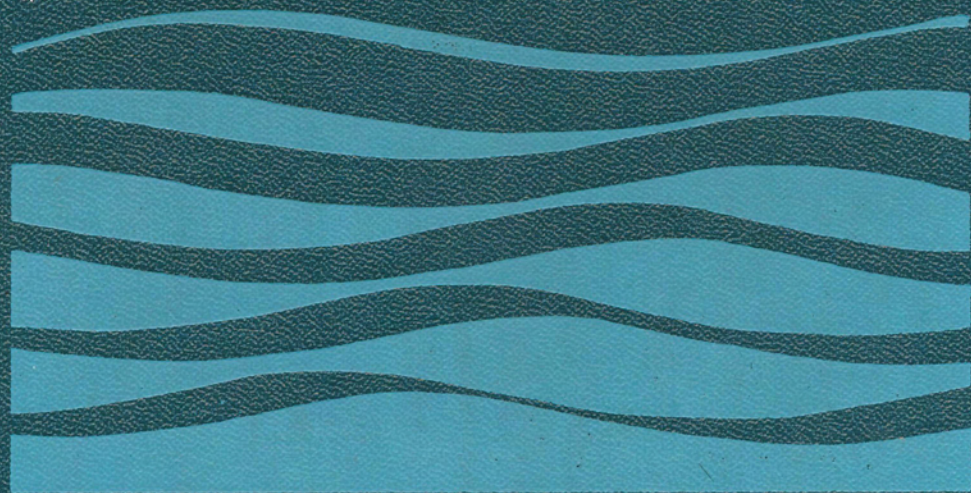


ВОЛГА  
И ЕЕ  
ЖИЗНЬ



АКАДЕМИЯ  
НАУК  
СССР

ИНСТИТУТ  
БИОЛОГИИ  
ВНУТРЕННИХ  
ВОД

# ВОЛГА И ЕЕ ЖИЗНЬ



ЛЕНИНГРАД  
«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ  
ОТДЕЛЕНИЕ  
1978

УДК 577.472(282.247.41)

**Волга и ее жизнь.** Л., «Наука», 1978. 348 с.

В книге рассматриваются физико-географические особенности, палеогеография, гидрология и гидрохимия Волги. Описываются также биология ее микрофлоры, водорослей, беспозвоночных. Показана жизнь прибрежной зоны (включая высшие растения), иктофауна, паразиты рыб, биогеография и особенности продукционного процесса. Сопоставление современного состояния Волги и ее водохранилищ с ее первоначальным состоянием отражает изменения, происшедшие в этой реке в результате гидротехнической реконструкции бассейна. Лпт. — 646 назв., табл. — 89, ил. — 94.

Главный редактор

*Н. В. Буторин*

Ответственный редактор

*Ф. Д. Мордухай-Болтовской*

## ВВЕДЕНИЕ

Крупнейшая река Европы — Волга, имеющая чрезвычайно важное народнохозяйственное значение, является объектом разносторонних научных исследований. Бассейн Волги вытянут преимущественно в меридиональном направлении, охватывает различные ландшафтно-географические зоны, от тайги до полупустыни. Это создает неоднородность экологических условий в различных частях реки, усиливающуюся под влиянием антропогенных факторов.

Другая особенность Волги в том, что это в полном смысле слова русская река, которая со всеми своими притоками целиком лежит в пределах одной страны — СССР и даже одной республики — РСФСР. Такое расположение Волги облегчает организацию исследований и проведение их по всей реке. Благодаря этому Волга, несмотря на огромную протяженность и разнообразие географических условий ее частей, сравнительно хорошо изучена.

Исследование Волги началось около двухсот лет назад. Первые сведения о жизни этой реки содержатся в книге знаменитого путешественника и зоолога П. С. Палласа (1773). В издании приведено краткое описание нескольких видов беспозвоночных и рыб, найденных в низовьях Волги и в Северном Каспии. В трудах других путешественников конца XVIII — начала XIX вв. (Гмелин, Георги, Фальк, Эйхвальд) описывается еще несколько видов ракообразных и моллюсков. До половины XIX в. сведения о жизни Волги ограничиваются только указаниями на нахождение отдельных видов животных. Можно считать это время первым периодом — периодом поступления первоначальных сведений о жизни этой реки.

В начале второй половины XIX в. появляются работы К. М. Бэра (1859, 1860) и Н. Я. Данилевского (1860) с изложением результатов их замечательных многолетних исследований по общей характеристике условий обитания рыб в низовьях Волги. В эти годы постепенно начинается и более подробное изучение фауны. К. Ф. Кесслер (1874, 1877) исследует видовой состав и дает зоогеографический анализ рыб и речных раков Понтокаспийско-аральского бассейна, В. П. Сабанеев (1880) и К. О. Милашевич (1881) — моллюсков Средней Волги и Оки, Д. М. Россинский (1892) — фауну беспозвоночных р. Москвы. К концу XIX в. заканчивается второй период, в течение которого создается общая картина состава и особенностей фауны Волги.

Третий период в изучении Волги начинается с 1900 г., со времени организации в Саратове первой в Европе речной Волжской биологической станции, приступившей к систематическому исследованию жизни Волги. Эта станция, преобразованная в настоящее время в Саратовское отделение

ГосНИОРХ (Института озерного и речного рыбного хозяйства), сыграла чрезвычайно важную роль в изучении гидробиологии Волги. В первые же годы ее существования появляются крупные работы по фауне беспозвоночных и флоре водорослей Волги в районе Саратова с большими списками, насчитывающими до 570 видов. Уже в то же время выявляется значительная роль в фауне Волги каспийских видов, позднее обнаруженных не только в Нижней, но и в Средней Волге с ее притоками.

Организованная вскоре (в 1904 г.) Астраханская ихтиологическая лаборатория начинает ихтиологические и гидробиологические исследования в дельте Волги (Казанский, Киселевич, Эльдарова-Сергеева, Чугунов). В бассейне Верхней Волги и ее истоков сотрудниками Бородинской биологической станции и другими специалистами выполняются альгологические исследования (Строганов, Захаров, Свиренко, Арнольди, Алексеенко и др.).

В течение первых двух десятилетий своего существования, особенно в первые годы советской власти, Волжская биологическая станция проводит комплексные исследования всей Волги от истоков до устья, собирая материалы по гидрологии, гидрохимии, фито- и зоопланктону, перифитону, бентосу и рыбам. Примерно в это же время (в 20-х гг.) разворачиваются гидробиологические исследования главных волжских притоков — Оки (В. И. Жадиным) и Камы (сотрудниками Пермского университета).

Работы первой четверти XX в. завершаются выходом в 1924 г. монографии А. Л. Бенинга «К изучению придонной жизни р. Волги», в 1928 г. — его книги «Das Leben der Wolga» в серии «Die Binnengewässer» с описанием и планктона Волги. Книги А. Л. Бенинга до последнего времени представляли собой единственную сводку о жизни Волги в целом и служили до известной степени справочником.

Выходом этих книг завершается третий период исследований, в течение которого Волга становится уже рекой, изученной по всему ее протяжению. Однако, несмотря на свою ценность, в настоящее время они устарели не только потому, что за истекшие 50 лет изучение Волги, как и других крупных водоемов нашей страны, продвинулось далеко вперед, но и потому, что Волга за это время подверглась коренной гидротехнической реконструкции, совершенно изменившей ее облик и режим. Начавшись в 30-х годах, она вызвала необходимость новых исследований с целью установления исходного состояния Волги и разработки прогноза изменений, которые должны наступить здесь после реконструкции. Разворачивание этих работ можно считать переходом к четвертому периоду исследований. Раньше всего они начались на Верхней Волге в районе современных Иваньковского и Рыбинского водохранилищ, а также в нижнем течении Оки (Неизвестова-Жадина, Ляхов, Ласточкин), затем в районе современных Куйбышевского и Горьковского водохранилищ и на р. Каме (Жадин, Есырева, Аристовская, Киселев, Рылов).

В условиях быстрого нарастания темпов научно-технического прогресса, по мере реконструкции Волги и образования новых водохранилищ, исследования всех сторон жизни реки усиливаются. Расширяются экологические работы в существующих научно-исследовательских учреждениях и создаются новые. Уже к началу 50-х годов в них принимают участие более 10 крупных исследовательских учреждений (Пермский, Казанский, Саратовский, а позже Горьковский и Московский университеты, Куйбышевский медицинский институт, ГосНИОРХ и его Татарское, Саратовское и Верхне-Волжское отделения, Каспийское отделение ВНИРО, Астраханский и Дарвинский госзаповедники, Биологическая станция «Борок» на Рыбинском водохранилище).

Особенно большое значение для изучения жизни Волги имела реорганизация в 1956 г. Биологической станции «Борок» в Институт биологии водохранилищ (ныне Институт биологии внутренних вод АН СССР), который ведет в широких масштабах всесторонние исследования волжских водохранилищ, особенно процесса формирования их гидрологического и биоло-

гического режимов, жизненных циклов массовых видов водных организмов, биотического круговорота веществ.

Необходимость усиления охраны водных ресурсов бассейна Волги от загрязнения, нашедшая отражение в постановлении Центрального Комитета КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по предотвращению загрязнения бассейнов рек Волги и Урала неочищенными сточными водами» от 13 марта 1972 г.,<sup>1</sup> привела к расширению с конца 60-х годов работ по водной токсикологии и микробиологии, исследованиям в районе крупных тепловых электростанций с целью выявления их влияния на экосистемы водоемов, по изучению изменчивости экосистем в условиях антропогенного воздействия на водоемы. Организация и проведение этих исследований позволили получить много новых данных, характеризующих особенности жизни реки в современных условиях.

В настоящее время Волга является наиболее хорошо изученной рекой СССР. По различным вопросам ее жизни существует обширная литература. Однако обилие и большое разнообразие литературных источников, их разбросанность в многочисленных изданиях часто затрудняют получение сведений по общим вопросам, касающимся жизни реки, иногда остро необходимым для решения важных хозяйственных задач. Возникла необходимость в подготовке сводной работы, содержащей в одной книге обзор накопившихся знаний о Волге и ее жизни, который мог бы заменить уже не соответствующую современному уровню книгу А. Л. Бенинга.

Настоящая монография представляет собой опыт такой сводки. Основная часть книги посвящена биологии Волги. Однако для характеристики среды обитания организмов и факторов, обуславливающих состав и динамику населения, дается краткое физико-географическое описание современной Волги и особенностей ее геологической истории, а также гидрологического и гидрохимического режимов. В биологической части материал рассматривается в порядке расположения звеньев продукционного процесса: водоросли (фитопланктон и микрофитобентос), микрофлора, зоопланктон, зообентос и другие животные, связанные с субстратами, ихтиофауна и биология рыб. Жизнь прибрежной зоны волжских водохранилищ выделена в особую главу, в которой дается описание высшей водной растительности. В специальной главе рассматривается биогеография Волги. Книга завершается краткой характеристикой значения Волги в хозяйстве страны.

Раздел «Приложение» включает списки видов организмов, найденных в Волге и ее притоках, которые составлены по отдельным группам животных и растений и снабжены краткими сведениями об экологии и распространении. В списке литературы приводятся все более или менее значительные работы по Волге.

Основное содержание книги написано по данным исследований последнего четвертого периода.

Монография подготовлена сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР. Введение написано Н. В. Буториным и Ф. Д. Мордухай-Болтовским, главы «Физико-географическая характеристика бассейна» и «Палеогеография водосбора» — М. А. Фортунатовым, «Гидрологический режим» — Н. В. Буториным, «Гидрохимический режим»: разделы «Солевой состав», «Кислородный режим», «Биогенные элементы» — А. А. Былинкиной и Н. А. Трифоновой, «Органическое вещество» — Б. А. Скопинцевым. Глава «Микрофлора» написана В. И. Романенко. Раздел «Фитопланктон» в главе «Водоросли» изложен Г. В. Кузьминым. «Общая характеристика сапробности водохранилищ по видовому составу и численности индикаторных видов фитопланктона» дана А. Г. Охалкиным и Г. В. Кузьминым, «Микрофитобентос» — В. Г. Девяткиным, «Первичная продукция фитопланктона» — И. Л. Пыриной. Глава «Беспозвоночные» написана Ф. Д. Мордухай-Болтовским (ред.), а ее разделы «Зоопланктон» —

<sup>1</sup> Собрание Постановлений Правительства СССР, 1972 г., № 5, ст. 30, с. 83—88

И. К. Ривьер, Н. А. Дзюбаном, «Простейшие» — Н. В. Мамаевой, «Зообентос и другие беспозвоночные, связанные с субстратом» — Ф. Д. Мордухай-Болтовским. В главе «Жизнь прибрежной зоны» раздел «Гидрофильная растительность» написан В. А. Экзерцевым, «Фауна прибрежной зоны водохранилищ» — Ф. Д. Мордухай-Болтовским. Глава «Ихтиофауна» написана А. Г. Поддубным, «Паразитофауна рыб» — Н. А. Изюмовой, «Биогеография Волги» — Ф. Д. Мордухай-Болтовским, «Народно-хозяйственное использование Волги и водохранилищ Волжско-Камского каскада» — М. А. Фортунатовым, «Заключение» — Ф. Д. Мордухай-Болтовским.

Общее редактирование книги выполнено Ф. Д. Мордухай-Болтовским. Наряду с ним в этой работе принимали участие Н. В. Буторин и Н. А. Зимина. Работа представляет собой монографическое обобщение накопленных данных о жизни Волги, и при цитировании ее следует ссылаться на книгу в целом. Исключения составляют лишь материалы «Приложения» — флористические и фаунистические списки. При каждом разделе в них указывается автор, на которого и следует ссылаться принятым способом.

## ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Бассейн Волги и ее притоков расположен в средней части Русской равнины, и только узкая полоса вдоль Уральского хребта находится в Уральской горной стране. Площадь водосбора (1360 тыс. км<sup>2</sup>) составляет приблизительно четверть поверхности европейской территории СССР (ЕТС), что соответствует площадям Франции, Италии, ФРГ и Великобритании, вместе взятых. Крайняя северная точка водосбора расположена на 61°55' с. ш. и находится у истока р. Вишерки в бассейне Камы. Южную границу можно провести по внешнему краю дельты Волги на широте 45°35'. На западе бассейн простирается до меридиана 32°0.5', на востоке — до 60°22'. Протяженность бассейна с севера на юг 1910 км, с запада на восток 1805 км.

На Русской равнине четко выражена широтная зональность. Только в пределах той части территории, которая находится в Уральской горной стране, влияние широтной зональности осложняется воздействием высотной поясности. Высота водораздельного хребта в районе Среднего и Южного Урала не превышает 1000 м, но отдельные горные массивы достигают 1500—1600 м.

Северная часть бассейна находится в лесной зоне, преимущественно в подзонах южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов. Южнее и юго-восточнее лесной зоны расположена зона лесостепей, а еще далее к югу зоны степей, полупустынь и пустынь. К зоне пустыни можно отнести только участки Прикаспийской низменности, прилегающие с обеих сторон к южной части Ахтубинской поймы и дельты Волги. Пойма и дельта являются интразональными географическими комплексами, которые контрастно выделяются среди ландшафтов, типичных для зоны пустыни.

В настоящей работе принята схема физико-географического районирования, разработанная Географическим факультетом Московского Государственного университета (Физико-географическое районирование СССР, 1968).

## КЛИМАТ

Волжский бассейн находится в пределах умеренного климатического пояса. Большая часть бассейна расположена на Русской равнине, где четко выражена широтная зональность. В то же время по мере продвижения с запада на восток с удалением от Атлантического океана заметно увеличивается континентальность климата. Крайние восточные участки водосбора находятся в пределах Уральской горной страны, где формирование местных особенностей климата прежде всего определяется высотной поясностью.



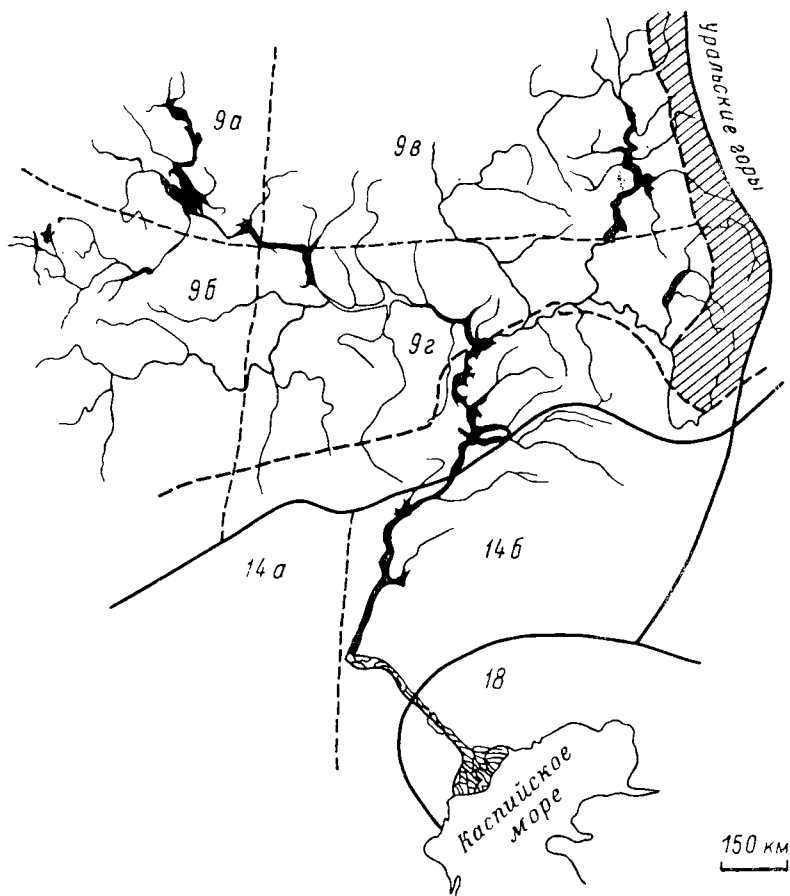


Рис. 1. Районирование климатических областей и подобластей в пределах водосбора Волги (по: Алисов, 1956).

Атлантико-континентальная лесная область. Подобласти: 9а — северо-западная, 9б — юго-западная, 9в — северо-восточная, 9г — юго-восточная.

Атлантико-континентальная степная область. Подобласти: 14а — западная, 14б — восточная.

18 — Континентальная пустынная область. Штриховка — Уральская горная страна.

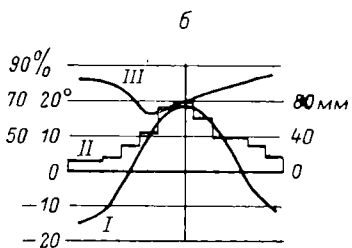
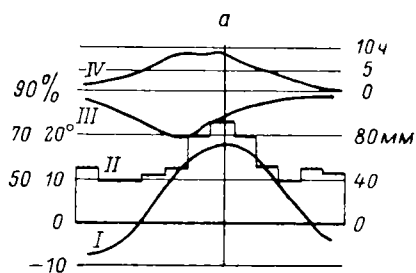
Границы климатических областей и подобластей изображены на карто-схеме (рис. 1). В настоящей работе используется классификация и райониро-вание климата по Б. П. Алисову (1956). Главные различия отдельных кли-матических областей определяются особенностями радиационного режима и преобладающими типами атмосферной циркуляции. Наиболее существен-ным критерием, интегрирующим особенности климата отдельных областей, является показатель увлажненности, который отражает соотношение коли-чества осадков и испаряемости. Основная часть водосбора Волги находится в полосе достаточной увлажненности; только в юго-восточной части имеет место недостаток влаги.

Большая часть Волжского бассейна расположена в Атлантико-континен-тальной лесной климатической области. Эту область по схеме Б. П. Алисова следует делить на четыре подобласти: северо-западную, юго-западную, се-веро-восточную, юго-восточную. По классификации Б. П. Алисова, участки, расположенные в зоне лесостепи, включены в соответственные подобласти лесной климатической области. Участки заволжских степей и полупустынь отнесены к восточной подобласти степной климатической области, Прикас-пийская низменность — к климатической области пустыни.

Для всего водосбора Волги характерно, что зимой на западе теплее, чем на той же широте на востоке, а летом холоднее. Решающее значение

для характеристики климата отдельных областей и участков имеет частота вторжений воздушных масс, сформировавшихся под воздействием Атлантического океана. В западной части Волжского бассейна, расположенной западнее 40-го меридиана, смягчающее влияние Атлантики значительно сильнее, чем в восточной.

Зимой вторжение атлантических воздушных масс сопровождается преимущественно юго-западными ветрами. Реже циклоны двигаются с Черного моря на север, что вызывает в средней полосе Русской равнины оттепели. Для климата Русской равнины типично преобладание зональной широтной циркуляции. Однако нередки годы, когда преобладает меридиональная циркуляция с чередованием вторжений арктических и средиземноморских воздушных масс. Такие годы ха-



в

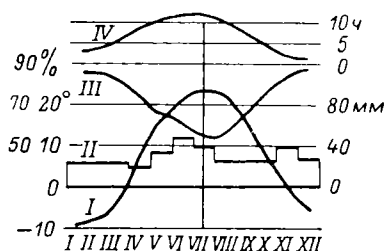


Рис. 2. Годовой ход компонентов погоды в Волжском бассейне.

а — западная часть Атлантико-континентальной лесной климатической области, б — то же восточная часть, в — юго-восточная часть водосбора Волги в пределах Атлантико-континентальной степной климатической области. I — средняя температура воздуха, °С, II — количество атмосферных осадков, мм, III — относительная влажность, %, IV — продолжительность солнечного сияния.

рактеризуются отклонениями от нормального сезонного хода большинства метеорологических факторов.

Весной в западной части водосбора Волги направление господствующих ветров становится неустойчивым; летом преобладают западные ветры, осенью увеличивается число дней с северо-западными и северными ветрами.

Наиболее высокая температура воздуха и наибольшее количество осадков для западной части бассейна Волги отмечаются в июле (рис. 2, а). Осенью количество выпадающих осадков уменьшается, но число дней с осадками увеличивается. Для осени и зимы характерны высокая относительная влажность воздуха, в среднем близкая к 80—85%, и почти постоянно пасмурное небо.

Восточная часть бассейна, расположенная восточнее 40-го меридиана, характеризуется значительно большей континентальностью климата. Влияние воздушных масс, приносимых с Атлантического океана, здесь слабее. Напротив, влияние зимнего сибирского антициклона к востоку увеличивается. В восточной части водосбора в лесной зоне (рис. 2, б) средняя температура воздуха в зимние месяцы много ниже, чем в западных районах, а летом выше. Оттепели в Среднем Поволжье редки, а в Уральской горной стране их совсем не бывает. Средняя температура воздуха в январе в Горьком равна 11,6°, в Кирове 14,2°, в Уфе 14,6°, в Перми 15,1°, в Чердыни 16,4°. Наступление весны на востоке более дружное, хотя очень часто (в конце мая—начале июня) оно прерывается возвратом холодов. Такие возвраты происходят при вторжении арктических воздушных масс со стороны Карского моря. В середине и в конце весны нередко преобладают юго-восточные ветры.

Количество осадков, выпадающих в середине лета, мало изменяется с продвижением к востоку от Горького. В июле оно составляет около 70 мм.

Суммарное количество осадков, выпадающее за год, на востоке водосбора заметно меньше, чем на западе. Так, в Перми в среднем за год выпадает 570 мм, в Кирове 694 мм, в то время как в Вышнем Волочке 726 мм, в Калининне 783 мм.

Осеннее понижение температуры в восточных районах наступает более резко, чем в западных. Средняя температура воздуха в сентябре здесь ниже, чем в мае. Количество осадков, выпадающих за месяц, осенью почти в два раза меньше, чем летом.

Климатические условия в степной климатической области, в том числе в Нижнем Поволжье, значительно отличаются от таковых западной и северо-восточной частей Волжского бассейна. На юго-востоке водосбора широко распространены восточные и юго-восточные ветры, приносящие воздушные массы, которые сформировались в глубине континента. Их повторяемость превышает 50%. Зимой эти ветры понижают температуру, а весной и летом значительно снижают относительную влажность воздуха. Климат Поволжья отличается высокой степенью континентальности (рис. 2, в).

Зимняя температура воздуха низкая, хотя и выше, чем в восточной части лесной области. Средняя температура в январе в Куйбышеве 13.0°, в Волгограде 9.6°. Для сравнения укажем, что в Калининне, который расположен на восемь градусов севернее Волгограда, средняя температура в январе также равна 9.6°. Напротив, летом в Нижнем Поволжье очень жарко. Средняя температура воздуха в июле в Куйбышеве 20.6°, в Волгограде 24.2°. В дневные часы очень часто и подолгу температура воздуха держится выше 30°, а иногда достигает 35°.

Количество выпадающих осадков резко уменьшается по мере продвижения к югу. В северной части Нижнего Поволжья, в Куйбышеве, за год выпадает 345 мм осадков, южнее, в районе Волгограда, — только 250 мм. В конце весны и летом часто повторяются сухие юго-восточные ветры — суховеи, очень неблагоприятные для сельского хозяйства. Повторяемость засух в южной части Нижнего Поволжья составляет приблизительно 30%. Бывают годы, когда за три летних месяца здесь выпадает не более 50 мм осадков.

Весной в районе Нижней Волги в течение одного месяца (март—апрель) средняя температура воздуха повышается на 10°, а в некоторые годы на 15°. Для осени также характерно быстрое понижение температуры. В октябре нередко дни с отрицательной температурой. Снежный покров в районе Куйбышева устанавливается в начале ноября, под Волгоградом — около 20 ноября.

Крайняя юго-восточная часть Волжского бассейна, в том числе и нижняя часть Ахтубинской поймы, дельта Волги и прилегающие земли Прикаспийской низменности расположены в климатической области пустыни. Климат этих районов характеризуется еще большей степенью континентальности. Смягчающее влияние Каспийского моря весьма незначительно. Северный Каспий мелководен. Летом вода сильно прогрета, а зимой море замерзает. Средняя температура воздуха в январе в Астрахани — 6.9°, приблизительно равна январской температуре в Ленинграде, который расположен на 14° севернее. Средняя температура воздуха в июле 25.1°. Днем в Прикаспийской низменности нередко дни, когда температура воздуха превышает 35°. Знойное лето в дельте Волги продолжается со второй половины июня до середины сентября. Суммарное количество осадков, выпадающих за год в Астрахани, равно 216 мм, а в некоторых районах Астраханской области даже 175 мм.

## ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И РЕЛЬЕФ

Основание Русской равнины — древний кристаллический фундамент докембрийского возраста. В пределах той части бассейна, которая находится на Русской равнине, кристаллический фундамент повсеместно покрыт толщей осадочных пород. Глубина залегания фундамента весьма значительна. В пределах Московской синеклизы толщина осадочных пород превышает

3000 м. В Глазовской (Приуральской) синеклизе эта величина повышается до 8000 м, а в Прикаспийской синеклизе составляет более 10 000 м.

Низменности, абсолютная высота которых менее 200 м, занимают примерно 65% водосбора Волги, а возвышенности — около 35%. Средняя высота Русской равнины 170 м. Среди низменностей расположены возвышенности, высота которых немного превышает 200—250 м. Значительно реже их высота достигает 300—320 м и только в немногих точках 350—400 м. Возвышенности являются водоразделами, ограничивающими Волжский бассейн от смежных бассейнов и разделяющими бассейны отдельных притоков Волги.

