется комплексом факторов — экологическими, морфологическими, физиологическими, генетическими и др. Каждый из этих факторов в какой-то период жизни паразита на какой-то фазе или стадии его развития может быть решающим или определяющим. Выявление причинных связей паразитов с хозяевами имеет большое не только теоретическое, но и практическое значение. Так, установлено, что у моногеней и дактилогирусов в том числе строгая приуроченность к хозяевам проявляется на фазе личинки. Личинки своими хеморецепторами воспринимают какие-то вещества, выделяемые рыбами. А вот что за вещества, которые выделяют рыбы и которые привлекают личинок только определенного вида паразитов, мы не знаем. Если бы это было известно, то борьба с дактилогирозами, приносящими огромные убытки прудовым рыбным хозяйствам, была бы решена. Проблема специфичности паразитов и по сей день является одной из центральных проблем современной паразитологии.

Проблема взаимоотношений паразитов со средой I и II порядка, так же как предыдущие проблемы, сложна и многообразна. Изменения, происходящие в окружающей среде, в среде обитания хозяев, не могут не сказаться на паразитах. Это особенно четко прослеживается на паразитах рыб.

Изменения, происходящие в экосистемах многих водоемов, внесли существенные коррективы в биологию и даже морфологию паразитов. Много проблем поставили перед биологами водоемы-охладители, где температура воды значительно превышает ту, к которой привыкли организмы, в ней обитающие. Как показали исследования паразитологов, в зоне сброса теплых вод происходят значительные сдвиги в фазах жизненного цикла, в морфологии паразитов [Стрижак, 1973].

Так, в мочевом пузыре и почках судака паразитируют *Rh. angulatum*. Было замечено, что в теплых водах Костромской ГРЭС вся рыба, в том числе и судаки, чувствует себя хуже, чем в других, неотепляемых участках Горьковского водохранилища. В то же время количество паразитов в мочевом пузыре судаков теплых вод во много раз больше, чем в других участках водоема. Подробный анализ показал, что в теплых водах не только больше червей, но они изменили свою морфологию — стали крупнее, изменилось соотношение размеров присосок и, что самое главное, увеличились размеры яиц и их количество на единицу площади



матки. Все это говорит о том, что изменившиеся условия обитания хозяина привели к серьезным изменениям и у паразитов. Характерно, что эти изменения затронули генеративную систему паразитов. На неблагоприятные условия, в которые попал хозяин, как бы для сохранения и процветания вида, паразиты ответили увеличением яиц.

Решение этих проблем поможет нам не только понять происхождение и пути становления паразитизма, филогенетическое родство между группами гельминтов, но и даст возможность определить степень наследственной закрепленности отношений паразита с хозяином. Кроме того, это позволит выработать надежные биологические средства, ограничивающие численность паразитов, и тем самым уменьшить те негативные последствия, которые имели место при создании водохранилищ.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анцишкина Л. М.* Паразитофауна рыб Запорожского водохранилища.— В кн.: Паразиты и паразитозы животных и человека. Киев: Наук. думка, 1975, с. 7—14.
- Богданова Е. А., Никольская Н. П.* Паразитофауна рыб р. Волги до зарегулирования стока.— Изв. ГосНИОРХ, 1965, вып. 60, с. 5—110.
- Брагина Е. В.* Паразиты молоди некоторых промысловых рыб Бухтарминского водохранилища и нерестово-вырастного хозяйства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1972. 20 с.
- Бржев К. А.* Новые аспекты методологии борьбы с паразитами в связи с проблемой охраны среды.— В кн.: Паразитол. сб. Л.: Наука, 1980, т. 29, с. 5—13.
- Быховский Б. Е.* Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Василевская Л. К.* Паразитофауна леща и судака Краснооскольского водохранилища Харьковской области.— Вести. Харьк. ун-та, 1980, № 195, с. 78—80.
- Висманич К. О.* Новое заболевание карпа — филометроз и меры борьбы с ним.— В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря. Рига: Звайгзне, 1967, с. 160—167.
- Джалалов У. Д.* Паразиты некоторых промысловых рыб Кайраккумского водохранилища (по материалам 1972 г.).— В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976, с. 279—283.
- Донцов Ю. С.* Влияние зарегулирования Волги на гельминтофауну частичковых рыб Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1977. 17 с.
- Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н.* Стабильность морфогенеза и устойчивость леща к лигулидозам.— Паразитология, 1981, т. 15, с. 174—177.
- Изюмова Н. А.* Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.
- Изюмова Н. А., Маштаков А. В., Степанова М. А.* Изменчивость у трематод *Phyllostomum angulatum* в зависимости от условий обитания хозяина.— В кн.: 9-я конф. Укр. паразитол. о-ва: Тез. докл. Киев, 1980, ч. 2, с. 86—88.
- Исков М. П.* Факторы, обуславливающие особенности формирования паразитофауны рыб в Каховском водохранилище.— Гидробиол. журн., 1975, т. 11, вып. 4, с. 69—74.
- Исков М. П.* Основные черты изменения и пути формирования паразитофауны промысловых рыб в Кременчугском водохранилище.— В кн.: Проблемы гидрорепаритологии. Киев: Наук. думка, 1978, с. 45—52.
- Кеннеди К.* Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
- Комарова Т. И.* Формирование паразитофауны личинок и мальков некоторых рыб Кременчугского водохранилища.— Гидробиол. журн., 1976, № 1, с. 85—90.

- Костарев Г. Ф.* Фаунистический обзор паразитов рыб бассейна Камы. Пермь 1975. Деп. в ВИНТИ, № 1048—75. 32 с.
- Костарев Г. Ф.* Динамика ихтиопаразитофауны камских водохранилищ — показатель воздействия промышленных и бытовых стоков.— В кн.: 7-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л.: Наука, 1979, с. 57—58.
- Куперман Б. И.* Дифиллоботриоз рыб в водоемах Волго-Балтийской системы в связи с переброской северных вод в бассейн Волги.— В кн.: 7-е Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Тез. докл. Л.: Наука, 1979, с. 59—61.
- Марков Г. С.* Влияние антропогенных факторов на паразитические компоненты экосистемы Волго-Донского междуречья.— В кн.: Итоги и перспективы исследований по паразитологии в СССР: Материалы I Всесоюз. съезда паразитологов. М.: Наука, 1978, с. 78—86.
- Маштаков А. В.* Гельминты промысловых рыб Горьковского водохранилища и сезонная динамика численности дактилогидрид: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 22 с.
- Маштаков А. В., Смирнова А. Г., Тимошечкина Л. Г.* Паразитофауна стерляди, леща и судака Волгоградского водохранилища.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1977, № 34, с. 57—60.
- Небольсина Т. К.* Формирование рыбных запасов в Волгоградском водохранилище.— В кн.: I конф. по изучению водоемов бассейна Волги: Тез. докл. Тольятти, 1968, с. 189—190.
- Ройтман В. А.* Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов. В кн.: Итоги науки и техники: Зоопаразитология. М.: ВИНТИ, 1981, т. 7, с. 43—88.
- Рыжиков К. М.* Основные итоги и перспективы исследований в области проблем общей гельминтологии.— В кн.: Материалы I Закавказ. конф. по общей паразитологии: Тез. докл. Тбилиси, 1978, с. 27—34.
- Стрижак О. И.* Влияние подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, на паразитов леща и плотвы Ивановского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1973. 21 с.
- Флоринская А. А.* Паразиты и болезни рыб Братского водохранилища.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции: (В пределах СССР). Среднеуральск, 1976, с. 27—42.
- Флоринская А. А.* Распространение дифиллоботриоза в зоне Братского водохранилища.— Мед. паразитология и паразитар. болезни, 1977, № 6, с. 682—685.
- Шевченко Н. Н.* Паразиты рыб реки Северского Донца в среднем течении.— Тр. НИИ биологии. Биол. фак. Харьк. ун-та им. А. М. Горького, 1956, т. 23, с. 269—301.
- Шагин А. А.* Компоненты пресноводных биоценозов как элиминаторы гельминтов.— В кн.: Итоги науки и техники: Зоопаразитология. М.: ВИНТИ, 1981, т. 7, с. 89—134.
- Юрасова Т. С.* Распространение дифиллоботриоза в районе Горьковского водохранилища.— Мед. паразитология и паразитар. болезни, 1977, т. 46, вып. 2, с. 222—223.

# ВЛИЯНИЕ ФОСФОРОРГАНИЧЕСКИХ ПЕСТИЦИДОВ НА РЫБОПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДОЕМОВ

В. И. КОЗЛОВСКАЯ

Загрязнение вод суши, морей и океана токсическими веществами является острой и важной проблемой. Постоянный учет этого явления, разработка и принятие мер, предохраняющих водоемы и их обитателей от вредного действия загрязняющих веществ, имеет первостепенное значение для сохранения и повышения рыбопродуктивности водоемов.

Фосфорорганические соединения — один из наиболее многочисленных классов пестицидов, мировое потребление которых неуклонно возрастает. Предполагается, что производство пестицидов увеличится по сравнению с 1971 г. в 5 раз. В настоящее время их ежегодный выпуск составляет более 2 млн. т [Мельников, 1981].

Резкое увеличение производства фосфорорганических пестицидов связано не только с их высокой инсекто-акарицидной активностью, но и с их способностью довольно быстро по сравнению с хлорорганическими соединениями разрушаться в процессе метаболизма до малотоксичных или нетоксичных соединений [Мельников и др., 1977].

Тем не менее возрастающие масштабы использования фосфорорганических препаратов ставят вопрос о возможности загрязнения ими окружающей среды и об их отрицательном влиянии на биопродуктивность водоемов.

Пестициды попадают в водоемы различными путями: в результате сброса отходов промышленных предприятий, со стоком с водосборных территорий, при авиаобработке полей, а также с водами дренажных систем. Кроме того, они используются для уничтожения водных фаз развития кровососущих насекомых.

В связи с тем что разложение органических соединений фосфора протекает в воде довольно быстро, считалось нецелесообразным проводить систематический анализ вод на их присутствие. Однако за последние годы стало появляться все больше данных о наличии фосфорорганических пестицидов в водоемах в период проведения сельскохозяйственных работ.

Фосфорорганические пестициды обнаружены в водах Кубани в семи пунктах из восьми обследованных. Их концентрации колебались от 0,04 до 0,3 мг/л [Коровин и др., 1976]. При анализе 224 проб воды, отобранных в прудах и реках различных областей Украины, фосфорорганические соединения присутствовали в 73 пробах и в 30 из 216 проб донных отложений [Костовецкий и др., 1976].

В орошаемом земледелии Средней Азии применяются следующие

щие фосфорорганические соединения: рогор и его аналоги (фосфамид, БИ-58), хлорофос, карбофос, октаметил, антио, изофос.

С коллекторно-дренажными водами с сельскохозяйственных полей выносятся до 27—37% используемых пестицидов [Поляков и др., 1973]. В период применения их на хлопчатнике в дренажной воде водотоков обнаружено фосфорорганических соединений до 0,12 мг/л [Орлова, Ярошенко, 1973].

Определялось влияние сбросов коллекторно-дренажных стоков на качество воды рек Чирчик, Ахангаран и степень их загрязнения ядохимикатами. Анализ полученных результатов показал наличие фосфорорганических пестицидов в коллекторах старой зоны орошения до 0,15 мг/л, новой зоны орошения — до 0,037 мг/л. Водотоки Чирчикского бассейна также загрязняются фосфорорганическими пестицидами [Орлова, 1976].

Обследовались крупные коллекторы Среднечирчикского района Ташкентской области: Железнодорожный, Сырысу I, Сырысу II, им. Жданова, Курбан, впадающие в канал Левобережный Карасу, и сам канал, являющийся отводом р. Чирчик и имеющий разработанное извилистое русло, напоминающее речное. Пробы воды брались во время дефолиации хлопчатника в устьевой части коллекторов при непосредственном попадании пестицидов в воду, а также ниже по течению после перемешивания воды через некоторый промежуток времени после прямого попадания в воду. Наибольшая концентрация фосфорорганических соединений обнаружена в поверхностных слоях при прямом попадании их во время обработок. Из 38 определений фосфорорганических пестицидов 74% проб показали присутствие их в воде. В воде коллекторов концентрация антио, применяемого в дозе 1,8 кг/га по действующему веществу, и рогора (2 кг/га) составляла 0,01 мг/л и более [Берсонова и др., 1976].

Опрыскивание хлорофосом лесного массива площадью 200 га сопровождалось значительными потерями препарата. В месте применения обнаружено только 22,14% токсиканта. На прилегающей к лесному массиву площади (80 га) осело 1,2% от общих потерь. Через час после применения в лесном массиве хлорофос распределился следующим образом: в воздухе — 59,86%, на растениях — 26,62, в подстилке и водоемах — 13,52% [Закордонен, 1976]. Таким образом, при авиаобработке лесов и полей значительное количество фосфорорганических пестицидов выносятся воздушным потоком за пределы обрабатываемой территории и попадает в водоемы.

Загрязнение фосфорорганическими соединениями рек и водоемов отмечено не только в СССР, но и в других странах. Во внутренних водоемах и реках США, ФРГ, Англии обнаружены диазинон<sup>1</sup>, карбофентион, малатион, паратион, метилпаратион — от 0,032 до 0,000032 мг/л [Врочинский, Маковский, 1979], в южных и западных районах Словакии — малатион, сумитион в количе-

<sup>1</sup> Синонимы препаратов приведены в табл. 1.

ствах 0,5—0,1 мг/л [Bilikova, 1973]. При обработке водоемов США паратионом против личинок комара содержание его в воде составило 0,51 мг/л сразу после обработки и 0,003 мг/л через 14 дней. В иле паратион определялся в течение 22 дней до 0,06 мг/л, в рыбе накапливался до 2,11 мг/л. При этом наблюдалась гибель рыб [Веупон, 1971].

В настоящее время уже определена острая токсичность ряда фосфорорганических соединений для рыб. Концентрация хлорофоса, вызывающая гибель 50% подопытных животных, для форели и щуки — 1 мг/л, для карпа — более 100, для окуня — 0,75, для плотвы — 30 мг/л [Метелев и др., 1971]. При 24- и 96-часовой острой интоксикации бензофосфатом пескари погибали раньше, чем карпы [Грищенко и др., 1976]. Из четырех видов сем. Сургинidae (каrp, плотва, лещ, синец) наиболее устойчивы к хлорофосу при 48-часовой экспозиции карп ( $LC_{100}$  500 мг/л) и лещ ( $LC_{100}$  200 мг/л), наименее — плотва ( $LC_{100}$  60 мг/л) и синец ( $LC_{100}$  70 мг/л) (Козловская, Чуйко, 1979). Острая токсичность хлорофоса для карася — 48-часовая  $LC_{100}$  150 мг/л; для окуня при 24-часовой экспозиции  $LC_{100}$  5 мг/л, при 48-часовой экспозиции  $LC_{50}$  0,62 мг/л (Козловская, Флеров, 1981), 48-часовая  $LC_{100}$  китазина для карпа-годовика — 10 мг/л. Молодь белуги при концентрации китазина 10 мг/л погибала через 2,5 ч, как и молодь севрюги в присутствии ДДВФ 1 мг/л [Бурковский и др., 1974].

Различие данных по токсичности одного и того же вещества для одного вида рыбы объясняется тем, что степень токсичности зависит от ряда факторов: гидрохимических особенностей используемой воды, степени насыщенности ее кислородом, pH, температуры, степени адаптированности организмов к условиям опыта, стадии развития, пола, условий питания.

Установлено эмбриотоксическое действие фосфорорганических соединений на рыб. Воздействие их в концентрации 0,01—0,001 мг/л в эмбриональный период развития приводит к нарушению эмбриогенеза, вылуплению уродливых предличинок. При более слабом токсическом эффекте у предличинок не наблюдается видимых нарушений. Однако к личиночному возрасту выявляются патологические отклонения в развитии. Одной из особенностей действия фосфорорганических соединений на эмбриогенез является замедление темпа эмбрионального развития, сопровождающееся высоким отходом эмбрионов. Наименьшей устойчивостью к действию фосфорорганических соединений обладает икра от момента оплодотворения до дробления и на этапе органогенеза [Гусева, 1980]. Личинки и мальки рыб не менее чувствительны к действию фосфорорганических пестицидов, чем икра после первого этапа развития [Гусева, 1980; Klavergkamp et al., 1976]. Большинство препаратов при 96-часовой экспозиции вызывают гибель 50% молоди рыб от десятых долей до нескольких миллиграмм [Johnson, Finley, 1980].

Наряду с эмбриотоксическим действием фосфорорганические соединения оказывают на рыб и гонадотропное. Так, у сеголетков

ТАБЛИЦА 1. Список фосфорорганических пестицидов, рассматриваемых в статье

Химическое название	Фирменные и торговые наименования	
	СССР	Другие страны
0,0-Диметил-S-(N-метил-N-формилкарбамоилметил) дитиофосфат	Антио	Формотион, афликс
0-(2,4-Дихлорфенил)-N-(изопропиламида) хлорметилтиофосфонат	Изофос	—
0,0-Диметил-(1-сксн-2,2,2-трихлорэтил) фосфонат	Хлорофос, диптерекс	Трихлорфон, деитерекс, дайлокс
0,0-Диметил-S [1,2-ди (карбэтокси) этил] дитиофосфат	Карбофос	Малатион, фосфотион
0,0-Диметил-S-(N-метилкарбамоилметил) дитиофосфат	Фосфамид, рогор, БИ-58	БИ-58, рогор, диметоат
Октаметилтетрамидопирофосфат	Октаметил	Шрадан, систем
0,0-Диметил-S-фталимидо-метилдитиофосфат	Фталафос	Фосмет, имидап
0,0-Диэтил-S-(6-хлорбензоксазолинон-2-ил-3-метил) дитиофосфат	Фозалон, бензофосфат	Бензофосфат, фозалон
0,0-Диэтил-0-(2-изопропил)-4-метил-пиримидил-6) тиофосфат	Баудион	Диазинон
0-0-Диэтил-S-(4)-хлорфенилтиометил) дитиофосфат	Тритион	Карбофентион
0,0-Диэтил-0-(4-нитрофенил) тиофосфат	Тиофос, НИУИФ-100	Паратион
0,0-Диметил-0-(4-нитрофенил) тиофосфат	Метафос	Метилпаратисн, вофатокс
0,0-Диметил-0-(3-метил-4-нитрофенил) тиофосфат	Метатион, метилнитрофос	Сумитион, фениртотион
0,0-Диметил-0-(2,2-дихлорвинил) фосфат	ДДВФ	Дихлорофос, ДДВФ
0,0-Диметил-0-(4-метилтио-3-метилфенил) тиофосфат	Лебайцид, байтекс	Фентион
бис-(0,0-Диметил-тиофосфорил-0-фенил-4) сульфид	Абат	Дифос
0-0-Диметил-0-(2,5-дихлор-4-бромфенил) тиофосфат	Бромофос	Нексион

карпа, выращенных от производителей, подвергшихся перед нерестом действию метафоса (1 мг/л), наблюдались те же патологические изменения, что и у личинок и мальков в сублетальных концентрациях токсиканта. Причем степень выраженности их у первых была выше, чем у последних. В течение сезона сеголетки питались плохо. Максимальный индекс наполнения кишечника у них был 186,3% (рис. 1). В конце сентября они весили 3,75 г, в то время как в контроле средний вес сеголетков 27 г [Гусева, 1980].

Фосфорорганические соединения высокотоксичны для водных беспозвоночных — кормовой базы рыб (табл. 2). Изучалось действие байтекса, дихлорофоса, метилнитрофоса, карбофоса для не-

которых видов зоопланктона и бентоса. Байтекс в концентрации 0,0001—0,0003 мг/л при 24-часовой экспозиции вызывал 100%-ную гибель ветвистоусых (*Moina*, *Polyphemus*) и личинок хирономид. Токсичность дихлорофоса для ветвистоусых аналогична, а личинки хирономид к нему более устойчивы. В сравнении с байтексом и дихлорофосом карбофос и метилнитрофос менее токсичны. Гибель ветвистоусых и личинок хирономид наблюдалась

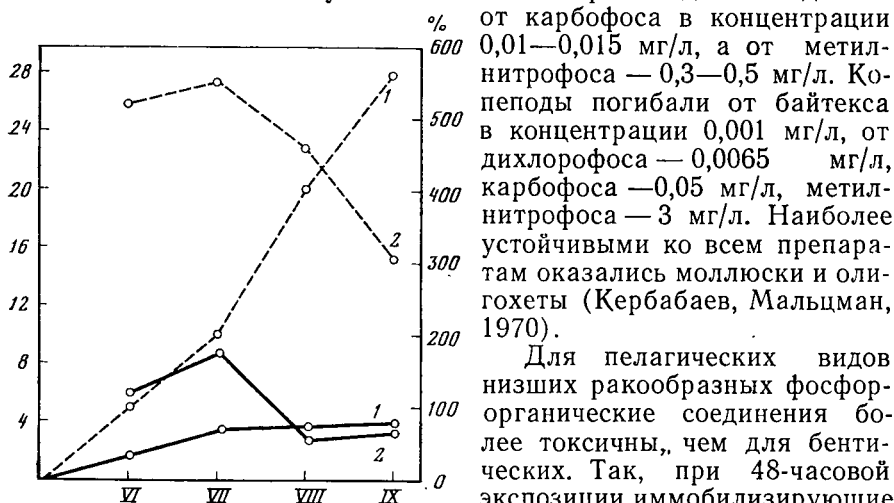


РИС. 1. Изменение биомассы и индекс наполнения кишечника у сеголетков карпа, выращенных от производителей и выдержанных в растворе метафоса в концентрации 1 мг/л в течение 30 сут

Сплошная линия — опыт, пунктирная — контроль. 1 — вес сеголетков, г; 2 — индекс наполнения кишечника, % [Гусева, 1980]

от карбофоса в концентрации 0,01—0,015 мг/л, а от метилнитрофоса — 0,3—0,5 мг/л. Копеподы погибали от байтекса в концентрации 0,001 мг/л, от дихлорофоса — 0,0065 мг/л, карбофоса — 0,05 мг/л, метилнитрофоса — 3 мг/л. Наиболее устойчивыми ко всем препаратам оказались моллюски и олигохеты (Кербабаев, Мальцман, 1970).