Валдайская возвышенность начала подниматься еще в среднем карбоне. Повторное поднятие произошло в среднем плейстоцене. Эта возвышенность представляет особый интерес при изучении как орографии, так и гидрографии Русской равнины, поскольку в ее пределах расположены истоки больших рек, в том числе Волги, Западной Двины и Днепра.

Наибольшей высоты (346 м) Валдайская возвышенность достигает в истоках р. Цны, впадающей в Вышневолоцкое водохранилище. Ландшафты Валдайской возвышенности очень своеобразны и несут отпечаток последнего оледенения, которое закончилось в этой местности приблизительно за 15 тыс. лет до наших дней. Здесь много озер, заполняющих пониженные участки между грядами холмов. Леса покрывают более 60% поверхности, распаханность незначительная. Валдайская физико-географическая провинция относится преимущественно к подзоне хвойно-широколиственных лесов и только в северной части к подзоне южной тайги. Большая каменистость почвы и наличие крупных валунов типичны для ландшафтов местности, в которой оставила следы краевая морена Валдайского оледенения.

Приволжская возвышенность является одной из наиболее обширных, относительно высоких, разнообразных по рельефу возвышенностей Русской равнины. В некоторых участках рельеф настолько сильно расчленен, что напоминает настоящие горные страны.

С севера на юг вдоль Волги тянется самая большая из складок Русской платформы. Местами, изгибаясь, она образует волжскую флексуру, иногда называемую «швом» Русской платформы. Узкий Приволжский прогиб тянется к югу от Казани до Волгограда, где он, расширяясь, теряется в обширной Прикаспийской низменности. По этому прогибу в настоящее время течет Нижняя Волга, а в предшествующие геологические эпохи текла ее предшественница Палеоволга.

Различные части Приволжской возвышенности орографически обособлены и своеобразны. Наиболее индивидуальным своеобразием строения и ландшафта отличаются Жигули. Это небольшой горный хребет длиной всего 75 км. Жигули расположены в излучине Самарской Луки и с трех сторон омываются Волгой. Наиболее высокая точка — гора Богатырь (370 м). Разница отметок этой горы и Волги на расстоянии 4 км составляет 320 м. Глубокие овраги на склонах напоминают горные ущелья.

Геологически Жигули представляют собой приподнятое краевое крыло сброса. Еще в начале кайнозоя здесь существовало палеогеновое море. Поднятие этой части Приволжской возвышенности можно считать отдаленным откликом альпийского горообразования. Северный склон Жигулей покрыт широколиственными и сосновыми лесами. На южном склоне участки леса чередуются с лесостепными ландшафтами. Красота и своеобразие природы создали Жигулям заслуженную международную славу.

Приволжская возвышенность на западе постепенно спускается к Окско-Донской равнине, хотя ее пологие склоны местами чередуются с отдельными возвышенностями.

Само русло, пойма Волги и ее основных притоков проходят по низменностям, которые сформировались на месте древних прогибов Русской платформы. Покинув Валдайскую возвышенность, Волга вступает в пределы Верхневолжской низменности. Далее, пересекая южную часть Молого-Шекснинской низины, она течет по нескольким соединяющимся между собой

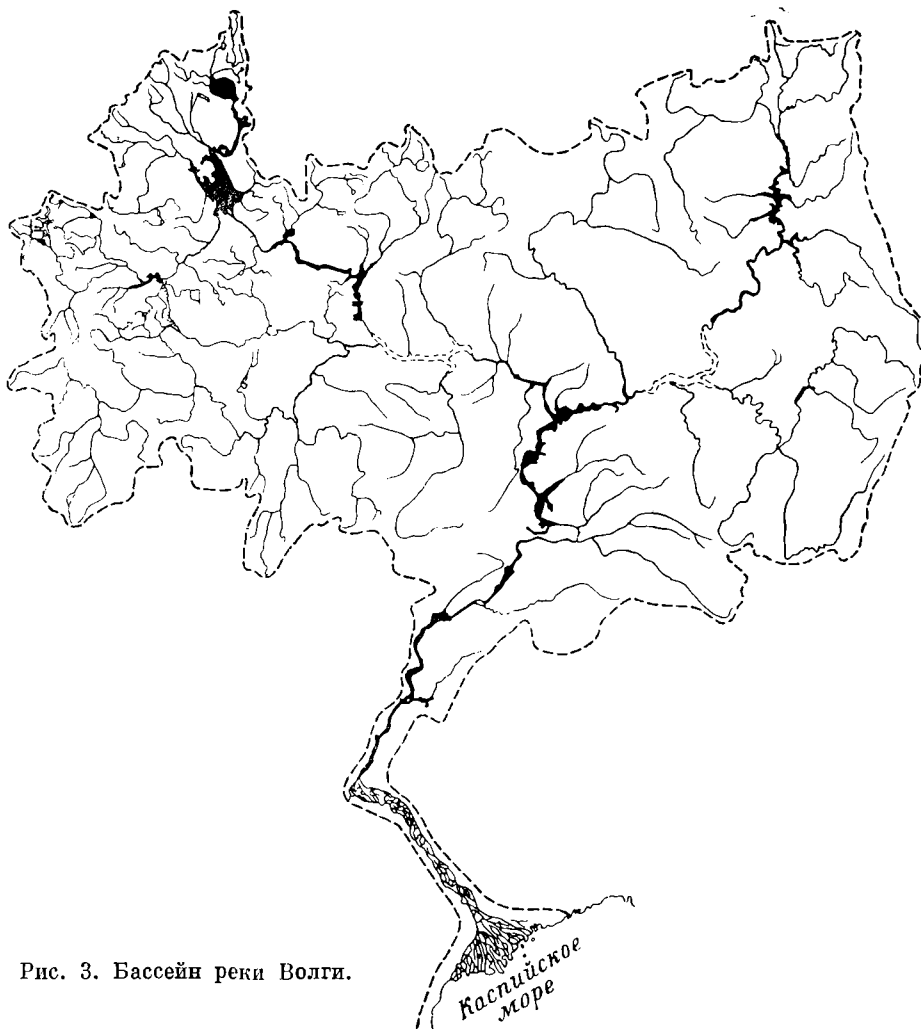


Рис. 3. Бассейн реки Волги.

низменностям: Ярославско-Костромской, Унженской, Балахнинской, Марийской, Заволжской, Прикаспийской. Только в немногих местах, например у Плёса и Самарской Луки, река прорезала возвышенности, стесняющие русло с обоих берегов.

### ГИДРОГРАФИЯ ВОДОСБОРА

В пределах водосбора Волги и ее притоков насчитывается приблизительно 151 тыс. водотоков, т. е. рек и речек длиной более 10 км. Из этого количества 2600 рек непосредственно впадает в Волгу и в расположенные на ней водохранилища. Речная сеть бассейна напоминает могучее дерево с развесистой кроной и изогнутым стволом (рис. 3). Особенно сильно разветвлена сеть в северных, западных и в северо-восточных районах, расположенных в пределах лесной зоны Русской равнины и в предгорьях Уральской горной страны. На самой Волге уже не осталось участков с естественным режимом, невидоизмененным регулированием.

Участок Волги выше Иваньковского водохранилища, который часто называют незарегулированным, испытывает заметное воздействие попусков из Верхневолжского водохранилища, расположенного в верховьях реки. Участок ниже Волгоградского водохранилища в значительной степени зави-

сит от режима эксплуатации двух гигантских водохранилищ — Куйбышевского и Волгоградского.

Длина Волги до создания каскада равнялась 3690 км. В настоящее время она составляет 3530 км (Кузин, 1971). Изменение произошло за счет уменьшения извилистости русла. По своей длине Волга — крупнейшая река в Европе, пятая в СССР и шестая в мире. Исток Волги расположен на высоте 228 м, устье — на отметке — 28 м, так что абсолютная разность отметок достигает 256 м.

Волгу следует разделять на три основные части — Верхнюю, Среднюю и Нижнюю. Граница между Верхней и Средней Волгой — место впадения р. Шексны у Рыбинска. Границей Средней и Нижней Волги до заполнения Куйбышевского водохранилища было принято считать устье Камы. Однако проведение границы внутри водохранилища не только неудобно, но недопустимо. Поэтому более рационально проводить границу между Средней и Нижней Волгой по плотине Воляжской ГЭС им. Ленина (Фортунов, 1971а).

Некоторые авторы считают границей Верхней и Средней Волги место впадения р. Оки. При таком делении реки на долю Средней Волги остается только маленький отрезок между Горьким и устьем Камы. В данном случае мы предпочитаем присоединиться к мнению столь крупного знатока Волги, каким был А. Л. Бенинг (1924), и считать границей Верхней и Средней Волги устье Шексны, где расположена плотина Рыбинского водохранилища. Эту границу принимают Л. Л. Россолимо (1952) и А. А. Соколов (1964).

## ВЕРХНЯЯ ВОЛГА

### ИСТОК ВОЛГИ И ВЕРХНЕВОЛЖСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Исток Волги расположен на Валдайской возвышенности близ дер. Волго-Верховье на высоте 228 м. За исток принимается ручей, вытекающий из небольшого болота, окруженного холмами. Среди этого болота из земли вытекает несколько родников. Над одним из них еще в XVIII столетии был построен маленький бревенчатый сруб. В настоящее время у выхода родника сделан небольшой цементный бассейн, над которым построен деревянный павильон (рис 4).

Первые два километра ручей, являющийся истоком Волги, течет по заболоченному лугу, местами теряясь среди растительности и впадает в небольшое проточное оз. Малый Верхит. Из этого озера исток Волги вытекает уже как маленькая речка с четко оформленными берегами и впадает в проточное оз. Большой Верхит, а далее в зарегулированное большое оз. Стерж, которое уже входит в систему озер, образующих Верхневолжское водохранилище.

Верхневолжское водохранилище представляет собой цепочку из пяти озеровидных плесов, образовавшихся на месте естественных проточных озер Стерж, Вселуг, Пено и Волгб (Верхнего и Нижнего).

Приблизительно в двух километрах ниже места, где Волга вытекает из оз. Волгб, в 1843 г. была построена плотина — Верхневолжский бейшлот. Плотина несколько раз реконструировалась и была коренным образом перестроена в 1943 г. Верхневолжское водохранилище было заполнено с целью накопления и периодического использования запаса воды для улучшения условий судоходства по Верхней Волге. В настоящее время запасенная вода используется также для водоснабжения.

В те периоды, когда сброс воды через бейшлот прекращается, все пять Верхневолжских озер сливаются вместе и образуют общую акваторию площадью 179 км<sup>2</sup>. При сработке полезного объема эта акватория распадается на отдельные озера, связанные между собой узкими и извилистыми руслами, по которым течет Волга, остающаяся в этих местах маленькой речкой. Площадь водосбора Верхневолжского водохранилища 3500 км<sup>2</sup>, полный объем 0.794 км<sup>3</sup>, полезный — 0.520 км<sup>3</sup>. Длина водохранилища 92.5 км (табл. 1).

В Верхневолжское водохранилище впадает несколько рек и ручьев. Из них важнейшие три реки — Руна, Кудь, Жуконá. Площадь водосбора

Т а б л и ц а 1

## ОСНОВНЫЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОЛЖСКИХ И КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Водохранилище	Объем		Площадь		Длина, км	Ширина наибольшей, км	Глубина		Расстояние от устья Волги, км	Годы заполнения и реконструкции
	полный, км³	полезный, км³	зеркала, км²	мелководья до глубины 2 м, км²			средняя, м	наибольшая, м		
<b>Верхняя Волга</b>										
Верхневолжское	0.794	0.526	479	—	92	4.4	4.4	16.1	3425	1843 (1943—1947)
Иваньковское	4.120	0.843	327	156	120	8.0	3.4	19.0	2970	1937
Угличское	4.245	0.809	249	89	143	5.0	5.0	23.2	2834	1940
Рыбинское	25.420	16.670	4550	950	250 *	56.0	5.6	30.4	2723	1941—1947
<b>Средняя Волга</b>										
Горьковское	8.700	3.900	1591	368	430	15.0	5.5	21.0	2275	1955—1957
Чебоксарское	43.850	5.700	2270	—	321	46.0	6.1	—	1954	Строится
Куйбышевское	58.000	34.600	6450	1035	484	27.0	8.9	40.0	1470	1955—1957
<b>Нижняя Волга</b>										
Саратовское	12.870	1.750	1830	329	348	20.0	7.3	32.0	4122	1967—1968
Волгоградское	31.500	8.250	3120	565	546	17.0	10.1	41.1	576	1958—1960
<b>Кама</b>										
Камское (Пермское)	12.200	9.200	1915	400	272	13.5	6.4	28.6	631 **	1954—1956
Воткинское	9.360	3.700	1120	459	365	9.0	8.4	28.0	266 **	1962—1964
Шинье-Камское	42.900	4.400	2650	—	300	20.0	—	—	—	Строится

\* Длина от Угличской до Шекснинской плотины; расстояние от Углича до Рыбинска по судовому ходу 112 км. \*\* Расстояние от Набережных Челнов.

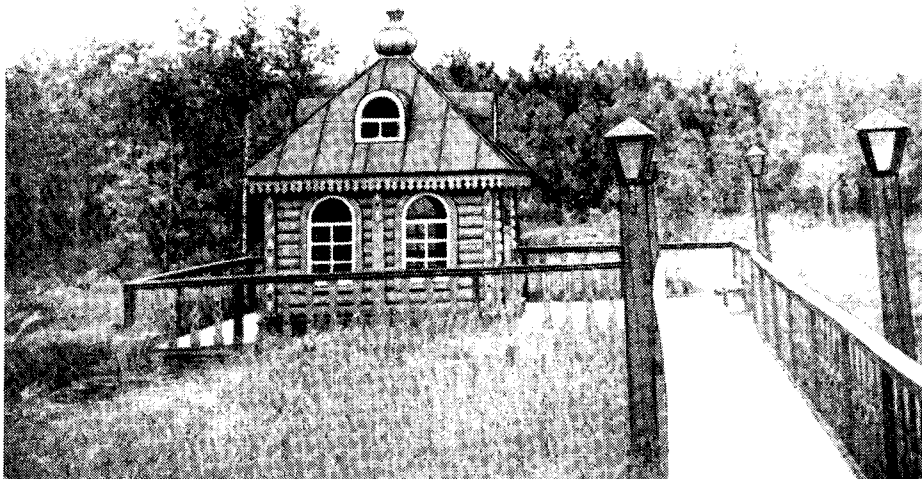


Рис. 4. Исток р. Волги.