Для пелагических видов низших ракообразных фосфорорганические соединения более токсичны, чем для бентических. Так, при 48-часовой экспозиции иммобилизирующие концентрации малатиона, трихлорфона, фентиона, диазинона для *Simocephalus serrulatus*, *Daphnia magna*, *D. pulex* составили 0,0008—0,001 мг/л, а для *Cypridopsis vidua*, представителя бентоса — 0,018—0,47 мг/л. Аналогичная степень токсичности прослеживается и для высших ракообразных. Причем для *Simocephalus serrulatus*, *Daphnia magna*, *D. pulex*, *Gammarus fasciatus* фосфорорганические пестициды токсичнее хлорорганических (табл. 4,5). Это, вероятно, обусловлено особенностями строения покровов животных и способностью токсиантов проникать в организм. Фосфорорганические пестициды — яды контактного и кишечного действия, хлорорганические — кишечного.

Для беспозвоночных, так же как для рыб, выявлено отрицательное влияние фосфорорганических соединений на репродукционную способность. При воздействии хлорофосом (0,05 мг/л) на хирономид наблюдалось замедление развития, гибель яйцеклеток, личинок и куколок. У пиявок в той же концентрации хлорофоса задерживалась откладка коконов, нарушалось их развитие, молодь не вылуплялась [Андропова и др., 1975].

Против водных стадий кровососущих насекомых используются

ТАБЛИЦА 2. Токсичность фосфорорганических пестицидов для водных беспозвоночных, 96-часовая  $LC_{50}$  при 15—21°C, мг/л [Johnson, Finley, 1980]

Вид беспозвоночных	Стадия развития животных	Малатион	Трихлорфон	Фенитрофен	Фенитион	Диазинон	Метилпаратион	Фосмет
<i>Cladocera</i>								
<i>Simocephalus serrulatus</i>	I <sub>1</sub>	0,004	0,0007 <sup>a</sup>	—	0,0006 <sup>a</sup>	0,001 <sup>a</sup>	0,037 <sup>a</sup>	—
<i>Daphnia magna</i>	I <sub>1</sub>	0,001 <sup>a</sup>	—	0,011 <sup>a</sup>	—	—	0,0001 <sup>a</sup>	0,006 <sup>a</sup>
<i>D. pulex</i>	I <sub>1</sub>	0,002 <sup>a</sup>	0,0002 <sup>a</sup>	—	0,0008 <sup>a</sup>	0,0008 <sup>a</sup>	—	—
<i>Ostracoda</i>								
<i>Cypridopsis vidua</i>	M	0,047 <sup>a</sup>	—	—	0,018 <sup>a</sup>	—	—	—
<i>Isopoda</i>								
<i>Asellus brevicaudus</i>	M	3,0	—	—	1,8	—	—	0,09
<i>Amphipoda</i>								
<i>Gammarus fasciatus</i>	M	0,0008	—	0,003	—	0,0002	0,004	0,002
<i>Plecoptera</i>								
<i>Pteronarcella badia</i>	N	0,001	0,011	—	—	—	—	—
<i>Pteronarcys californica</i>	VC <sub>2</sub>	0,010	0,035	0,004 <sup>b</sup>	0,005	0,025	—	—
<i>Claassenia sabulosa</i>	VC <sub>2</sub>	0,003	0,022	—	—	—	—	—
<i>Isoperla sp.</i>	VC <sub>1</sub>	0,0007	—	—	—	—	—	—
<i>Skwala sp.</i>	N	—	0,024	—	—	—	—	—
<i>Odonata</i>								
<i>Lespes congener</i>	J	0,010	—	—	—	—	—	—
<i>Trichoptera</i>								
<i>Hydropsyche sp.</i>	J	0,005	—	—	—	—	—	—
<i>Limnephilus sp.</i>	J	0,001	—	—	—	—	—	—

Примечание. а—48-часовая  $EC_{50}$ , б— $VC_1$ , j—ювенильная стадия, I<sub>1</sub>—первая возрастная стадия  $VC_1$ —личинки первого года жизни,  $VC_2$ —личинки второго года жизни, N—наяда, M—взрослые.

хлорорганические и фосфорорганические пестициды. Интенсивность применения последних с каждым годом возрастает не только из-за их меньшей персистентности, но и вследствие повышения устойчивости кровососущих насекомых к хлорорганическим соединениям. При обработке водоемов против комаров 5%-ным карбофосом (30 л/га) и 2,5 (60 л/га) отмечена гибель и полезных гидробионтов, в первую очередь *Cladocera* [Кербабаяев, Мальцман, 1970]. В парковые водоемы США в борьбе с *Aedes sp.* и *Culex territans* вносились бромфос и абат. На 4—5-й день после обработки наблюдалась 100%-ная гибель личинок комаров, куколки были живы. Вместе с тем бромфос оказался токсичным для личинок ручейников и стрекоз, а абат—для ветвистоусых и личинок ручейников [Porter, Gojmeras, 1969].

Поскольку основными местами выплода комаров, гнуса и других кровососущих насекомых являются мелководные места рек, озер, пойменные водоемы, используемые рыбой для нереста и на-



ТАБЛИЦА 3. Токсичность фосфорорганических и хлорорганических пестицидов для низших ракообразных (*Cladocera* и *Ostracoda*), 48-часовая  $EC_{50}$  при 15—21°C, мг/л [Johnson, Finley, 1980]

Пестицид	<i>Simonephalus serrulatus</i>	<i>Daphnia magna</i>	<i>Daphnia pulex</i>	<i>Cypridopsis vidua</i>
Малатион	0,004	0,001	0,002	0,047
Трихлорфон	0,0007	—	0,002	—
Фенитратион	—	0,011	—	—
Фентион	0,0006	—	0,0008	0,018
Метилпаратион	0,037	0,0001	—	—
Фосмет	—	0,006	—	—
Диазинон	0,071	—	0,0008	—
Алдрин	0,023	—	0,028	0,018
Гексахлоран	—	—	0,680	—
Гептахлор	0,047	—	0,042	—
Диэлдрин	0,240	—	0,190	—
ДДДТ	—	0,005	—	0,015
Хлордан	0,020	—	0,024	—
Линдан	0,520	—	0,460	—
Мирекс	0,100	1,0	0,100	—
Токсафен	0,019	—	0,142	—
Кепон	—	0,260	—	—
Гептахлор	0,047	—	0,042	—

Примечание.  $EC_{50}$  — иммобилизирующая концентрация.

ТАБЛИЦА 4. Токсичность фосфорорганических и хлорорганических пестицидов для высших ракообразных (*Amphipoda*, *Isopoda*, *Decapoda*), 96-часовая  $LC_{50}$  при 15—21°C, мг/л [Johnson, Fenley, 1980]

Пестицид	<i>Gammarus basciatus</i>	<i>Asellus breviceaudus</i>	<i>Orconectes nais</i>	<i>Palaemonetes kadiakensis</i>
Малатион	0,0008	3,0	0,180	0,090
Трихлорфон	—	—	—	—
Фенитротин	0,003	—	—	—
Фентион	—	1,8	0,050	0,010
Метилпаратион	0,004	—	0,015	—
Фосмет	0,002	0,090	—	—
Диазинон	0,0002	—	—	—
Алдрин	0,0043	—	—	0,050
Гептахлор	0,053	—	—	0,0018
Диэлдрин	0,640	0,005	0,740	—
ДДТ	0,001	0,004	0,018	—
Хлордан	0,040	—	—	—
Линдан	0,010	0,010	—	—
Токсафен	0,026	—	—	—

гула, то при обработке таких участков пестицидами могут гибнуть не только беспозвоночные, а также возможны случаи непосредственного отравления рыбы, проявления их гонадотропного и эмбриотоксического действия.

В природных водоемах типа луж испытано действие байтекса в концентрации 0,04, 0,004 и 0,0004 мг/л на ветвистоусых рачков (*Daphnia pulex*, *Chydorus*, *Ceriodaphnia*). Наиболее токсичен оказался байтекс для *D. pulex*. В водоеме с концентрацией 0,004 мг/л до обработки было 205,8 тыс. экз/м<sup>3</sup> *D. pulex*, через 1,5 ч после обработки численность данного вида снизилась до 12,6 тыс. экз/м<sup>3</sup>, а через 3,5 ч — до 8 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Уменьшение численности происходило в основном за счет крупных партеногенетических особей. В водоеме с концентрацией 0,0004 мг/л дафнии вновь появились через неделю после обработки в количестве 0,3 тыс. экз/м<sup>3</sup>, через 1 мес. — 8 тыс. экз/м<sup>3</sup>, что составило всего лишь 4,7% первоначальной численности [Филимонова, Лазарева, 1971].

Опасность фосфорорганических пестицидов усугубляется тем, что некоторые водные беспозвоночные совсем не избегают хлорофос (*Hirudo medisinialis*) или избегают в концентрации, в 1000 и 250 раз превышающей 48-часовую LC<sub>50</sub> (*Asellus aquaticus* и *Streptocephalus torvicornis*) [Тагунов, Флеров, 1978; Флеров, Лапкина, 1976; Флеров, Тагунов, 1978]. У группы реакция избегания хлорофоса наблюдается при 48-часовой LC<sub>100</sub> [Флеров, 1979]. Креветки (*Palaemonetes pugio*) не избегают малатион [Hansen et al., 1973], гамбузии избегают его только в острых концентрациях [Hansen et al., 1972]. Отмечено, что паратион в сублетальной концентрации (0,33 мг/л) подавлял двигательную активность карася. Снижалось общее число вхождений рыб в камеры и увеличивалось общее время прохождения пути [Rand, 1977].

Обладая слабой персистентностью, фосфорорганические соединения не способны накапливаться в гидробионтах в значительных количествах. При определении пестицидов в рыбе нагульных и выростных прудов Краснодарского края, региона интенсивного применения пестицидов, фосфорорганические пестициды регистрировались крайне редко, в основном в кишечнике и печени от 0,09 мг/кг до следов [Духовенко, Игнатова, 1979].

Не кумулируясь в организме в такой степени как хлорорганические, фосфорорганические пестициды проявляют длительный эффект действия, что обусловлено их способностью необратимо ингибировать жизненно важные ферменты, и в первую очередь ацетилхолинэстеразу мозга. Так, при прекращении контакта карпа с карбофосом в остролетальных концентрациях на стадиях интоксикации повышенная возбудимость и потеря рефлекса равновесия рыбы через несколько часов внешне не отличались от контрольных особей. Однако активность ацетилхолинэстеразы мозга к этому времени восстанавливалась частично, в среднем до 45%. Аналогичные результаты получены на рыбах, перенесенных в чистую воду на стадии потери чувствительности, интоксикация которых не

ТАБЛИЦА 5. Активность ацетилхолинэстеразы мозга, рыб, не отличающихся от контроля, после замены токсической среды чистой водой

Степень интоксикации	Время пребывания рыб в чистой воде, ч	Активность ацетилхолинэстеразы, % к контролю
LC <sub>50</sub> 50 мг/л		
Состояние повышенной возбудимости	1	49,8
Потеря рефлекса равновесия	1,5*	37,4
LC <sub>100</sub> 100 мг/мл		
Потеря рефлекса равновесия	6,5	45,0
Потеря чувствительности	24	43,3

\* Поведение рыб не отличается от контроля, но покровы более темные.

заканчивалась летальным исходом (табл. 5). Прирост скорости восстановления активности фермента, до исчезновения у рыб внешних симптомов отравления, наибольший. В дальнейшем он снижался в среднем до 0,1% ч (рис. 2). Во всех рассмотренных случаях интоксикации полное восстановление активности фермента продолжалось длительное время (10—20 сут.) [Козловская и др., 1982].

Сходные результаты получены при исследовании действия карбофоса в сублетальных концентрациях на другие виды рыб. Так, у ручьевой форели (*Salvelinus fontinalis*), радужной форели (*Salmo gairdnerii*), кижуча (*Oncorhynchus kitusch*) при 7—10-дневном воздействии карбофосом в концентрации 0,4—3,0 мг/л ацетилхолинэстераза мозга была снижена до 25, 45, 75% от уровня контроля для каждого вида. Исходная активность восстанавливалась, в зависимости от вида, на 25—42-й день [Post, Leasure, 1974]. У ушастого окуня (*Lepomis macrochirus*) в растворе карбофоса 0,1 мг/л при экспозиции 12 ч активность фермента снизилась на 82%, а у менее резистентного вида — черноголовой пимефалис (*Pimephales promelas*) в той же концентрации токсиканта при экспозиции 24 ч — только на 20%. При замене токсической среды чистой водой активность фермента восстанавливалась у черноголовой пимефалис за 8 сут., а у ушастого окуня — до 90% через 30 сут. [Weiss, 1961].

Пониженный уровень активности ацетилхолинэстеразы сохранялся в течение 8 дней у карпа после 48-часовой экспозиции в метамидофосе 20 мг/л [Chin, Sudderuddin, 1979]. У личинок севрюги (*Asipenser stellatus*), подвергавшихся воздействию метилнитрофоса в концентрации 0,01 и 0,1 мг/л, активность ацетилхолинэстеразы на 10-е сутки после замены токсических растворов чистой водой приблизилась к уровню контроля, но полностью не восстановилась [Прокопенко и др., 1976].

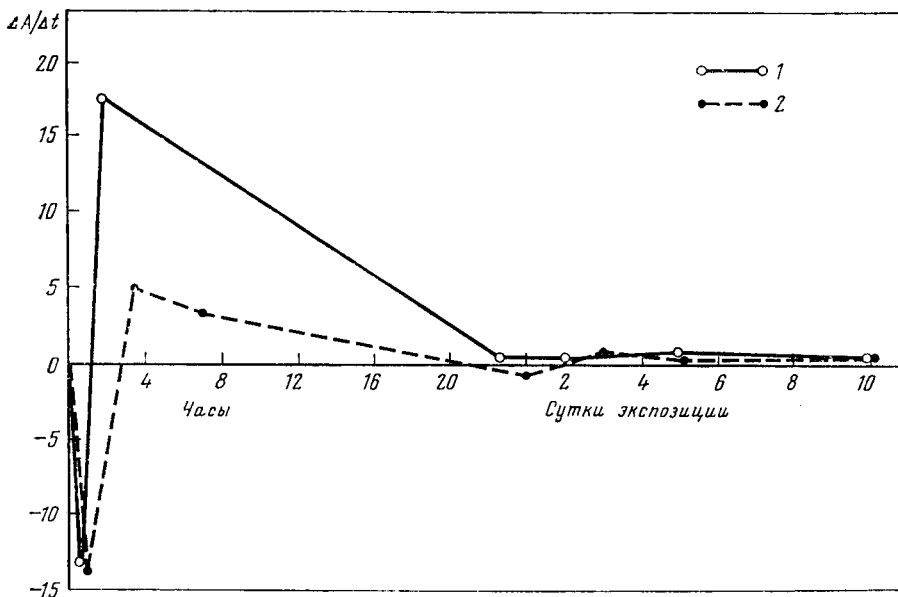


РИС. 2. Прирост активности ацетилхолинэстеразы мозга карпа после замены токсической среды чистой водой на стадии потери рефлекса равновесия

1 —  $LC_{50}$  50 мг/л; 2 —  $LC_{100}$  100 мг/л

Как в острых, так и в сублетальных концентрациях после прекращения воздействия токсического фактора у рыб длительное время сохраняется пониженная активность ацетилхолинэстеразы мозга. Поэтому периодическое воздействие на рыб хлорофосом вызывало с каждой дозой все большее угнетение ацетилхолинэстеразы, и рыбы гибли при суммарной концентрации 0,36 мг/л, меньшей, чем минимально летальная ( $LC_{100}$  при 24-часовой экспозиции — 5 мг/л;  $LC_{50}$  при 48-часовой экспозиции — 0,62 мг/л) (табл. 6) [Козловская, Флеров, 1981].

ТАБЛИЦА 6. Активность ацетилхолинэстеразы мозга окуня при периодическом внесении хлорофоса в аквариум

Дни наблюдений	Концентрация, мг/л	Активность фермента			Гибель рыб, %
		количество проб	$\mu$ АТХ, г/ч	% к контролю	
1	0,12	—	—	—	0
5	0,12	10	$339,3 \pm 0,94$	67,6	0
10	0,12	10	$207,7 \pm 0,42$	42,3	2
11	—	—	—	—	15
12	—	10	$147,6 \pm 0,64$	31,4	52
13	—	9	$140,2 \pm 0,58$	28,5	76
14	—	—	—	—	94
15	—	—	—	—	100

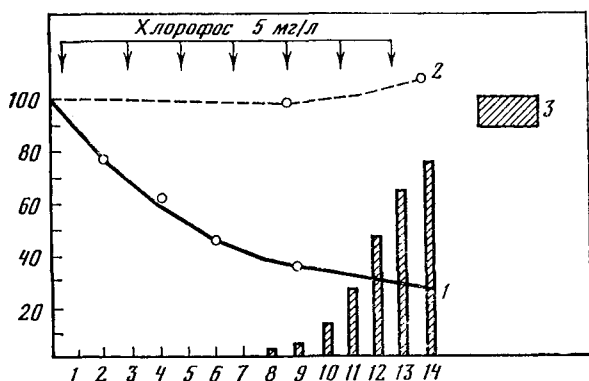


РИС. 3. Активность ацетилхолинэстеразы мозга (1), содержание коллагена позвоночника (2), гибель рыб (3) при интоксикации карася хлорофосом (суммарная доза 35 мг/л, экспозиция 14 сут.)

По оси ординат — процент к контролю, по оси абсцисс — сутки наблюдений

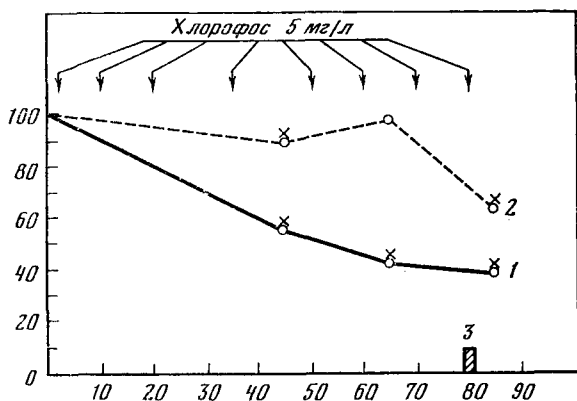


РИС. 4. Активность ацетилхолинэстеразы мозга (1), содержание коллагена позвоночника (2) и гибель рыб (3) при хронической интоксикации карася хлорофосом (85 сут.)

x — достоверное отличие от контроля ( $P \leq 0,01$ ), остальные обозначения те же, что и на рис. 3

Аналогичный результат получен на карпе. Ежедневное воздействие 1/10 48-часовой  $LC_{100}$  привело к более сильному токсическому эффекту, чем применение равной по силе разовой концентрации. Холинэстераза в первом случае была угнетена в большей степени [Козловская, Новичкова, 1979].

Острая токсичность хлорофоса для карася, 48-часовая  $LC_{100}$  — 150 мг/л. Воздействие токсикантом через день в концентрации 5 мг/л, в 30 раз меньшей остролетальной, также приводило к гибели рыб. При суммарной дозе 35 мг/л все рыбы погибли, активность ацетилхолинэстеразы мозга была снижена на 73,7% (рис. 3). Внесение в среду хлорофоса в количестве 5 мг/л один раз в 10—15 дней вызвало на 85-е сутки гибель 9% рыб. Однако у остальных рыб существенно снизилось содержание коллагена в позвоночнике, активность ацетилхолинэстеразы мозга была на уровне 55—37% к контролю (рис. 4). Коллаген — основной волокнистый белок всех позвоночных и большинства типов беспозвоночных. Уменьшение коллагена свидетельствует о замедлении роста и развития организма [Майер, Мерле, 1979].

Фосфорорганические соединения обладают суммирующим эф-

фектом действия за счет необратимого угнетения ацетилхолинэстеразы мозга, что вызывает гибель рыб, либо замедление их роста и развития.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате интенсивного применения фосфорорганических пестицидов в сельском и лесном хозяйстве, а также в целях борьбы с кровососущими насекомыми происходит периодическое попадание пестицидов в водоемы. В природных условиях создаются уровни загрязнения, оказывающие неблагоприятное воздействие на водных животных.

Фосфорорганические соединения высокотоксичны для водных беспозвоночных, и в первую очередь для планктонных организмов. Рыбы наиболее уязвимы для фосфорорганических пестицидов в эмбриональный (от момента оплодотворения до дробления и на этапе органогенеза), личиночный и мальковый периоды развития. Опасность фосфорорганических соединений усугубляется тем, что они почти не избегаются водными животными.