Жукопы 1340 км<sup>2</sup>, длина 96 км, средний годовой расход приблизительно 11 м<sup>3</sup>/с.

Средний годовой расход воды, сбрасываемый из Верхневолжского водохранилища, равен 29.7 м<sup>3</sup>/с. В отдельные многоводные годы, например в 1953-м, сброс воды через плотину достигал 54.1 м<sup>3</sup>/с, в особенно маловодные годы понижался до 14.2 м<sup>3</sup>/с.

#### ПОРОГИ В ВЕРХОВЬЕ ВОЛГИ

Ниже Верхневолжского бейшлота Волга течет по Валдайской возвышенности. На расстоянии 119 км от истока с левой стороны в Волгу впадает р. Селижаровка, которая вытекает из оз. Селигер. Длина этой реки всего 36 км, но площадь ее водосбора достигает 2950 км<sup>2</sup>. Средний годовой сток Селижаровки 20.0 м<sup>3</sup>/с. В пределах водосбора этой реки находится 130 озер, в том числе оз. Селигер, привлекающее сотни тысяч туристов в год.

На порожистом участке Волга глубоко врезается в склоны Валдайской возвышенности, прорезывает толщу четвертичных моренных отложений и постепенно перепиливает слои крепких коренных пород, представленных известняками нижнего и среднего карбона. Во многих местах река течет по дну глубоких оврагов среди валунов и больше похожа на реки предгорий, а не равнин. На протяжении 70 км отметка ложа понижается с 200 до 150 м. Поэтому участок Волги между впадением Селижаровки и выходом на Верхневолжскую низменность мы называем «порожистым» участком: здесь расположено более 20 порогов и перекатов (Бушмакин, 1902). Наиболее значительный из них Бенский порог, находящийся немного выше дер. Ельцы. В пределах порожистого участка в Волгу впадает много небольших рек и ручьев, но только одна р. Тудовка, впадающая с правой стороны, имеет площадь водосбора более 1000 км<sup>2</sup>. Длина этой реки 103 км, площадь водосбора 1140 км<sup>2</sup>.

#### ВОЛГА В ПРЕДЕЛАХ ВЕРХНЕВОЛЖСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Ниже г. Ржева Волга вступает в пределы Верхневолжской низменности. Приблизительно в 15 км ниже Ржева с правой стороны в Волгу впадает ее первый значительный приток р. Вазуза: длина реки 162 км, площадь водо-



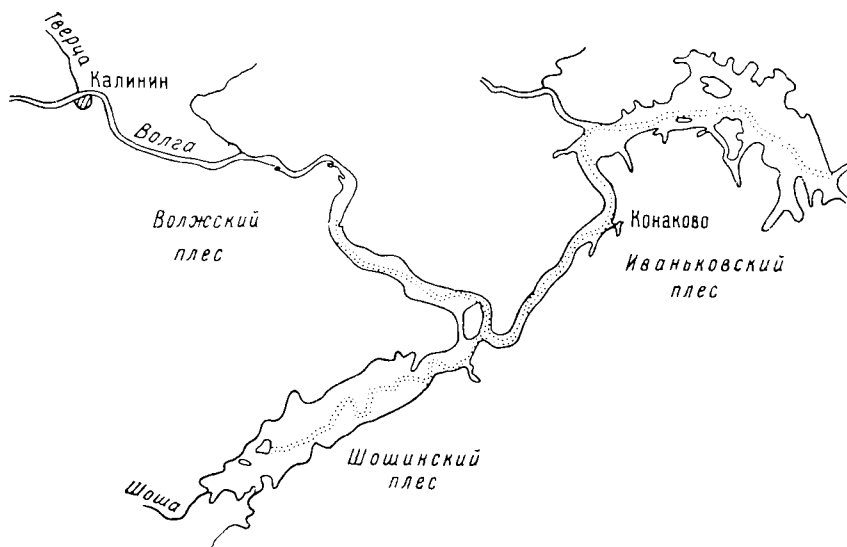


Рис. 5. Схема Иваньковского водохранилища.

сбора 7120 км<sup>2</sup>, средний годовой расход в низовье 46 м<sup>3</sup>/с. Водосбор р. Вазуза по своей природе резко отличается от водосбора верховья Волги. Эта река течет с юга. Сток ее формируется в пределах Гжатско-Вазузской низменности, ландшафт которой можно назвать искусственной лесостепью. Залесенность низменности не превышает 20%, распаханность территории более 60%, болот очень мало, озер совсем нет.

Ниже впадения Вазузы Волга становится относительно многоводной рекой. Средний многолетний расход у р. Старицы равен 161 м<sup>3</sup>/с.

Устье Вазузы является самой южной точкой Верхней Волги. Ниже Волга круто поворачивает к северу, а далее к северо-востоку. В этом участке Волга течет по обширной Верхневолжской низменности, расположенной в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Льды последней оstashковской стадии Валдайского-оледенения сюда не доходили. Морены Днепровского и Московского оледенений перекрыты водно-ледниковыми отложениями.

#### ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Следующий участок Верхней Волги длиной 145 км занимает Иваньковское водохранилище, иначе называемое Московским морем. Это водохранилище было заполнено в 1937 г. и является первым звеном Волжской ветви Волжско-Камского каскада. Иваньковское водохранилище расположено в подзоне хвойно-широколиственных лесов лесной зоны. Его берега низкие и только в немногих местах умеренно возвышенные. Площадь водосбора 41 000 км<sup>2</sup>, из которых леса занимают 39%, болота 2.8%, озера 2.2%.

Зеркало водохранилища площадью 327 км<sup>2</sup> имеет расчлененную лопастную форму. Водоохранилище разделяется на три основных плеса: Иваньковский (приплотинный), Шошинский в пойме рек Шоши и Ламы и Волжский, протянувшийся от устья р. Сози до выклинивания подпора (рис. 5) выше места впадения р. Тьмы.

Главная роль в питании Иваньковского водохранилища принадлежит Волге, сток которой составляет 57% общего притока речной воды. Наиболее многоводный левый приток — р. Тверца впадает в водохранилище с севера близ г. Калинина. Воды Тверцы составляют 25% общего притока. Тверца приносит не только воды, протекающие в пределах естественного водосбора Волги, но также сбрасываемые из Вышневолоцкого водохранилища.

Вышневолоцкое водохранилище, как и лежащие к западу от него Шлиновское и Вельевское, расположено на водоразделе бассейнов Каспийского и Балтийского морей. До устройства Вышневолоцкой водной системы воды рек этого района принадлежали к бассейну Балтийского моря, но после реконструкции стока направлены через реки Тверцу и Волгу в Каспийское море. Общий объем попусков из Вышневолоцкого водохранилища составляет приблизительно 8% притока Иваньковского водохранилища.

К левым притокам Иваньковского водохранилища относятся также реки Орша и Созь, которые вытекают из обширного массива торфяных болот. Важнейшие правые притоки Шоша и Лама начинаются на склоне Клинско-Дмитровской гряды.

Из общего количества воды, аккумулированной в Иваньковском водохранилище, приблизительно 75% сбрасывается через Иваньковскую плотину в Угличское водохранилище, а около 25% поступает в канал им. Москвы и далее через р. Москву в Оку.

#### УГЛИЧСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Ниже плотины Иваньковского гидроузла Волга поворачивает к северо-востоку. В этом участке Верхневолжская низменность с юго-востока окаймлена отрогами Клинско-Дмитровской гряды, Угличской и Борисоглебской возвышенностями. Здесь в 1940 г. было заполнено Угличское водохранилище. Форма этого типичного долинного водохранилища удлиненная со слабо развитой береговой линией (рис. 6). Длина водохранилища 136 км, площадь зеркала 249 км<sup>2</sup>, полный объем 1.24 км<sup>3</sup>, полезный — 0.83 км<sup>3</sup>. Берега низкие или умеренно возвышенные.

Водохранилище расположено в лесной зоне, большая его часть лежит в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, а северный участок простирается до границы подзоны южной тайги. Площадь водосбора 60 020 км<sup>2</sup>, из которых леса занимают 42%, болота 11%, озера 2%. Боковая приточность невелика, в среднем составляет 3.360 км<sup>3</sup>, сброс через Угличский гидроузел равен 11.0 км<sup>3</sup> в год.

#### РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Участок Волги между Угличским и Рыбинским гидроузлами занимает южный Волжский плес Рыбинского водохранилища. Это расстояние (111 км) в два с половиной раза меньше длины водохранилища в меридиональном направлении от Угличской до Шекснинской (Череповецкой) плотины (250 км<sup>2</sup>). Рыбинское водохранилище является третьей ступенью Волжского каскада. Оно заполнялось с 1941 по 1947 г. после перекрытия плотинами Волги у Перебор и Шексны у Рыбинска.

Водохранилище расположено в пределах подзоны южной тайги в обширной Молого-Шекснинской низине. В период Валдайского оледенения и во время таяния его льдов низина была заполнена обширным озером, площадь которого временами доходила до 1100 км<sup>2</sup>, т. е. в два с половиной раза превышала площадь водохранилища (Москвитин, 1947).

Площадь водосбора 15 500 км<sup>2</sup>, из которых леса занимают 52%, болота 9.5%, озера 5.5%. Площадь зеркала водохранилища 4550 км<sup>2</sup>. Конфигурация зеркала сложная, с озеровидным Главным плесом шириной до 56 км, обособленными Моложским и Шекснинским плесами, несколькими воронкообразными расширенными устьями притоков, островами, проливами и удлиненным участком между Угличской плотиной и Главным озеровидным плесом.

Берега водохранилища различной высоты и крутизны, преобладают низкие и отлогие, но в некоторых местах Волжского и Шекснинского плесов есть высокие и крутые участки.

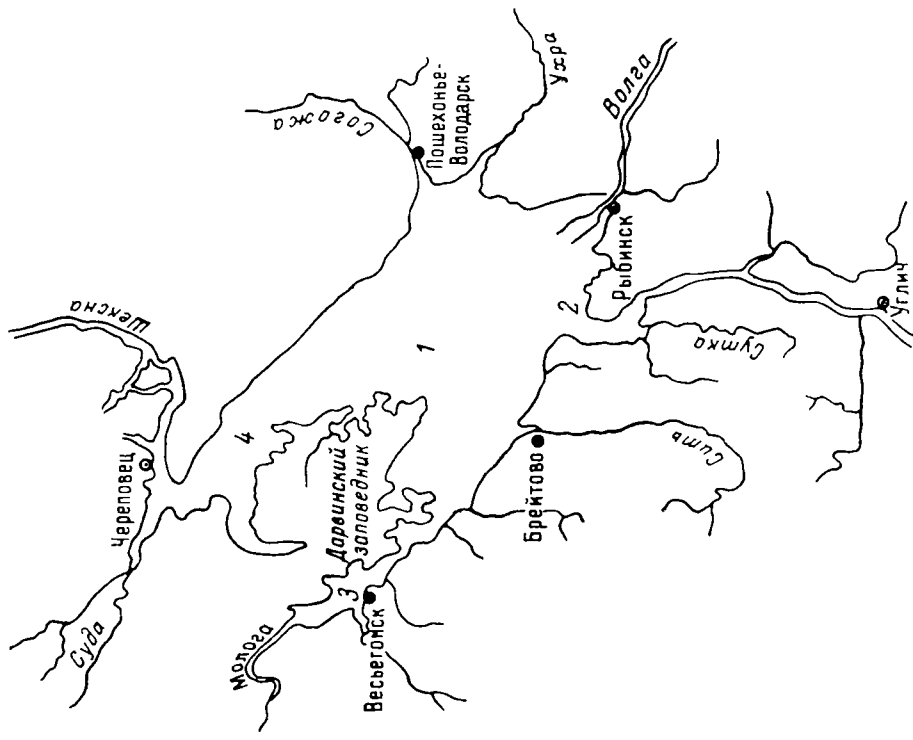


Рис. 7. Схема Рыбинского водохранилища.

Плеси: 1 — Главный, 2 — Волжский, 3 — Моложский, 4 — Шекнинский.

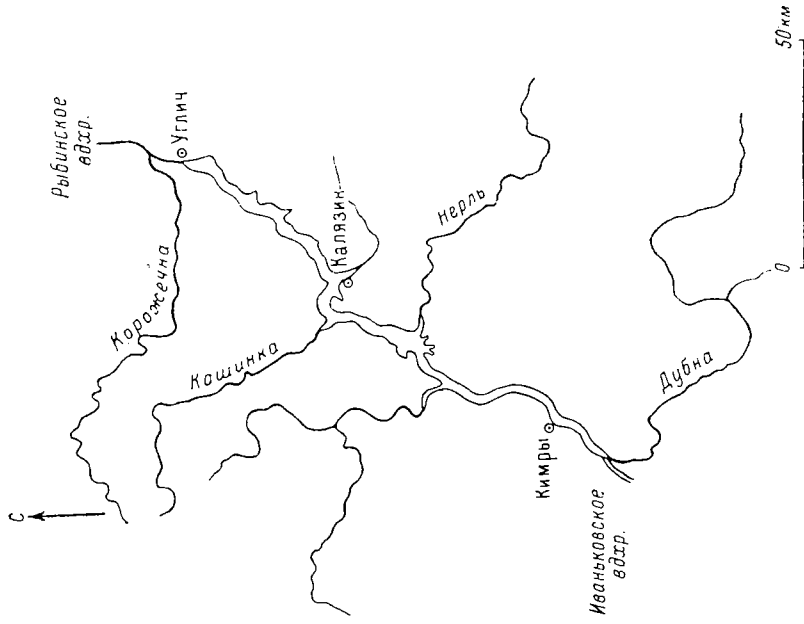


Рис. 6. Схема Угличского водохранилища.