При замене хлорорганических пестицидов фосфорорганическими предполагалось, что последние из-за довольно низкой персистентности будут малоопасны для водных животных. Однако, не кумулируясь в организме в такой степени, как хлорорганические, они обладают длительным эффектом действия, обусловленным их способностью необратимо ингибировать ряд ферментов, и в первую очередь ацетилхолинэстеразу нервной системы. Проявляя суммирующий эффект действия, фосфорорганические пестициды при длительном или периодически повторяющемся воздействии малых концентраций не менее опасны, чем при острой интоксикации. Хроническая интоксикация, не вызывая гибели рыб, может оказывать влияние на их рост, замедляя синтез коллагена позвоночника.

К использованию и применению фосфорорганических соединений следует относиться с неменьшей осторожностью, чем к хлорорганическим. Попадая в водоемы, они могут значительно снижать рыбопродуктивность за счет уменьшения кормовой базы непосредственного воздействия на различные стадии развития рыб. Рациональное использование и регламентирование условий применения пестицидов позволят свести до минимума наносимый им ущерб.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андропова Т. А., Белянина С. И., Белявская Л. И.* и др. Влияние пестицидов на некоторые стороны биологии ведущих гидробионтов Волгоградского водохранилища.— В кн.: Проблемы водной токсикологии. Петрозаводск, 1975, ч. 1.
- Берсонова К. А., Кан Е. Е., Асанова Д.* Загрязнение коллекторных вод солями и пестицидами и их влияние на водоток.— В кн.: Исследования загрязнения внешней среды. Л.: Гидрометеоздат, 1976, с. 68—72.
- Бурковский А. Л., Вершинин П. В., Кондратьева В. В.* О токсичности некоторых

- фосфорорганических соединений для рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 98, с. 32—39.
- Врочинский К. К., Маковский В. Н.* Применение пестицидов и охрана окружающей среды. Киев: Вища шк., 1979. 208 с.
- Грищенко Л. И., Верховский А. П., Трондина Г. А.* Механизм действия бензофосфата (фозалона) на организм рыб.— В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига, 1976, вып. 6, с. 195—203.
- Гусева С. С.* Влияние фосфорорганических соединений на эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие карпа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 22 с.
- Духовенко Г. С., Игнатъева А. О.* Некоторые аспекты загрязнения открытых водоемов пестицидами, поступающими с сельскохозяйственных объектов.— В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по накоплению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 85—86.
- Духовенко Г. С., Игнатъева А. О.* Остаточные количества пестицидов в органах и тканях рыб в возрастном аспекте.— В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по накоплению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 83—84.
- Загордонец В. А.* К вопросу распределения и миграции фосфорорганических пестицидов в лесном биоценозе.— В кн.: Актуальные вопросы гигиены применения пестицидов в различных климато-географических зонах: Материалы выездной сессии ВНИИГИНТОКСа. Ереван, 9—11 сентября 1975 г. Ереван: Айастан, 1976, с. 54—57.
- Иванченко В. В.* Изучение динамики проникновения и сохранения фозалона в почве и возможности миграции инсектицида по цепи растения — вода — почва с осадками в условиях Саратовской области.— Тр. ИЭМ, 1978, вып. 9(82), с. 68—72.
- Кербабаев Э. Б., Мальцман Т. С.* Сравнительная оценка действия некоторых фосфорорганических пестицидов на водных животных.— В кн.: Вопросы водной токсикологии. М.: Наука, 1970, с. 116—121.
- Козловская В. И., Новичкова Н. С.* Влияние хлорофоса и полихлорпинена на эстеразы карбоновых кислот сыворотки крови карпа.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1980, № 46, с. 42—46.
- Козловская В. И., Степанова В. М., Чуйко Г. М.* Обратимость интоксикации карпа карбофосом.— В кн.: Реакции гидробионтов на загрязнение. М.: Наука, 1982.
- Козловская В. И., Флеров Б. А.* Фосфорорганические пестициды и их опасность для водных животных.— В кн.: Теоретические вопросы водной токсикологии. Л.: Наука, 1981, с. 77—87.
- Козловская В. И., Чуйко Г. М.* Холинэстеразы сыворотки крови рыб сем. Serrinidae с различной устойчивостью к хлорофосу.— В кн.: Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979, с. 32—41.
- Коровин В. И., Секущенко П. И., А. В. Коровин.* Фосфор и хлорорганический пестицидный сток реки Кубани.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. «Охрана воды от загрязнения ядохимикатами и удобрениями» М., 1976, с. 88—91.
- Костовецкий Л. И., Найштейн С. Я., Толстомятова Г. В., Гегринец Г. Я.* Гигиенические аспекты применения пестицидов на водосборных территориях водоемов.— Вод. ресурсы, 1976, № 1, с. 167—172.
- Майер Ф., Мерле П.* Коллаген и гидроксипролин в токсикологических исследованиях на рыбах.— В кн.: Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука, 1979, с. 310—319.
- Мельников Н. Н., Волоков А. И., Короткова О. А.* Пестициды и окружающая среда. М.: Химия, 1977. 240 с.
- Метелев В. В., Канаев А. М., Дзасохова Н. Г.* Водная токсикология. М.: Колос, 1971. 247 с.
- Орлова А. П.* Охрана водных ресурсов от загрязнения коллекторно-дренажными водами с хлопковых полей, содержащих ядохимикаты.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. «Охрана от загрязнения ядохимикатами и удобрениями». М., 1976, с. 47—50.
- Орлова А. П., Ярошенко Л. В.* К вопросу о загрязнении водных источников кол-

- лекторно-дренажным стоком с хлопковых полей.— В кн.: Тез. сообщ. Всесоюз. науч.-техн. совещ. «Разработка и организация комплекса водоохраных мероприятий». Харьков, 1973, с. 209—213.
- Поляков Ю. Н., Семененко А. Н., Сорбинов А. В.* и др. К вопросу об использовании сбросных вод рисовых систем для орошения овощей.— В кн.: Тез. сообщ. Всесоюз. науч.-техн. совещ. «Разработка и организация комплекса водоохраных мероприятий». Харьков, 1973, с. 214—216.
- Прокопенко В. А., Косинова Н. Р., Волюнская Э. М.* Некоторые особенности токсического действия метилнитрофоса и изофоса на личинок северюги *Asipenser stellatus*.— В кн.: Экспериментальная водная токсикология. Рига: Зинатне, 1976, вып. 6, с. 178—186.
- Тагунов В. Б., Флеров Б. А.* Реакции избегания токсических веществ у водяного ослика.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1978, № 39, с. 80—84.
- Филимонова Э. И., Лазарева Н. Б.* Действие различных концентраций байтекса на ветвистоусых раков (*Cladocera*, *Entomostraca*) в природных условиях.— В кн.: Материалы 16-й конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971, ч. 1, с. 321—323.
- Флеров Б. А.* Сравнительное изучение реакции избегания токсических веществ у водных животных.— В кн.: Физиология и паразитология животных. Л.: Наука, 1979, с. 81—87.
- Флеров Б. А., Лапкина Л. Н.* Избегание растворов некоторых токсических веществ медицинской пиявкой.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1976, № 30, с. 48—52.
- Флеров Б. А., Тагунов В. Б.* Анализ реакции избегания токсических веществ у жабронога *Streptocephalus torvicornis*.— Информ. бюл. ИБВВ АН СССР, 1978, № 40, с. 68—71.
- Beynon K. J.* Movement of chlorfenvinphos in soil.— *Pest Sontr.*, 1971, vol. 2, N 1, p. 1—4.
- Bilikova A.* Pesticidy v povrchocych vodceeh Slovenska.— *Vodni hospod.*, 1973, vol. 21, s. 10, s. 261—263.
- Chin Y. N., Sudderuddin K. I.* Effect of methamidophos on the growth rate and esterase activity of the common carp *Cyprinus carpio* L.— *Environ. Pollut.*, 1979, vol. 18, p. 213—220.
- Hansen D. J., Matthews E., Nall S. Z., Dumaz D. P.* Avoidance of pesticides by untrained mosquitofish, *Gambusia affinis*.— *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.*, 1972, vol. 8, N 1, p. 46—51.
- Hansen D. J., Schimmel S. C., Keltner Jr. M.* Avoidance of pesticides by grass shrimp (*Palaemonetes pugio*).— *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.*, 1973, vol. 9, N 3, p. 125—133.
- Johnson W. W., Finley M. L.* Handbook of acute toxicity of chemicals to fish and aquatic invertebrates. United States department of the interior fish and wildlife service resource publication 137. Wash. (D. C.), 1980. 98 p.
- Klaverkamp I. F., Duangsawasdi M., Macdonald W. A., Majewski H. S.* An evaluation of fenitrothion toxicity in four life stages of rainbow trout, *Salmo gairdneri*.— In: Aquatic tox and Hazard Evaluation Proceed. First Ann. Symp. on Aquatic. Tox. ASTM 25—26 Oct. 1976. 1976, p. 231—240.
- Porter, Vojtegas.* Цит. по: *Алексеев В. А., Лесников Л. А.* Пестициды и их влияние на водные организмы.— Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 1921, с. 8—94.
- Post G., Leasure R. A.* Sublethal effect of malathion to three salmonid species.— *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.*, 1974, vol. 12, N 3, p. 312—319.
- Rand G. M.* The effect of exposure to a subacute concentration of parathion on the general locomotor behavior of the goldfish.— *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.*, 1977, vol. 18, N 2, p. 259—266.
- Weiss C.* Physiological effect of organic phosphorus insecticides on several species of fish.— *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1961, vol. 90, p. 143—152.



# СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩ

Л. А. КУДЕРСКИЙ

Гидростроительство на реках и озерах, независимо от стоящих перед ним целей (энергетика, транспорт, лесосплав, ирригация, питьевое водоснабжение и т. д.) как правило, приводит к появлению водоемов нового типа — водохранилищ. По характеру водного режима и некоторым другим параметрам они отличаются как от исходных рек, так и от водоемов замедленного стока — озер [Авакян, Шарاپов и др., 1979; Вендров, 1959; Инженерно-географические проблемы..., 1972; Лигун и др., 1977]. В силу указанных отличий водохранилища выделяются в самостоятельный тип внутренних водоемов. Они отличаются от рек и озер также рядом биолого-продукционных особенностей, достаточно подробно изученных для больших равнинных водохранилищ, что нашло выражение в многочисленных частных работах и отдельных сводках [например, Гидробиологический режим Днепра..., 1967; Лапицкий, 1970; Рыбинское водохранилище..., 1972; Киевское водохранилище..., 1972; Саратовское водохранилище, 1973; Волгоградское водохранилище, 1976; Волга и ее жизнь, 1978; и др.].

Все большие и многие малые водохранилища, независимо от целевого назначения, исходя из которого они проектируются и строятся, относятся к категории рыбохозяйственных водоемов. Рыбное хозяйство — единственная отрасль, которая помимо желания ведомств, создающих водохранилища, оказывается неизбежной составной частью комплекса отраслей народного хозяйства, заинтересованных в эксплуатации ресурсов каждого из этих водоемов.

Из этого положения следуют два вывода, имеющие принципиальное значение для проблемы рыбохозяйственного освоения водохранилищ. Во-первых, все водопользователи, даже в том случае, когда они являются основными потребителями водных ресурсов, вынуждены считаться с интересами рыбного хозяйства и в той или в иной степени учитывать их в своей повседневной деятельности.

Во-вторых, рыбное хозяйство на водоемах рассматриваемого типа оказывается многообразным по своему характеру, по набору методов и приемов, позволяющих с максимальной эффективностью использовать протекающие биологические процессы для получения хозяйственно ценных биопродуктов. Одни подходы оказываются приемлемыми при рыбохозяйственном освоении больших равнинных водохранилищ, другие — горных водохранилищ, третьи — водохранилищ с большими сезонными и суточными («пиковый» режим) сработками уровней воды. Многие малые водохранилища целесообразно эксплуатировать по типу нагульных водоемов. Ряд специфических черт свойствен рыбному хозяйству водоемов-охла-

дителей, подогреваемых сбросными водами электростанций. К сожалению, в литературе пока отсутствуют общие разработки и классификации путей и методов развития рыбного хозяйства применительно к различным по режимным характеристикам типам водохранилищ. Создавшееся положение затрудняет как работу проектировщиков, намечающих пути развития рыбной отрасли на вновь создаваемых водохранилищах, так и специалистов рыбного хозяйства, не всегда представляющих достаточно четко потенциальные возможности таких водоемов.

Несмотря на отмеченные особенности, рыбное хозяйство на водохранилищах является одним из динамичных направлений этой отрасли, непрерывно увеличивающим масштабы производства. Площадь подобных водоемов, имеющих рыбохозяйственное значение, за последние 30 лет в целом по СССР возросла с 1,9 млн. га в 1951 г. до 7,1 млн. га в 1980 г. [Кудерский, 1981]. Параллельно увеличению акватории уловы рыбы за этот период увеличились более чем в 7 раз и составляли:

Годы	Тыс.т.	% от общих уловов в озерах, реках и водохранилищах
1951—1955	8,0	4,3
1956—1960	23,7	12,5
1961—1965	44,3	20,6
1966—1970	55,5	30,0
1971—1975	65,6	33,0
1976—1980	59,4	31,1

В 1981 г. в водохранилищах СССР было добыто 57,4 тыс. т рыбы, что составило 29,2% общих уловов в озерах, реках и водохранилищах. Таким образом, на долю рассматриваемых водоемов в последние пятилетия приходится около трети уловов пресноводной рыбы. В перспективе ожидается дальнейшее увеличение добычи рыбы в связи с вступлением в строй новых водохранилищ, а также благодаря расширению объемов рыбоводных работ.

Однако роль рыбного хозяйства не ограничивается только производством продукции, удовлетворяющей потребности в пищевом животном белке. Она значительно шире. В последнее время все в большей степени начинает осознаваться, что рыба и рыбное хозяйство имеют более многообразное межотраслевое значение. В некоторых отношениях в ближайшем будущем это значение может даже превысить прямую роль рыбы как пищевого продукта. Приведем некоторые примеры. Прежде всего деятельность рыбного хозяйства относится к факторам, повышающим эффективность функционирования совокупности отраслей в целом, эксплуатирующих водоем. Кроме того, высокоразвитое рыболовство частично компенсирует убытки от заливания продуктивных сельскохозяйственных угодий. Рыбохозяйственное освоение мелководий позволяет в определенной степени уменьшить отрицательный эффект невыгодного соотношения площади энергетических водохранилищ к их объему или единице энергетической мощности [Макаров, 1973;

Кудерский, 1977). Рыбное хозяйство выступает в роли деэтрофизатора (Никольский и др., 1976], так как вместе с выловленной рыбой из водоемов удаляется значительная масса биогенных элементов, неуправляемое накопление которых приводит к такому нежелательному явлению, как антрополическая эвтрофикация и сопутствующему ей изменению качества водных масс. В водоемах—охладителях рыбы (растительнойные виды) выполняют функцию биологического мелиоратора, сокращая продукцию фитопланктона и макрофитов. Тем самым производится не только рыбная продукция, но и улучшаются экономические показатели работы электростанций [Веригин, 1963; Кубрак, Статова, 1972]. Рыба в этом случае оказывается необходимым элементом технологического процесса производства электроэнергии. Можно сослаться и на такой уникальный пример непредвиденного положительного эффекта от рыболовства. В Средней Азии вода, используемая для полива полей, затем сбрасывается в бессточные котловины, образуя своеобразные искусственные водоемы. В них достаточно быстро стихийно формируются запасы рыб, используемые затем промыслом.

Учитывая положительный межотраслевой эффект от деятельности рыбного хозяйства, при проектировании водохранилищ необходимо предусматривать развитие этой отрасли не только в порядке компенсации прямого и косвенного ущерба, наносимого рыбным запасам, но и в качестве мероприятия, непосредственно повышающего общехозяйственную эффективность гидростроительства. Имея представление о месте рыбного хозяйства в системе отраслей, эксплуатирующих водохранилище, необходимо еще на стадии проектирования гидросооружений предусматривать комплекс мероприятий по его развитию в будущем водоеме в органической связи с другими направлениями использования водных ресурсов.

При возникновении водохранилищ условия обитания водных организмов в них значительно отличаются от исходных водоемов. Особенно существенные изменения имеют место при строительстве водохранилищ на реках. В новом водоеме проявляется действие ряда факторов, определяющих не только особенности среды обитания организмов, но и ход продукционных процессов. Возникновение водохранилища обычно сопровождается увеличением его биологической продуктивности по сравнению с исходным водоемом. Это явление П. Л. Пирожников [1971] обозначил как биопродукционный эффект подпора. В общем виде этот эффект проявляется в двух формах: как валовое увеличение продукции водных организмов (в том числе рыб) в связи с возрастанием акватории и как удельное увеличение продукции, выражаемое показателями, отнесенными к единице объема водной массы или к единице площади водоема (или его отдельной части).

Биопродукционный эффект подпора определяется рядом факторов, которые мы подразделяем на постоянно действующие, длительного действия и переменные [Кудерский, 1977]. К первым нами были отнесены изменения величины акватории водоема, сте-

пени водообмена, динамики водных масс, термического режима, гидрохимического режима, характера грунтов. К длительно действующим факторам относятся переформирование берегов и грунтов в береговой зоне и на мелководьях, минерализация органических веществ затопленных почв, лугов и болот, исчезновение кустарников и лесов. Из переменных факторов наибольшее значение имеют качество водных масс и уровенный режим. Приведенную классификацию факторов, определяющих величину и характер проявления биопродукционного эффекта в водохранилищах, целесообразно дополнить анализом некоторых биологических явлений.

Прежде всего необходимо рассмотреть процесс формирования фауны рыб. Обычно это явление принято трактовать как преобразование ихтиофауны реофильного типа, свойственного исходным речным участкам, в лимнофильный тип, характерный уже для водоемов замедленного стока. В целом такой анализ отвечает объективному ходу формирования ихтиофауны водохранилищ. Однако он не в полной мере вскрывает преобразования биопродукционных явлений. В сбалансированных природных водных экосистемах относительно полно согласованы между собой различные звенья биопродукционного процесса. В частности, наблюдается определенное соответствие между продукцией органического вещества и его потреблением на отдельных уровнях экологической пирамиды или отдельных звеньях трофической цепи. К подобным сбалансированным системам могут быть отнесены речные экосистемы. В них в связи со слабым развитием планктона (как фито-, так и зоопланктона) в составе ихтиофауны преобладают (исключая проходные виды) преимущественно рыбы бентофаги и хищники. Потребителями планктона обычно оказываются молодь рыб и некоторые мелкие виды. Специализированные рыбы планктофаги в больших равнинных реках европейской части страны и Сибири (исключая Амур), как правило, отсутствуют или представлены таким видом, как синец. Такая особенность ихтиофауны рек обусловлена прежде всего длительным процессом взаимной адаптации организмов, протекающем на протяжении больших отрезков времени.

При преобразовании речных участков в водохранилища в последних оказываются те же виды рыб, которые встречались в речной системе. Таким образом, уже на первых этапах формирования органического мира водохранилищ (создаваемых на больших равнинных реках) в их фауне оказываются в дефиците специализированные рыбы планктофаги, что приводит к снижению общей рыбопродуктивности. Потребление планктона молодь и мелкими видами рыб и через них промысловыми хищниками не может компенсировать отмеченную отрицательную черту водохранилищной ихтиофауны. Более того, в этом случае удлиняются пищевые цепи и происходит значительная потеря энергии в трофических процессах. Сказанное наглядно подтверждается данными табл. 1, в которой приведены уловы различных групп рыб в некоторых волжских водохранилищах и на тех же участках Волги до зарегулирования.

ТАБЛИЦА 1. Уловы рыбы в водохранилищах и Волге до гидростроительства, %

Группа рыб	Куйбышевское водохранилище в Татарской АССР		Волгоградское водохранилище	
	Волга, 1930— 1931 гг., Логашев, 1933	водохранилище, 1970 г. Кораблев, 1972	Волга, 1954— 1957 гг. Яковлева, 1960	водохранилище, 1975 г. Рыбохозяйственное освоение... 1980
Осетровые	8,7	0,9	—	—
Лещ	10,1	33,4	23,1	37,8
Судак	2,5	7,5	12,4	7,2
Щука	4,8	6,6	9,7	—
Прочие крупночастиковые	17,1	4,7	20,7	18,0
Мелкий частик	56,8	46,9	24,1	37,0

Размеры потерь, которые несет рыбное хозяйство из-за отсутствия в ихтиофауне водохранилищ промысловых рыб планктофагов, наглядно видны из табл. 2 [Кудерский, 1974, 1977а]. При близких показателях удельного веса в уловах мелкого частика в водохранилищах почти нет рыб планктофагов, в то время как в крупных озерах на долю этих видов приходится до 43,3% общего вылова. Подобная картина наблюдается и в некоторых сибирских водохранилищах [Шимановская и др., 1977].