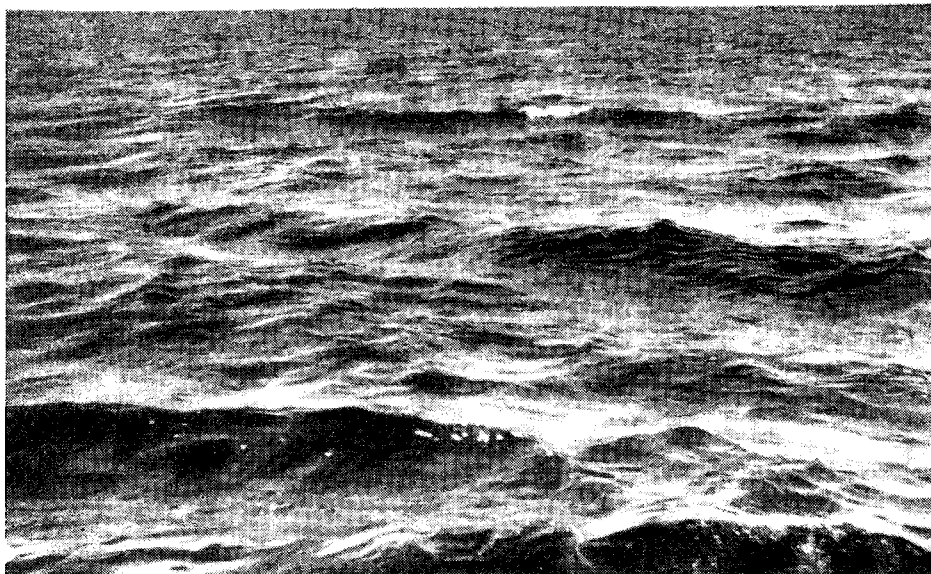


Рис. 8. Главный плес Рыбинского водохранилища.

Рыбинским водохранилищем затоплены не только русла рек, их поймы и надпойменные террасы, но также обширное междуречье Мологи и Шексны. Средняя глубина водохранилища по сравнению с площадью зеркала весьма незначительна — 5.6 м. Участки с глубинами до 2 м составляют 21% площади зеркала. Наибольшая глубина — 30.4 м (измерена в период затопления) находится на том месте, где р. Ухра впадала в Шексну. Участки с глубиной более 20 м составляют доли процента от общей площади водоема,

В Рыбинское водохранилище впадает 64 реки, из которых, кроме Волги, крупнейшие — Молога, Шексна и Суда (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛАВНЫХ РЕК, ВПАДАЮЩИХ  
В РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

	Берег	Длина, км	Площадь водосбора	
			км <sup>2</sup>	%
Волга у Углича	—	636/3530	60000	40
Молога у Лентьева	Левый	455	29700	20
Шексна у Черной гряды	»	139	19490	13
Суда у Нелазского перевоза	»	184	13500	9
Прочие реки	—	—	28220	15
Зеркало водохранилища	—	—	4550	3
Волга у Рыбинска	—	807/3530	150000	100

П р и м е ч а н и е. В числителе — длина от истока Волги до Углича и Рыбинска, в знаменателе — от истока до устья. Длина Шексны приведена от ее истока из Белого озера до Шекснинской плотины. В настоящее время верхняя часть течения Шексны вошла в акваторию Шекснинского водохранилища, а ее нижняя часть — в акваторию Рыбинского.

В водохранилище следует различать четыре плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский, Главный (рис. 7). В каждом из них имеются расширенные части, т. е. плесы в узком смысле этого слова (рис. 8), а также заливы, проливы и русловые участки впадающих рек, вплоть до границ выклинивания их подпора.



Рис. 9. Схема Горьковского водохранилища.

### СРЕДНЯЯ ВОЛГА

До зарегулирования реки границей Верхней и Средней Волги следовало считать устье р. Шексны (Соколов, 1964). Эта граница осталась почти неизменной и после превращения реки в каскад водохранилищ. Место впадения Шексны почти совпадает с плотиной Рыбинской ГЭС. Средняя Волга является той частью реки, в пределах которой наиболее быстро увеличивается площадь водосбора и расхода воды. У Рыбинской плотины площадь водосбора равна 150 тыс. км<sup>2</sup>, средний многолетний расход — 1020 м<sup>3</sup>/с. На границе Средней и Нижней Волги площадь водосбора 12210 тыс. км<sup>2</sup>, а средний расход достигает 7740 м<sup>3</sup>/с.

### ГОРЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Участок Волги между Рыбинском и Городцом длиной 448 км занят Горьковским водохранилищем, которое было заполнено в 1955—1957 гг. и является четвертой ступенью каскада. Оба берега водохранилища расположены в лесной зоне в подзоне южной тайги. Зеркало имеет площадь 1591 км<sup>2</sup> и сложную конфигурацию (рис. 9). Его отдельные части сходны с водоемами разных типов. В верхнем участке между Рыбинском и Ярославлем водохранилищем затоплена только пойма и первая надпойменная терраса.

В среднем участке в районе впадения р. Костромы затоплена обширная низина, называемая Костромским расширением. Здесь впадает р. Кострома с притоками Сотью, Обнорой и несколькими небольшими речками. В настоящее время при заполнении водохранилища до НПУ озера сливаются в общую акваторию Костромского расширения. Исток р. Костромы расположен в западной части возвышенности Северные Увалы. Длина реки 354 км, площадь водосбора 16 000 км<sup>2</sup>.

Ниже Юрьевца начинается расширенная озеровидная часть водохранилища. Низовья больших рек — Унжи и Немды — подтоплены и превращены в заливы-эстуарии, глубоко вдающиеся в окружающую местность.

Берега Горьковского водохранилища преимущественно высокие, но в пределах Костромской и Унженской низменностей часто низкие. Наиболее высокие и живописные берега — в районе г. Плès. Здесь Волга пересекает южные отроги Галичско-Чухломской возвышенности.

Из многочисленных рек, впадающих в Горьковское водохранилище с севера, кроме Костромы следует упомянуть Немду и Унжу, с юга — Которосль. Суммарная боковая приточность водохранилища 580 м<sup>3</sup>/с. Наиболее значительный приток — р. Унжа — имеет длину 426 км<sup>2</sup> при площади водосбора 27 800 км<sup>2</sup>.

#### ВОЛГА МЕЖДУ ГОРОДЦОМ И ЧЕБОКСАРАМИ

На этом участке Волги (протяженностью 321 км) на границе двух подзон лесной зоны в ближайшем будущем будет заполнено Чебоксарское водохранилище, которое станет пятой ступенью Волжско-Камского каскада. Левый (северный) берег находится в подзоне южной тайги, правый в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Будущее водохранилище можно будет разделить на три части: верхнюю (от плотины Горьковского водохранилища до устья Оки), среднюю (между устьем рек Оки и Суры), нижнюю (от устья Суры до Чебоксарской плотины).

Площадь зеркала водохранилища будет равна 2274 км<sup>2</sup>, полный объем — 13.85 км<sup>3</sup>, полезный — 5.18 км<sup>3</sup>. Наибольшая длина приблизительно 300 км.

В верхнем участке водохранилища Волга пересекает Балахнинскую низменность. Оба берега здесь низкие. Вода по своему генезису и свойствам близка к воде Горьковского водохранилища.

Для среднего и нижнего участков характерна значительная асимметрия строения берегов. Правый берег, начиная от г. Горького и ниже до Чебоксар, почти везде высокий и часто крутой, левый — низкий и отлогий. К правому берегу подходят северные отроги Приволжской возвышенности, к левому — Марийская низменность. Местность, прилегающая к правому берегу, сильно распахана. Для левобережья характерны лесные и луговые ландшафты. Природные особенности местности, сложившиеся при естественном режиме реки, будут сказываться на особенностях строения и режима соответствующих участков водохранилища.

После заполнения водохранилища на границе его среднего и нижнего участков должны образоваться два больших залива. Один из них подтопит долину р. Суры и будет вдаваться к югу, другой протянется к северу по затопленной долине р. Ветлуги.

На участке, где будет заполняться Чебоксарское водохранилище, в Волгу впадает 28 рек. Важнейшие из правых притоков Ока и Сура, из левых — Керженец и Ветлуга.

Ока — наиболее значительный из правых притоков Волги. Длина реки 1500 км, площадь водосбора 245 000 км<sup>2</sup>, средний многолетний расход в низовьях реки 1230 м<sup>3</sup>/с. Исток Оки находится в центральной части Среднерусской возвышенности на высоте 226 м. Северная (левая) часть водосбора расположена в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов, южная, прилегающая к правому берегу, находится на границе лесной и лесостепной зон.

Левые притоки Оки — Жиздра, Угра, р. Москва, Пра, Клязьма, правые — Зуша, Упа, Проня, Мокша, Тёша. Сток левых притоков формируется в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Почвенный покров этой местности представлен почти исключительно дерново-подзолистыми почвами различного гранулометрического состава с вкраплением аллювиальных в поймах рек, а в плохо дренируемых участках — болотно-подзолистыми почвами.

Правые притоки Оки формируются на границе лесостепи, где почвенный покров более разнообразен. Здесь широко распространены серые лесные почвы и черноземы, преимущественно выщелоченные. Большая часть правобережья Оки сильно распахана.

На границе верхней и средней частей создаваемого Чебоксарского водохранилища в Волгу с юга впадает ее правый приток — р. Сура, длина которой 864 км, площадь водосбора 67 840 км<sup>2</sup>. Большая часть водосбора этой

реки находится в пределах лесостепной зоны, хотя в верховьях сохранились значительные массивы широколиственных лесов.

Наиболее значительные левые притоки Керженец и Ветлуга — типичные лесные реки с заметно окрашенной и слабо минерализованной водой. Длина Керженца 290 км, Ветлуги — 889 км. Площадь водосбора соответственно 6140 и 39 400 км<sup>2</sup>.

#### КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Шестая ступень каскада занята Куйбышевским водохранилищем, заполнение которого происходило с 1955 по 1957 г. Протяженность отрезка Волги между Чебоксарами и Волжской плотиной имени Ленина 484 км. Площадь водосбора в створе плотины 1210000 км<sup>2</sup>. Площадь зеркала 6448 км<sup>2</sup>, полный объем 25.42 км<sup>3</sup>, полезный — 16.60 км<sup>3</sup>.

Куйбышевское водохранилище по площади занимает второе место в мире среди всех водохранилищ, которые заполнены в речных долинах (Авакян, Фортунатов, 1972). Водоохранилище расположено в пределах двух природных зон: выше Казани — в лесной зоне в подзоне хвойно-широколиственных лесов, южнее — в зоне лесостепи. На правом гористом берегу леса сохранились лучше. На левом берегу леса сильно вырублены, ландшафт естественной лесостепи под воздействием антропогенного фактора стал степным.

Конфигурация водного зеркала Куйбышевского водохранилища сложная. Расширенные участки шириной 15—20 км чередуются с узкими проливами, ширина которых не превышает 3—5 км. Наибольшей ширины (38 км) водохранилище достигает в районе, где до его заполнения в Волгу впадала Кама. В ближайшем будущем границей Куйбышевского водохранилища по Камской ветви каскада станет строящаяся плотина Нижнекамского водохранилища у г. Набережные Челны. Эта плотина расположена на расстоянии 225 км от прежнего устья Камы. После перекрытия Камы в этом створе морфометрия и гидрография Куйбышевского водохранилища должны значительно измениться. Например, р. Вятка — крупнейший приток Камы — в ближайшем будущем будет впадать не в Каму, а непосредственно в Камский плес Куйбышевского водохранилища.

Ниже Казани Волга резко поворачивает к югу и течет вдоль восточного склона Приволжской возвышенности. Правый берег почти на всем протяжении высокий и часто крутой, левый преимущественно низкий и отлогий. Однако в некоторых участках, например около г. Тольятти, оба берега высокие.

Севернее Ульяновска возвышаются Ундорские горы, южнее — Белые горы (высота до 334 м), а еще дальше к югу — Жигули (высота до 370 м).

Берега водохранилища расчленены несколькими заливами различной конфигурации и размеров. Самый большой залив в верхней части водохранилища Свяжский, в нижней — Черемшанский с ответвляющимся от него Сусканским заливом. Черемшанский залив лопастной формы, вдается в восточный берег на 50 км по долине р. Большой Черемшан.

Согласно районированию водохранилища, предложенному Н. А. Дзюбаном (1960), следует различать восемь плесов Куйбышевского водохранилища: Волжский, Камский, Волго-Камский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский, Новодевиченский, Приплотинный (рис. 10).

В Куйбышевское водохранилище впадает приблизительно сто рек, среди которых особое место занимает Кама — первая по величине после Волги и наиболее многоводная река Волжского бассейна. До зарегулирования стока и произошедших в результате этого изменений гидрографической сети длина Камы достигала 2300 км, площадь бассейна — 522 тыс. км<sup>2</sup>, а средний многолетний расход в нижнем течении — 4100 м<sup>3</sup>/с.

После окончания строительства плотины у Набережных Челнов и заполнения Нижнекамского водохранилища длина Камы от истока до Набережных Челнов уменьшается до 1723 км, а площадь водосбора — до 370 тыс. км<sup>2</sup>.

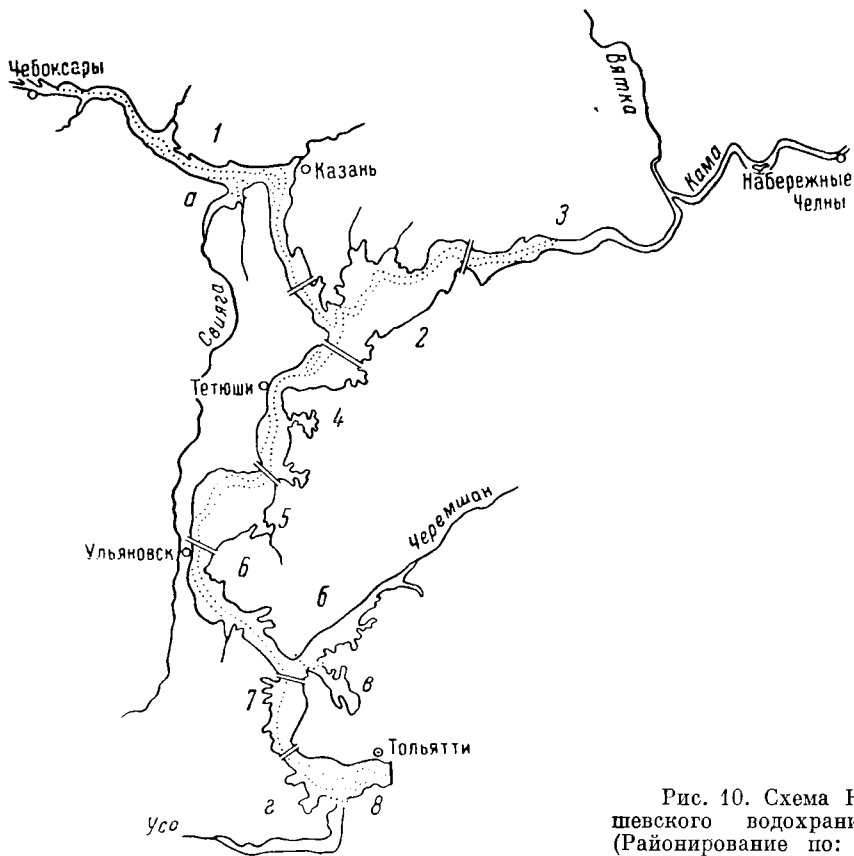


Рис. 10. Схема Куйбышевского водохранилища. (Районирование по: Н. А. Дзюбан, 1960).

Плесы: 1 — Волжский, 2 — Волго-Камский, 3 — Камский, 4 — Тетюшинский, 5 — Ундорский, 6 — Ульяновский, 7 — Новодевический, 8 — Приплотинный. Заливы: а — Свияжский, б — Черемшанский, в — Сусканский, г — Усинский.

Столь сильное уменьшение длины реки и площади водосбора в первую очередь обусловлено тем, что крупнейший приток Камы — р. Вятка, как уже было сказано выше, в ближайшем будущем будет впадать не в саму Каму, а в Камский плес Куйбышевского водохранилища. Площадь водосбора Вятки равна 370 000 км<sup>2</sup>.

Исток Камы расположен в средней части Верхнекамской возвышенности на высоте 331 м. За исток принимается место соединения четырех ключей у дер. Карпулино Удмуртской АССР. Первые 100 км река течет на север и огибает северную оконечность Верхнекамской возвышенности. Ниже впадения рек Весляны и Кельтмы Кама поворачивает сначала на восток, а ниже впадения р. Вишеры на юг и течет по долине, пролегающей между Верхнекамской возвышенностью и Уральским хребтом. После впадения Вишеры и других рек, стекающих с Уральского хребта, Кама становится мощной многоводной рекой.

До заполнения водохранилищ Каму было принято делить на три части: верхнюю (до впадения Вишеры), среднюю (между устьями рек Вишеры и Белой), нижнюю (от устья Белой до впадения в Волгу). После заполнения водохранилищ правильнее ограничиться делением Камы на две части: верхнюю (незарегулированную) — от истока до места впадения Вишеры и нижнюю, которая включает три ступени Камской ветви Волжско-Камского каскада. Из притоков Верхней Камы, водосбор которых превышает 5 тыс. км<sup>2</sup>, упомянем только р. Весляну длиной 266 км с водосбором 7490 км<sup>2</sup>.

Нижняя Кама включает три водохранилища: Камское (Пермское), Воткинское и строящееся Нижнекамское.



Камское водохранилище расположено между местом впадения р. Вишеры и Пермским гидроузлом. Водоохранилище заполнено в 1954—1956 гг. Его длина близка к 300 км, площадь зеркала 1915 км<sup>2</sup>, полный объем 12.2 км<sup>3</sup>, полезный — 9.2 км<sup>3</sup>. Зеркало водохранилища имеет сильно разветвленную конфигурацию. Заливы, заполнившие долины впадающих рек, глубоко вдаются в прилегающую местность.

Левые притоки Камского водохранилища берут начало на склонах Уральского хребта, правые начинаются в пределах Верхнекамской возвышенности. Важнейшие левые притоки: Вишера (длина 450 км, водосбор 8780 км<sup>2</sup>), Косьва (длина 203 км, водосбор 6300 км<sup>2</sup>), Чусовая (длина 735 км, водосбор 47 600 км<sup>2</sup>), Сылва (длина 626 км, водосбор 22 480 км<sup>2</sup>). Из правых притоков следует указать Иньву (длина 257 км, водосбор 5820 км<sup>2</sup>) и Обву (длина 247 км, водосбор 6720 км<sup>2</sup>).

Воткинское водохранилище занимает участок от Камского гидроузла до плотины, перекрывающей Каму у г. Чайковского. Водоохранилище заполнено в 1962—1964 гг. Его длина 370 км, площадь зеркала 1120 км<sup>2</sup>, полный объем 9.36 км<sup>3</sup>, полезный — 3.7 км<sup>3</sup>. Форма зеркала удлиненная, извилистая, умеренно расчлененная заливами. Изгибы зеркала водохранилища соответствуют извилинам реки до ее зарегулирования.

Из притоков Воткинского водохранилища отметим только относительно большую р. Тулву, впадающую слева близ г. Ось. Длина этой реки 118 км, водосбор 3530 км<sup>2</sup>. Общее количество притоков немного превышает 40.

Нижнекамское водохранилище еще не заполнено. Оно войдет в состав каскада после перекрытия Камы близ г. Набережные Челны. Водоохранилище будет иметь сильно расчлененную конфигурацию. Его площадь будет близка к 2600 км<sup>2</sup>, полный объем 12.9 км<sup>3</sup>, полезный — 4.4 км<sup>3</sup>. В участок Камы, где готовится к заполнению Нижнекамское водохранилище, впадает много небольших рек и только два больших притока — р. Иж и р. Белая. Иж впадает справа в верхнюю часть водохранилища (длина реки 259 км, водосбор 8510 км<sup>2</sup>), Белая — слева в нижнюю его часть (длина реки 1420 км, площадь водосбора 142 000 км<sup>2</sup>).

Из многочисленных рек, впадающих в Куйбышевское водохранилище, кроме Камы следует отметить только наиболее значительные, водосбор которых превышает 5 тыс. км<sup>2</sup>. В Волжский плес Куйбышевского водохранилища слева впадают Большая Кокшага (длина 294 км, водосбор 6330 км<sup>2</sup>), Малая Кокшага (длина 194 км, водосбор 5160 км<sup>2</sup>), Илеть (длина 204 км, водосбор 6450 км<sup>2</sup>). Справа впадает р. Свияга (длина 375 км, водосбор 16 700 км<sup>2</sup>).

Из притоков, впадающих в Камский плес, кроме самой Камы надо указать р. Вятку — крупнейший приток, впадающий в водохранилище с севера. Вятка — типичная равнинная река, многоводная в период весеннего половодья, с резко выраженным летним меженным периодом. Длина реки 1314 км, площадь водосбора 129 000 км<sup>2</sup>. Верховья Вятки расположены в подзонах средней и южной тайги, низовья — в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

В тот же Камский плес с юго-востока впадают реки Зай и Шешма, которые начинаются на Бугульминско-Белебеевской возвышенности и текут по лесостепной равнине сначала Высокого, а потом Низкого Заволяжья. Длина Зая 219 км, площадь водосбора 5020 км<sup>2</sup>, Шешмы соответственно 259 и 6040 км<sup>2</sup>.

В средней и нижней частях Куйбышевского водохранилища почти все притоки имеют сравнительно небольшую длину и площадь водосбора. Наиболее значительный приток с востока — р. Большой Черемшан — имеет длину 336 км и водосбор 11 500 км<sup>2</sup>. Черемшан начинается на западном склоне Бугульминско-Белебеевской возвышенности и течет по сильно распаханной лесостепной местности с почвенным покровом, в котором преобладают выщелоченные черноземы.

В пределы Нижней Волги входят Саратовское и Волгоградское водохранилища, Ахтубинская пойма и дельта Волги.

Для определения количества воды, поступающей из Средней в Нижнюю Волгу, наиболее надежными надо считать сведения о расходах воды в створе Поляны им. Фрунзе немного ниже плотины им. Ленина. По этому, удобному для замеров створу имеется наиболее длительный ряд наблюдений. Средний многолетний расход воды равен  $7740 \text{ м}^3/\text{с}$  с колебаниями годовых расходов от 4680 до  $11600 \text{ м}^3/\text{с}$ . Здесь же 26 мая 1926 г. был замерен исключительный расход —  $60900 \text{ м}^3/\text{с}$ .

#### САРАТОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Саратовское водохранилище расположено между Воляжской плотинной им. Ленина на севере и Балаковской плотинной на юге. Протяженность этого участка 348 км, площадь зеркала  $1831 \text{ км}^2$ , полный объем  $12.37 \text{ км}^3$ , полезный —  $1.75 \text{ км}^3$ .

Весь правый берег Саратовского водохранилища расположен в зоне лесостепи, левый — степной. Границей зон на левом берегу принято считать р. Самару. В районе Жигулей Волга образует крутую излучину, называемую Самарской Лукой. Здесь Волга огибает Жигули и прорывается через «Жигулевские ворота», где оба берега высокие и крутые. К левому берегу выше устья р. Сок подступают Сокские яры, ниже — Соколи горы. Только у Сызрани река принимает основное направление к юго-западу.

К югу от Самарской Луки вдоль правого берега тянется Приволжская возвышенность, во многих местах достигающая высоты 300 м, с отдельными вершинами до 365 м. Возвышенность круто спускается к правому берегу. В противоположность этому левый берег, начиная от г. Куйбышева, низкий. В пределах Самарской Луки вдоль левого берега тянется узкая полоса пойменных осокоревых лесов. Южнее левый берег степной. На левом берегу водохранилища затоплена не только пойма, но также ближайшие надпойменные террасы.

Саратовское водохранилище коренным образом отличается от других водохранилищ Воляжского каскада. В нем не накапливается запас воды, сохраняемый на длительное время. По всему облику и конфигурации зеркала оно более напоминает медленно текущую реку (рис. 11), чем водоем замедленного водообмена. Водоохранилище предназначено для недельного регулирования стока. Конфигурация его зеркала соответствует изгибам реки.

С правого берега в Саратовское водохранилище впадает только одна значительная река — Сызранка, длиной 168 км с площадью водосбора  $5650 \text{ км}^2$ . С левого берега еще в пределах излучины Самарской Луки выше «Жигулевских ворот» с северо-востока впадает р. Сок длиной 363 км с водосбором  $11700 \text{ км}^2$ . Ниже Жигулевских ворот впадает р. Самара длиной 594 км с водосбором  $46500 \text{ км}^2$ . По этой реке на левом берегу проходит граница лесостепной и степной зон.

Реки, впадающие ниже Самарской Луки, — Чапаевка и Чагра, а также большое количество небольших степных речек несут заметное количество воды только во время весеннего половодья. В остальное время года в реках ничтожное количество воды или они совсем высыхают. В нижней части Саратовского водохранилища с востока впадает р. Малый Иргиз длиной 235 км с водосбором  $3900 \text{ км}^2$ . Эта река также многоводна только весной.

#### ВОЛГОГРАДСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Седьмой самой нижней ступенью Воляжского каскада является Волгоградское водохранилище, расположенное между Балаковской плотинной Саратовского водохранилища и плотинной имени XXII съезда КПСС, находящейся

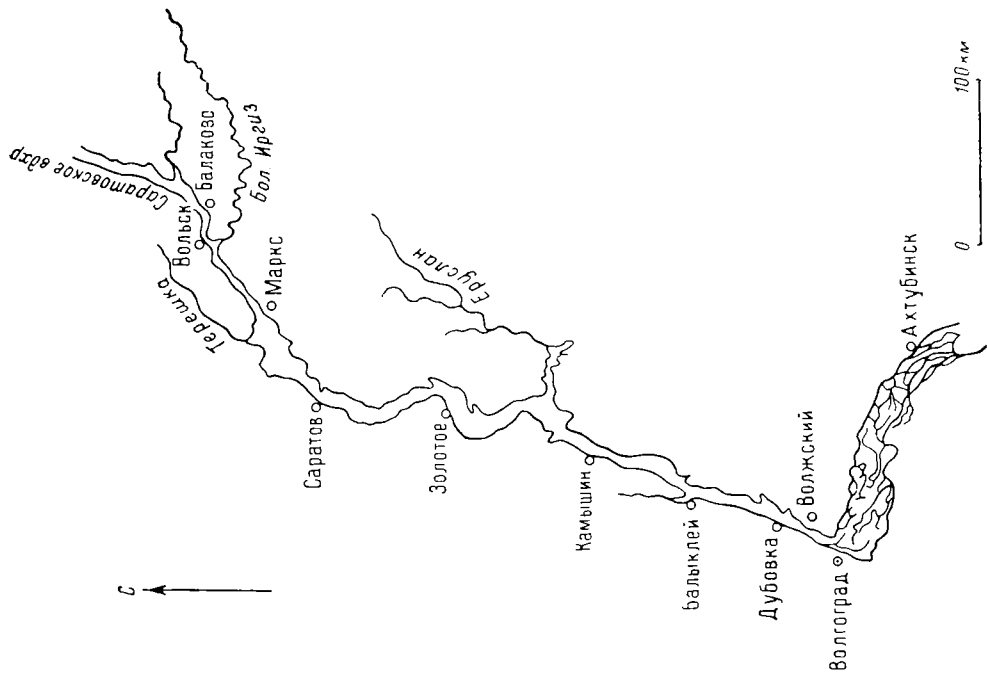


Рис. 11. Схема Саратовского водохранилища.