Отмеченное различие в соотношении отдельных биологических групп рыб в водохранилищах и крупных озерах обусловлено тем, что в последних рыбное хозяйство имеет дело со сбалансированными в продукционном отношении водными экосистемами. Отсутствие в водохранилищах промысловых рыб планктофагов в ряде случаев «исправляется» стихийно за счет саморасселения снетка (Рыбинское водохранилище), а также тюльки (Куйбышевское, Камское, Днепродзержинское водохранилища) [Шаронов, 1971; Кудерский, 1975; Пушкин, Антонова, 1977]. Лишь в отдельных водохранилищах большой численности достигает аборигенный планктофаг — синец (Цимлянское, Кременчугское, Киевское водохранилища — Шимановская и др., 1977). В некоторых водохранилищах отмечается переход бентофагов на питание зоопланктоном. Так, в Куйбышевском и Рыбинском водохранилищах зоопланктон нередко поедается крупным лещом [Ключарева, 1960; Платонова, 1966].

Не исключено, что при формировании фауны беспозвоночных в водохранилищах может складываться обстановка, подобная описанной выше для рыб. Свидетельством этому могут служить изменения ареалов отдельных видов беспозвоночных в бассейне Волги под влиянием гидростроительства [Мордухай-Болтовской, Дзюбая, 1976; Николаев, 1980].

Отмеченная несбалансированность водных экосистем является характерной чертой биологии водохранилищ. При этом степень

ТАБЛИЦА 2. Уловы различных групп рыб в волжско-камских водохранилищах и крупных озерах Северо-Запада европейской части СССР, %

Водоем	Биологические группы рыб			Мелочь III группы
	планктофаги	бентофаги	хищники	
Водохранилища				
Иваньковское (1962—1970 гг.)	—	51,5	4,5	44,0
Рыбинское (1961—1970 гг.)	12,5	51,3	32,4	3,8
Горьковское (1961—1970 гг.)	1,5	64,3	29,3	4,9
Куйбышевское (1961—1970 гг.)	—	37,1	20,6	42,3
Волгоградское (1961—1970 гг.)	—	48,8	24,2	27,0
Камское (1961—1970 гг.)	—	66,6	23,2	10,2
Крупные озера				
Белое (1939—1954 гг.)	43,3	22,6	28,4	5,7
Селигер (1957—1962 гг.)	30,4	28,5	3,3	32,8
Ильмень (1961—1970 гг.)	40,3	17,9	24,4	17,3
Псковско-Чудское (1950—1959 гг.)	38,7	17,1	19,0	30,2

дисбаланса, по-видимому, неодинакова на различных этапах становления органического мира нового водоема. В наибольшей мере она проявляется на первом этапе формирования равнинных водохранилищ и внешне выступает в виде так называемого «экологического взрыва». В этот период разрушается большинство сложившихся связей между организмами и их средой и между самими организмами, в биотический круговорот вовлекаются огромные массы органического вещества и биогенных элементов с затопляемых территорий, резко снижается степень конкурентных взаимоотношений между рыбами и, что особенно важно, между их молодью, ослабляются связи типа хищник — жертва, фитофильные виды рыб получают возможность осваивать для размножения первые заливаемые водой огромные площади бывшей суши, покрытые сухопутной растительностью.

Однако такое положение крайнего дисбаланса продолжается относительно недолго, и органический мир водохранилищ, пройдя ряд этапов, в конечном итоге приобретает некоторые специфические для этих водоемов черты. Тем не менее экосистемы и на этом уровне продолжают обычно оставаться в несбалансированном состоянии. Обусловлено это двумя причинами. Прежде всего режим эксплуатации водохранилищ обычно неустойчив, незаконномерен в отличие от течения природных явлений. Поэтому условия обитания организмов постоянно отклоняются от средних характеристик, вызывая соответствующие преобразования всей экосистемы в целом. Во-вторых, несбалансированность водных экосистем водохранилищ является следствием их молодости. В связи с коренным преобразованием природы исходных водоемов [Авакян, 1982]

населяющие водохранилища организмы попадают в условия, отличающиеся по отдельным показателям от тех, к которым они адаптировались в ходе длительного эволюционного процесса. В то же время срок существования водохранилищ невелик, и животные и растительные организмы не успевают выработать системы специальных адаптаций к условиям среды этих своеобразных водоемов. Наиболее старые водохранилища типа заводских прудов существуют в нашей стране с начала XVIII в. [Алешин и др., 1939]. Тогда же появились первые водохранилища, созданные на базе озер [Александров и др., 1959]. Однако массовое строительство этих водоемов, особенно крупных, приурочено к предвоенному и послевоенному периодам, когда были созданы многие из них на Волге, Днестре, Дону, Ангаре, Каме и др., а также на базе озер Карелии и Кольского полуострова. Таким образом, длительность существования наиболее старых водохранилищ не превышает 200—250 лет, причем большинство из них имеет время существования, исчисляемое всего несколькими десятками лет. Этот отрезок по существу оказывается мгновением в масштабе времени, которым измеряются темпы эволюционных преобразований органического мира. Ряд особенностей биологических явлений в водохранилищах в известной степени оказывается следствием отмеченного временного фактора. Наиболее ярким из них и пока недостаточно изученным следует считать процесс микроэволюционных преобразований, захватывающий многие виды рыб, заселяющих водохранилища.

Как отметили П. А. Дрягин [1961а, б], П. А. Дрягин, Г. П. Кожевников [1974], в водохранилищах наблюдаются изменения ряда признаков рыб, в том числе поведения, различных сторон биологии, численности. Возникают заново отдельные локальные стада рыб в соответствии с неоднородностями условий среды в различных частях водоема. Иными словами, в водохранилищах, особенно на первых этапах их становления, имеют место типичные микроэволюционные явления в виде интенсивного процесса становления местных популяций рыб, возникающих путем реформирования исходных речных популяций, а также биологического потенциала стихийных вселенцев и акклиматизантов. Но в отличие от естественных водоемов (реки, озера) местные популяции водохранилищных рыб менее стабильны по совокупности морфофизиологических показателей в связи с неустойчивостью режима водохранилищ, обусловленного необходимостью удовлетворять меняющиеся потребности участников водохозяйственных комплексов.

Протекающие в водохранилищах микроэволюционные процессы проявляются на двух уровнях: межводохранилищном и внутриводохранилищном. Межводохранилищные микроэволюционные процессы можно наглядно проиллюстрировать на примере снетка и тюльки. Оба эти вида до гидростроительства в Средней и Верхней Волге не обитали и появились здесь после возникновения водохранилищ. При этом расселение снетка происходило из белозерского, тюльки — из каспийского центров саморасселения (Кудер-

ский, 1975). Несмотря на то, что сеток волжских водохранилищ представляет собою производное белозерского сетка, в разных водохранилищах сформировались местные популяции этой рыбы, отличающиеся друг от друга по многим признакам. Так, сеток Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ различается по продолжительности жизни, темпу роста, характеру питания, морфометрическим признакам [Володин и др., 1974]. Точно так же отмечаются различия между тюлькой Куйбышевского и Воткинского водохранилищ [Пушкин, Антонова, 1977], которые следует рассматривать в качестве местных популяций этого вида.

Внутриводохранилищные микроэволюционные явления выступают как процесс формирования локальных стад отдельных видов рыб в различных участках одного и того же водохранилища. Указанное явление исследовалось рядом авторов на примере леща. Было показано, что этот вид образует в Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском водохранилищах несколько локальных стад [Поддубный, 1971; Лесникова, 1964, 1965; Кузнецов, 1974, 1978; Лукин, Данилов, 1977]. Выделенные стада различаются по многим экологическим и морфологическим показателям: местам, срокам и температурным условиям нереста, возрастному и размерному составу, характеристике роста, отдельным морфологическим признакам и др.

Однако рассматривая имеющиеся данные по описанию внутриводохранилищных локальных стад рыб, можно прийти к выводу, что в них, в отличие от естественных водоемов, этот процесс нередко не находит достаточно полного завершения. Последнее связано с постоянно происходящими резкими изменениями основных параметров водохранилищ и прежде всего уровня воды. Колебания последнего приводят к значительным изменениям общей величины акватории, размеров мелководной зоны, режима проточности на отдельных участках, что вызывает нарушение границ между отдельными стадами и их взаимное перемешивание. Возможно, что благодаря высокой изменчивости режимных параметров гетерогенность отдельных стад водохранилищных рыб окажется выше, чем в реках и озерах. К сожалению, процесс распада водохранилищных популяций рыб на отдельные локальные стада пока что изучен недостаточно полно и подобным исследованиям не придается необходимое общетеоретическое значение. Между тем эти явления могут дать богатый материал для расшифровки особенностей микроэволюционных преобразований в популяциях низших водных животных.

Приведенные соображения о ходе формирования фауны рыб в равнинных водохранилищах и микроэволюционных процессах в популяциях населяющих их промысловых рыб имеют большое значение для развития рыбного хозяйства. Прежде всего со всей очевидностью подтверждается неоднократно приводимое в литературе мнение о необходимости активного вмешательства в ход формирования фауны рыб во вновь возникающих водохранилищах. Для наиболее полного использования биопродукционного потен-



циала этих водоемов в них целесообразно иметь такой видовой состав рыб, который с максимальной полнотой мог бы потреблять кормовые ресурсы всех уровней: фито- и зоопланктон, бентос, мелкие виды рыб. Как видно, требуемый видовой состав промысловых рыб не может возникнуть стихийно и должен быть сформирован путем выполнения мелиоративных, рыбоводных и акклиматизационных мероприятий. Необходимый набор видов рыб может быть сформирован частично за счет аборигенной фауны исходного водоема (реки, озера), частично за счет осуществления необходимых акклиматизационных работ. Для практического выполнения последних на водохранилище должны строиться рыбоводные предприятия.

Для рыбохозяйственной оптимизации биопродукционного процесса в водохранилища необходимо вселять первичноводных кормовых беспозвоночных. Последнее мероприятие успешно осуществлено на ряде водохранилищ (Цимлянское, Волгоградское, Куйбышевское, Горьковское) и, как показывает практика, дает значительный промысловый эффект.

Большое значение для рациональной эксплуатации рыбных ресурсов водохранилищ имеет рассмотренная проблема биологической разнокачественности рыб. Промысел, рыбоводные и охранные мероприятия в их рациональной форме осуществляются с учетом обитания в водоемах не единой популяции, а ряда сосуществующих локальных стад рыб. Такой подход позволяет организовывать добычу с наименьшим ущербом для рыбных запасов. Пока что при составлении лимитов возможного вылова ценных промысловых рыб это явление обычно во внимание не принимается.

На водохранилищах в силу таких объективных факторов, как особенности режима и вытекающие отсюда особенности биопродукционного процесса, возникает самостоятельное направление рыбного хозяйства, отличающееся от традиционного озерного и речного рыболовства рядом специфических черт. В практической деятельности это обстоятельство обычно не учитывается, и работа отрасли часто осуществляется по образцам, сложившимся применительно к естественным водоемам. Тем не менее есть все основания акцентировать внимание на этом вопросе.

Наиболее характерной чертой водохранилищного рыбного хозяйства следует считать потребность в больших объемах различного рода рыбоводно-мелиоративных работ. Эта потребность вытекает из самой природы водохранилищ, о чем частично речь шла выше. Рыбоводно-мелиоративные мероприятия необходимо осуществлять на всех стадиях развития водоема: в период подготовки зоны залития, на первых этапах существования водоема, в процессе последующей эксплуатации биологических ресурсов [Кудерский, 1972]. Конечное их назначение сводится к обеспечению максимально полного использования продукционных возможностей водоема для производства товарной рыбной продукции.

Рыбоводно-мелиоративные мероприятия включают:  
улучшение условий естественного воспроизводства запасов

промысловых рыб (мелиорация нерестовых площадей, создание нерестилищ с регулируемым уровнем, установка искусственных нерестилищ и т. п.);

акклиматизацию промысловых рыб и кормовых беспозвоночных; искусственное (заводское) воспроизводство запасов ценных видов промысловых рыб;

биологическую мелиорацию водоемов (отлов малоценных видов рыб и другие методы борьбы с ними; борьба с нежелательными видами беспозвоночных).

Для осуществления таких работ в составе рыбохозяйственных предприятий на водохранилищах должны создаваться машинно-мелиоративные станции, нерестово-вырастные хозяйства, рыбоводные заводы, акклиматизационные станции.

Следующей важной чертой, характерной для водохранилищного рыбного хозяйства, является большая зависимость его, по сравнению с речным и озерным рыболовством, от деятельности на водоеме других отраслей народного хозяйства. В наибольшей степени эффективность рыбного хозяйства на водохранилищах определяется гидроэнергетикой и отъемом воды (в южных зонах страны) для нужд сельского хозяйства. Эти вопросы достаточно полно освещены в имеющейся литературе<sup>1</sup>. В настоящем сообщении необходимо отметить лишь одну сторону этого явления, обычно ускользающую от внимания специалистов. Рыбное хозяйство на водохранилищах для сохранения показателей своей деятельности (прежде всего общего улова рыбы и его качественного состава) вынуждено постоянно осуществлять значительный объем мероприятий по компенсации влияния других водопользователей на рыбные запасы. С этой целью на водохранилищах должна быть создана необходимая рыбоводная и производственно-техническая база.

Нейтрализация помех от деятельности других отраслей и выполнение необходимых объемов рыбоводно-мелиоративных работ позволят повысить промысловую продуктивность водохранилищ и увеличить в них производство товарной рыбы с использованием естественной кормовой базы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А. Б. Водохранилище и окружающая среда. М.: Знание, 1982.
- Авакян А. Б., Шарапов В. А., Шапиро Д. Н. Требования отраслей водного хозяйства к режиму пусков и уровней и рекомендации по улучшению комплексного использования водохранилищ.— Тр. Коорд. совещ. по гидротехнике, 1970, вып. 59.
- Авакян А. Б. и др. Водохранилища мира. М.: Наука, 1979.
- Александров Б. М., Гордеев О. Н., Заболоцкий А. А. Лимнологический очерк озера Лососиного.— Учен. зап. Карельск. пед. ин-та, 1959, т. 7.
- Алешин Г. В., Померанцев Г. П., Троицкая В. И. Рыбохозяйственная характеристика водоемов Свердловского промузла.— Тр. Уральск. отд-ния ВНИОРХ, 1939, т. 1.

<sup>1</sup> Вопросы оптимизации уровня режима рассматриваются, в частности, в следующих статьях: Тюрин, 1961; Авакян и др., 1970; Сухойван, 1973; Кудерский, 1974, 1975а и др.

- Вендров С. Л.* О масштабах преобразования природы крупными водохранилищами.— Изв. Всесоюз. географ. о-ва, 1959, т. 91, вып. 4.
- Веригин Б. В.* Проблемы биологической мелиорации водоемов-охладителей тепловых электростанций и их рыбохозяйственного использования.— В кн.: Матер. Всесоюз. совещ. по рыбохозяйственному освоению растительных водоемов — белого амура и толстолобика в водоемах СССР. Ашхабад, 1963.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978.
- Волгоградское водохранилище.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1976, т. 14.
- Володин В. М., Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е.* Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек.— Тр. ИБВВ АН СССР, 1974, вып. 28(31).
- Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев: Наук. думка, 1967.
- Дрягин П. А.* Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50.
- Дрягин П. А.* Биологические основы направленного формирования рыбных ресурсов в водохранилищах.— В кн.: Тр. Всесоюз. совещ. по биологическим основам рыбохозяйственного освоения водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1961а.
- Дрягин П. А., Кожевников Г. П.* Биологический прогресс некоторых видов рыб в водохранилищах СССР и его рыбохозяйственное значение.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 95.
- Инженерно-географические проблемы проектирования и эксплуатации крупных равнинных водохранилищ. М.: Наука, 1972.
- Киевское водохранилище: Гидрохимия, биология, продуктивность. Киев: Наук. думка, 1972.
- Ключарева О. А.* Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвин. заповедника, 1960, вып. 6.
- Кораблев И. П.* Организация рыболовства.— Тр. Татар. отд-ния ГосНИОРХ, 1972, вып. 12.
- Кубрик И. Ф., Статова М. П.* Акклиматизация растительных водоемов в водоеме-охладителе Молдавской ГРЭС.— В кн.: Акклиматизация растительных водоемов в водоемах СССР. Кишинев, 1972.
- Кудерский Л. А.* Основные принципы ведения рационального рыбного хозяйства на водохранилищах.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 77.
- Кудерский Л. А.* О рыбных ресурсах водохранилищ Волжско-Камского каскада.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 95.
- Кудерский Л. А.* О саморасселении рыб во внутренних водоемах.— Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 103.
- Кудерский Л. А.* Проблемы развития рыбного хозяйства в водохранилищах бассейна реки Волги.— В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: Наука, 1975а, сб. 14.
- Кудерский Л. А.* Влияние гидростроительства на рыбное хозяйство.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 115.
- Кудерский Л. А.* Пути повышения рыбопродуктивности водохранилищ волжско-камского каскада.— Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ, 1977а, т. 1.
- Кудерский Л. А.* Современное состояние и пути развития рыбного хозяйства в озерах и водохранилищах.— Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1981, вып. 171.
- Кузнецов В. А.* Элементы дифференцировки в популяциях промысловых рыб Куйбышевского водохранилища в период размножения.— Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 95.
- Кузнецов В. А.* Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. Казань: Изд-во КГУ, 1978.
- Лапццкий И. И.* Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище.— Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1970, т. 4.
- Лесникова Т. В.* О группировках леща в Горьковском водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 57.
- Лесникова Т. В.* К вопросу о неоднородности стада леща в Горьковском водохранилище.— Изв. ГосНИОРХ, 1965, т. 59.

- Лигун О. С., Макаров А. И., Смирнова М. Е.* Экономико-экологическая оценка последствий создания ТЭС и водохранилищ. М., 1977.
- Логашев М. В.* Рыбное хозяйство реки Волги в границах Татарской республики.— Изв. ВНИОРХ, 1933, т. 17.
- Лукин А. В., Данилов Н. Н.* К биологической неоднородности локальных популяций рыб Средней Волги и Куйбышевского водохранилища.— В кн.: Закономерности формирования фауны Куйбышевского водохранилища. Казань: Изд-во КГУ, 1977.
- Макаров А. И.* Некоторые вопросы повышения экономической эффективности комплексного использования водохранилищ.— Тр. коорд. совещ. по гидротехнике, 1973, вып. 83.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А.* Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976.
- Николаев И. И.* К теории экологического прогнозирования лимнических экосистем.— Водные ресурсы, 1980, № 5.
- Никольский Г. В., Поддубный А. Г., Фортунатов М. А.* Рыбное хозяйство как необходимый элемент комплексного использования водохранилищ.— В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976.
- Пирожников П. Л.* Биопродукционный эффект подпора крупных рек и его рыбохозяйственное значение.— В кн.: Волга-1: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев: Кн. изд-во, 1971.
- Платонова О. П.* Питание бентосоядных рыб Куйбышевского водохранилища.— Учен. зап. Казан. ун-та, 1966, т. 123, кн. 7.
- Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971.
- Пушкин Ю. А., Антонова Е. Л.* Тюлька как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ.— Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ, 1977, т. 1.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972.
- Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980.
- Саратовское водохранилище.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1973, т. 12.
- Сухойван П. Г.* Требования рыбного хозяйства к режиму водохранилищ европейской части СССР.— Тр. коорд. совещ. по гидротехнике, 1973, вып. 83.
- Тюрин П. В.* Влияние уровня режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов.— Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50.
- Шаронов И. В.* Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги.— В кн.: Волга-1: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев: Кн. изд-во, 1971.
- Шимановская Л. Н., Чистобаева Р. Е., Танасийчук Л. Н., Новикова Г. А.* Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971—1975 гг.— Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 126.
- Яковлева А. Н.* Характеристика запасов рыб реки Волги в зоне Сталинградского водохранилища.— Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1960, т. 6.

# СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . . . . .	5
<i>Н. В. Буторин.</i> Абиотические факторы продуктивности водохранилищ . . . . .	8
<i>Н. В. Буторин, С. М. Успенский.</i> Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ . . . . .	23
<i>В. И. Романенко.</i> Биопродукционные возможности водохранилищ . . . . .	41
<i>В. А. Экзерцев, Л. И. Лисицина.</i> Изучение растительных ресурсов водохранилищ волжского каскада . . . . .	89
<i>И. К. Ривьер, А. И. Баканов.</i> Кормовая база рыб . . . . .	100
<i>Т. С. Житенева, М. Н. Иванова, С. Н. Половкова.</i> Особенности питания рыб в водоемах с зарегулированным стоком . . . . .	132
<i>А. С. Стрельников, В. М. Володин, М. М. Сметанин.</i> Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах . . . . .	161
<i>А. Г. Поддубный, В. М. Володин, В. К. Конобеева, И. И. Лапчикий.</i> Эффективность воспроизводства рыбных запасов в водохранилищах . . . . .	204
<i>Ю. Г. Изюмов.</i> Популяционная структура леща <i>Abramis brama</i> (L.) волжских водохранилищ . . . . .	227
<i>Н. А. Изюмова.</i> Паразиты рыб в условиях зарегулированного стока . . . . .	243
<i>В. И. Козловская.</i> Влияние фосфорорганических пестицидов на рыбопродуктивность водоемов . . . . .	252
<i>Л. А. Кудерский.</i> Современный этап рыбохозяйственного использования водохранилищ . . . . .	266

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Утверждено к печати Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства А. М. Гидаевич. Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Т. А. Калининна. Корректоры Г. Н. Джюева, К. П. Лосева

ИБ № 27799

Сдано в набор 12.12.83. Подписано к печати 10.04.84. Т-05645. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 17,5. Уч.-изд. л. 22,1. Усл. кр. отт. 17,5. Тираж 1000 экз. Тип. зак. 4804. Цена 3 р. 80 к.

Издательство «Наука 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.  
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10