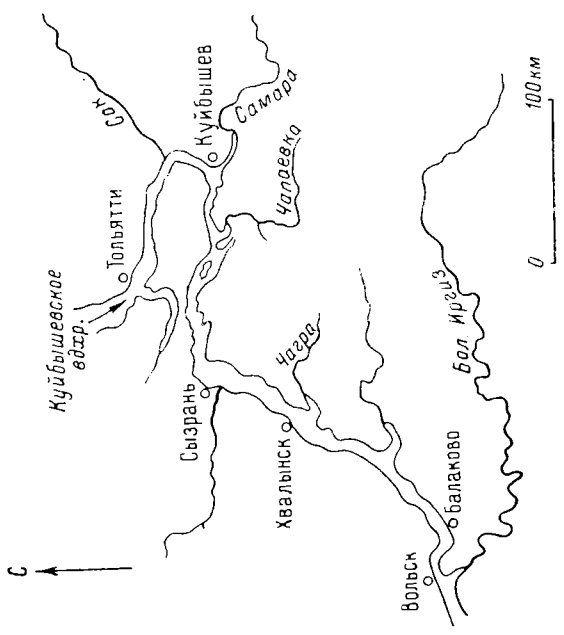


Рис. 12. Схема Волгоградского водохранилища. →

в 10 км выше Волгограда. Длина участка Волги, использованного для создания этого водохранилища, равна 546 км. Площадь зеркала водохранилища 3117 км<sup>2</sup>, полный объем 31.45 км<sup>3</sup>, полезный — 8.25 км<sup>3</sup>.

Водоохранилище вытянуто вдоль русла реки (рис. 12). Его верхний участок по правому берегу простирается до южной оконечности Змеевых гор, где впадает р. Терешка. Длина ее 273 км, площадь водосбора 9680 км<sup>2</sup>. Ширина водохранилища в этом участке только немного больше ширины, которую до зарегулирования Волга имела во время половодья. Ниже впадения Терешки водохранилище расширяется до 15—17 км. На протяжении побережья водохранилища существует только один большой залив, который по затопленной долине р. Еруслан глубоко к востоку вдается в Заволжские степи.

Большая часть Волгоградского водохранилища расположена в степной зоне. Граница лесостепной и степной зон на правом берегу проходит севернее Саратова близ устья р. Терешки. На левом берегу к степной зоне относится верхняя и средняя части водохранилища на юг до р. Еруслан. Ниже впадения этой реки начинается зона полупустыни.

Левый берег Волгоградского водохранилища везде низкий, сложенный аллювиальными отложениями. В его южной части преобладают отложения Хвалынского моря.

К левым притокам водохранилища относятся реки Большой Иргиз и Еруслан. Первая из них впадает в верхнюю часть водохранилища недалеко от Балаковской плотины, вторая — в среднюю часть водохранилища с востока. Большой Иргиз начинается на склонах возвышенности Общий Сырт, его длина 675 км, водосбор 24 000 км<sup>2</sup>. Длина Еруслана 278 км, водосбор 5570 км<sup>2</sup>. Оба притока — типичные степные реки, относительно многоводные только во время таяния снегового покрова.

Еруслан — нижний из левых притоков Волги. Ниже в Волгу впадают только немногочисленные степные речки, пересыхающие в течение большей части года. В результате ничтожного притока и очень высокой испаряемости средние расходы воды в Волге ниже Волгограда заметно уменьшаются с 8380 м<sup>3</sup>/с в створе Волгограда до 7300 м<sup>3</sup>/с в створе Верхнелебяжье близ Астрахани.

#### ВОЛГА МЕЖДУ ВОЛГОГРАДСКИМ ВОДОХРАНИЛИЩЕМ И УСТЬЕМ

Волго-Ахтубинская пойма и дельта. Непосредственно ниже Волгоградского водохранилища Волга изменяет направление и далее до устья течет к юго-востоку. Близ плотины, замыкающей водохранилище, от левого берега главного русла ответвляется проток Ахтуба. Место ответвления, считая по течению реки, расположено в 603 км от устья Волги. Долина Волги ниже ответвления Ахтубы называется Волго-Ахтубинской поймой. Длина этого участка от начала до вершины дельты близка к 450 км. Ширина поймы варьирует от 15 до 45 км. Площадь поймы около 7500 км<sup>2</sup>.

Волго-Ахтубинская пойма вместе с дельтой Волги — самостоятельная физико-географическая провинция, природные условия которой резко отличаются от таковых окружающей местности (Физико-географическое районирование СССР, 1968, с. 113—114). В верхней части Волго-Ахтубинская пойма пересекает зону полупустыни, в нижней — зону пустыни.

Волго-Ахтубинская пойма — своеобразный оазис, протянувшийся полосой от Волгограда приблизительно до Астрахани. При ничтожном количестве атмосферных осадков пойма покрыта пышной луговой, кустарниковой, а иногда и древесной растительностью. Достаточное, а местами избыточное увлажнение обуславливается поступлением транзитных вод, приносимых Волгой во время половодья.

Волго-Ахтубинская пойма и дельта Волги в различных направлениях пересекаются водотоками, общее количество которых достигает 279. Их суммарная длина немного превышает 4800 км. Из них 12 протоков имеют длину

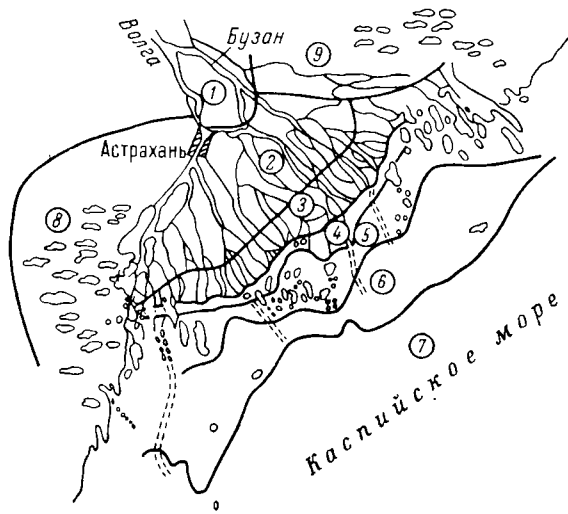


Рис. 13. Схема районирования дельты Волги.

Зоны надводной части: 1 — верхняя, 2 — средняя, 3 — нижняя, 4 — култучная зона переходной полосы; подводная часть: 5 — островная зона, 6 — собственно авандельта, 7 — зона морского подхода к авандельте, 8, 9 — западная и восточная зоны бугров Бэра.

от 50 до 100 км, а три — более 100 км. Водный режим Волго-Ахтубинской поймы сильно изменился после создания Волжского каскада.

**Дельта Волги.** Началом дельты принято считать место ответвления от Волги протока Бузан в 150 км от устья Волги (рис. 13). Площадь дельты около 12 000 км<sup>2</sup>. Эта величина непрерывно варьирует в зависимости от многолетних колебаний горизонта Каспия.

Среди многочисленных публикаций по районированию дельты и типизации дельтовых водоемов следует отметить работы С. С. Байдина, Ф. Н. Линберга, И. В. Самойлова (1956), Е. Ф. Белевич (1963) и К. В. Горбунова (1971, 1976), поскольку эти авторы приводят наиболее полные сведения. Схема районирования дельты Волги (по: Белевич, 1963) приведена ниже.

Часть дельты	Зона
Надводная часть (надводная аллювиальная дельтовая равнина)	Верхняя Средняя Нижняя
Переходная полоса от надводной к подводной дельте	Култучная
Подводная часть (предустьевое пространство, предустьевое взморье, устьевое взморье)	Островная часть авандельты Зона собственно авандельты Зона морского подхода к авандельте

Верхняя зона является переходной между Ахтубинской поймой и дельтой. Здесь много стариц и мало протоков, нет бугров Бэра. Высота островов над меженным уровнем 3—4 м. Растительный покров преимущественно злаково-разнотравный. По берегам протоков галлерейные ивовые насаждения. Ширина зоны 40—50 км.

В средней зоне большое количество бугров Бэра, много ильменей и сложно разветвленных протоков, которые можно разделить на более или менее устойчивые, постепенно увеличивающиеся размеры, и медленно отмирающие. Высота островов от 1.5 до 3 м. Ильмени бывают межбугровые, култучные и подступные. Глубина култучных ильменей не более 1 м. Их размеры варьируют от нескольких гектаров до нескольких квадратных километров. Ширина зоны 30—50 км. В растительном покрове возвышенных участков пре-

обладает разнотравье, в пониженных участках встречаются тростниковые и рогозовые заросли.

Для нижней зоны характерно еще более интенсивное ветвление протоков, наличие култучных ильменей и очень малое количество бугров Бэра. Высота островов от нескольких десятков сантиметров до 2 м. По этой зоне проходит край древней аллювиальной надводной равнины, сложенной хвалынскими осадками. Вдоль верхней границы зоны преобладает разнотравье. Распространены ивовые леса. Ниже широкой полосой тянутся тростниковые заросли. В понижениях распространены заросли рогоза. Ширина зоны 6—20 км. По мере роста дельты и отмирания части протоков граница этой зоны передвигается вниз по течению.

Переходная полоса между надводной и подводной дельтой одновременно является култучной зоной. Эта зона начинается ниже устьев дельтовых протоков. Здесь отлагается наибольшее количество наносов, образуются новые острова и будущие ильмени. Акватория водоемов больше, чем площадь островов.

В достаточном проточных ериках распространены рдесты и сусак. На тех участках дельты, где в море впадают наиболее многоводные протоки, по их краям нарастают косы и дельта сравнительно быстро выдвигается в море. Напротив, перед участками дельты с отмирающими протоками образуются слабопроточные пресноводные заливы, называемые култуками. Их глубина в половодье 0.8—1.3 м, а в межень они мелеют и даже обсыхают.

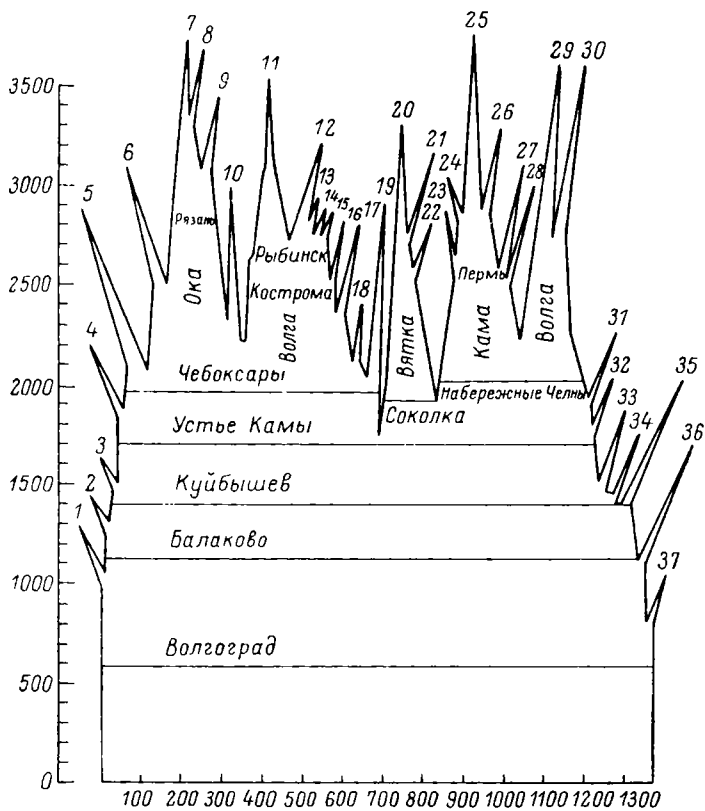


Рис. 14. Схема водосбора Волги и ее главных притоков.

1 — Терешка, 2 — Сызранка, 3 — Уса, 4 — Свияга, 5 — Сура, 6 — Мокша, 7 — исток Оби, 8 — Угра, 9 — Москва-река, 10 — Клязьма, 11 — исток Волги, 12 — Мологи, 13 — Суда, 14 — Шексна, 15 — Согожа, 16 — Кострома, 17 — Унжа, 18 — Керженец, 19 — Велуга, 20 — Вятка, 21 — Чепца, 22 — Кильмезь, 23 — Обва, 24 — Иньва, 25 — исток Камы, 26 — Вишера, 27 — Чусовая, 28 — Сытва, 29 — Белая, 30 — Уфа, 31 — Шешма, 32 — Зай, 33 — Черемшан, 34 — Сок, 35 — Самара, 36 — Большой Иргиз, 37 — Ерүслан. По оси ординат — расстояние от устья Волги, км; по оси абсцисс — площадь водосбора, тыс. км<sup>2</sup>.

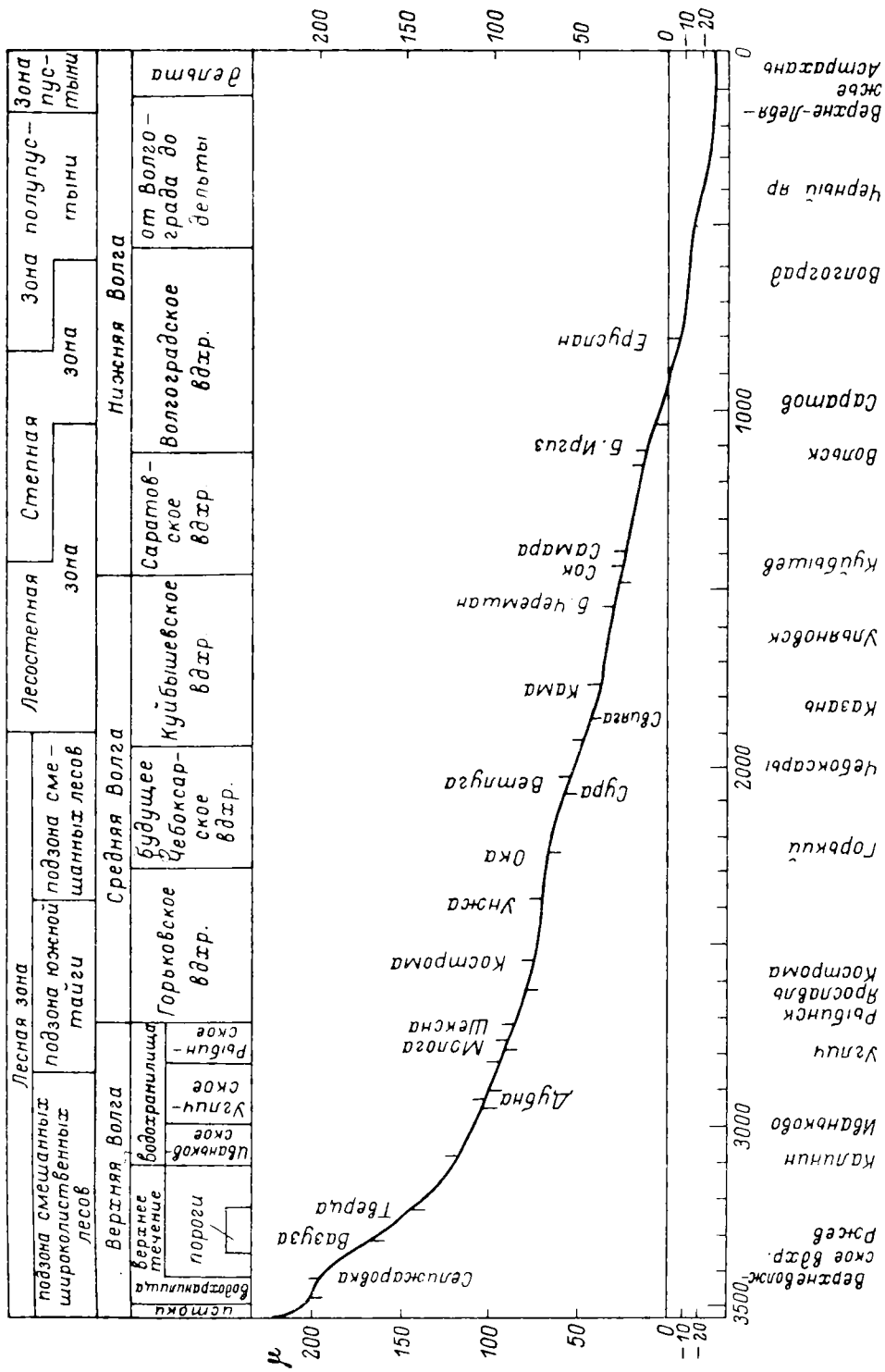


Рис. 15. Продольный профиль и районирование Волги.

Подводную часть дельты можно разделить на островную зону авандельты и собственно авандельту. Острова авандельты, как правило, сложены морскими осадками, в то время как в култушной зоне преобладают острова с аллювиальными отложениями. Нижняя граница островной зоны проходит по южным концам морских островов. Ширина зоны 20—40 км.

Зона собственно авандельты шириной 20—45 км располагается между островной зоной и двухметровой изобатой. Преобладают участки с глубиной менее 1 м. В этой зоне очень мало островов и много подводных кос.

Границы перечисленных зон нижнего края дельты существенно изменяются в зависимости от колебаний горизонта. При быстром понижении уровня расширяется култушная зона и образуются новые острова. При сколько-нибудь значительном повышении уровня култушная зона и острова сокращаются. За 2-метровой изобатой начинается мелководная зона моря, именуемая «зоной морского подхода» к дельте.

Площади различных частей водосбора Волги и ее главных притоков показаны на рис. 14, в продольный профиль на рис. 15.



Современный облик долины Волги сформировался только в послеледниковое время. Гидрографическая сеть Русской равнины и расположение водоразделов между бассейнами северных и южных морей значительно трансформировались в разные эпохи. Согласно мнению Н. С. Шатского (1948), еще в палеозое в конце герцинского времени тектогенез юго-восточной части Русской равнины стал изменяться от геосинклинального к платформенному. В юго-восточной части Русской платформы начал образовываться меридиональный прогиб. Интенсивные тектонические процессы не прекращались в этом регионе и позднее. Особенно интенсивное формирование Волжского прогиба происходило в мезозое (Обедиентова, 1975).

В конце третичной эпохи, в особенности в плиоцене, несколько раз изменялись размеры и очертания Древнего моря, расположенного там, где теперь находится Каспий.

Регрессии и трансгрессии Каспия, а также изменения расположения главного водораздела Русской равнины происходили и позднее, в нижнем и среднечетвертичное время, а также в голоцене.

В середине плиоцена в доакчагыльское время северная и средняя части Каспийского моря были сушей, по которой текла Палеоволга. Дельта этой реки находилась недалеко от современного Апшеронского полуострова. На месте Южного Каспия в то время сохранялся водоем, который некоторые геологи называют Балаханским озером. В. П. Батуриным (1937) было установлено, что значительная часть осадков, слагающих продуктивную нефтеносную толщу этого района, составляют осадки, принесенные Палеоволгой с возвышенностей средней части Русской равнины (рис. 17).

В доакчагыльское время вдоль северного подножья Жигулей с запада на восток текла полноводная Северо-Жигулевская река. Эта река впадала в Палеоволгу недалеко от современного устья р. Сок (Обедиентова, 1974, 1975). Палеоволга протекала в то время восточнее, чем теперь течет Волга.

В конце плиоцена приблизительно за один миллион лет до наших дней в восточной части Русской равнины образовался глубокий прогиб земной коры, который охватил не только акваторию Древнего моря, где теперь расположен Каспий, но также Прикаспийскую низменность и Заволжье. На севере он простирался до среднего течения Палеокамы. Тогда образовалось море, которое принято называть Акчагыльским. Это море на западе простиралось до Приволжской возвышенности, а Жигули вдавались в него как полуостров (рис. 16).

Главными реками, которые пересекали восточную часть Русской равнины, были Палеоволга и Палеокама. Обе реки впадали в Акчагыльское море.



Рис. 16. Очертания акчагыльской (1), хвалынской (2) и новокаспийской (3) трансгрессий.

Вопрос о возрасте этих рек детально освещен в работе Г. В. Обедиентовой (1975), посвященной формированию речных систем Русской равнины. Какая из этих рек древнее — решить нелегко. Расположение древних русел обеих рек прослеживается еще в карбоне. «Уже в визейском веке Нижняя Кама была притоком Средней Волги. Однако позднее сформированный в мезозое меридиональный участок Средней Камы перехватил у Верхней Волги сток с Урала» (Обедиентова, 1975, с. 31).

Позднее в период таяния ледника днепровского оледенения воды Палеооки, Палеоволги и Палеокамы устремились к юго-востоку в сторону Хазарского моря.

Обрывистый правый берег Волги ниже устья Камы так высок и крут не только потому, что, согласно закону Кориолиса, он постоянно подмывается Волгой, но также благодаря тектоническим процессам. Воздействие тектоники ярче всего проявляется в районе Самарской Луки и Жигулей.

Первым покровным оледенением на водосборе Волги было окское, приблизительно синхронное гюнцскому и миндельскому оледенениям в Альпах. Оно

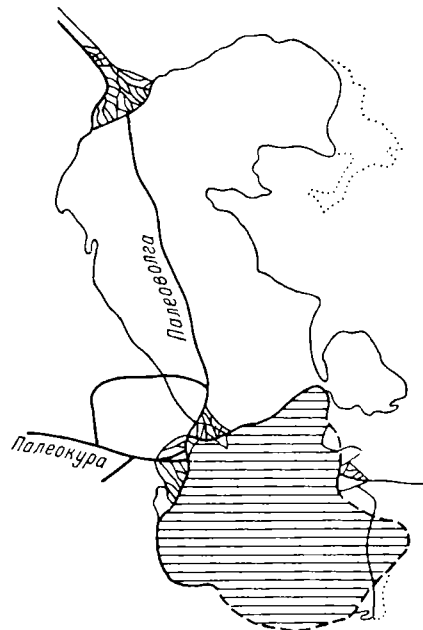


Рис. 17. Каспий и Палеоволга во время Балаханского озера.

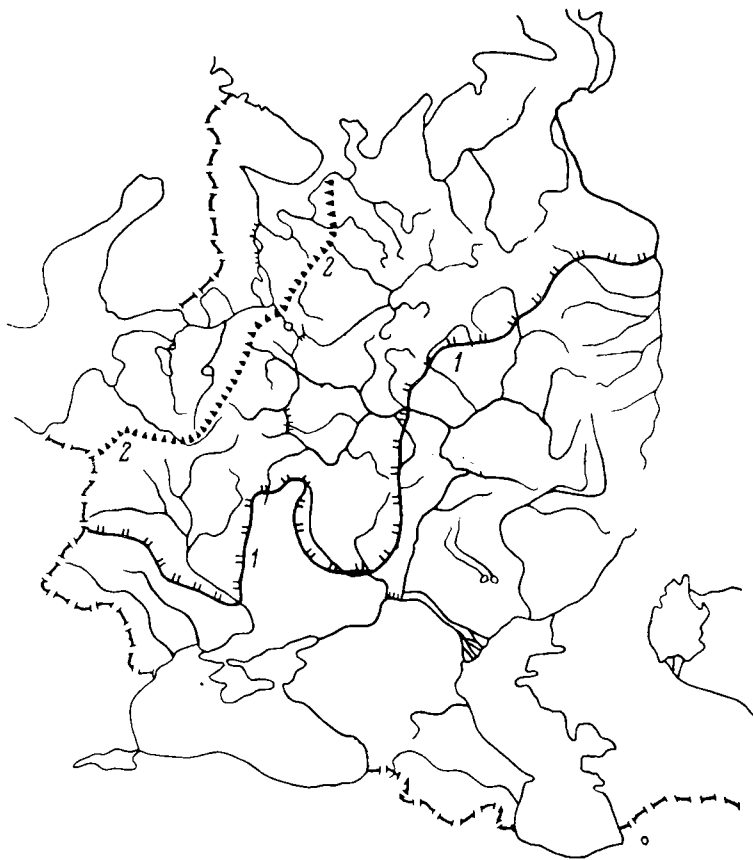


Рис. 18. Границы оледенений на Русской равнине.  
 1 — днепровское (рисское), 2 — валдайское (вюрмское).

началось примерно 700 тыс. лет назад и продолжалось около 200 тыс. лет. В это время на юго-востоке бассейна на месте Древнеапшеронского моря стало формироваться Каспийское море и началась бакинская трансгрессия. Это была первая из нескольких четвертичных трансгрессий Каспия. Таяние льдов окского ледника происходило в лихвинскую межледниковую эпоху, характеризующуюся более теплым климатом.

Следующее днепровское оледенение (соответствующее рисскому) было относительно непродолжительным, но наиболее обширным по площади. В это время льды распространялись по Приднепровской низменности до  $47^{\circ}$  с. ш., а в бассейне Дона — до  $49^{\circ}$  с. ш. Наиболее высокая часть Среднерусской возвышенности оставалась непокрытой льдом. В долине Палеоволги граница покровного оледенения достигала устья р. Ветлуги (рис. 18). Днепровское оледенение закончилось около 300 тыс. лет до нашей эры. Оно продолжалось до рославльского межледниковья. Интенсивное таяние льда было одной из причин следующего наступления Древнекаспийского моря, называемого хазарской трансгрессией. В это время граница моря на севере доходила приблизительно до  $51^{\circ}$  с. ш. и находилась немного южнее Саратова, но севернее Камышина. Объем воды, образовавшийся при таянии днепровского ледника, был настолько велик, что Хазарское море было почти пресным.

Следующее оледенение, называемое московским, не было столь обширным. Граница льдов в это время может быть проведена по линии Калуга, Подольск, Пучеж на Волге, Галич. Московское оледенение сменилось микулинским межледниковьем.

В период таяния льдов московского оледенения происходила следующая трансгрессия Каспия — хвалынская. Масса тающего льда на этот раз была меньшей, поэтому Хвалынское море было неполностью опресненным. Площадь Хвалынского моря была более чем в два раза больше современного Каспия, уровень достигал отметки +50, т. е. был на 78 м выше современного. Северная граница сплошных морских отложений Хвалынского моря доходила приблизительно до долины р. Еруслан. Отложения лиманного типа и аллювиальные отложения террас, синхронных хвалынской трансгрессии, прослеживаются в долине Волги далеко к северу вплоть до Горьковского водохранилища (Обедиентова, 1964).

Последнее оледенение, которое закончилось около 10 тыс. лет до наших дней, принято называть валдайским. Некоторые авторы разделяют его на два оледенения — калининское и оставшковское. Между этими периодами существовал межледниковый относительно теплый промежуток. Другие авторы считают калининское и оставшковское оледенения только фазами одного валдайского оледенения, соответствовавшего вюрмскому в Альпах.

На этот раз льдом был покрыт сравнительно небольшой участок водосбора Волги, ограничивающийся Валдайской возвышенностью. Основная площадь этого оледенения была расположена дальше к северу и северо-западу.

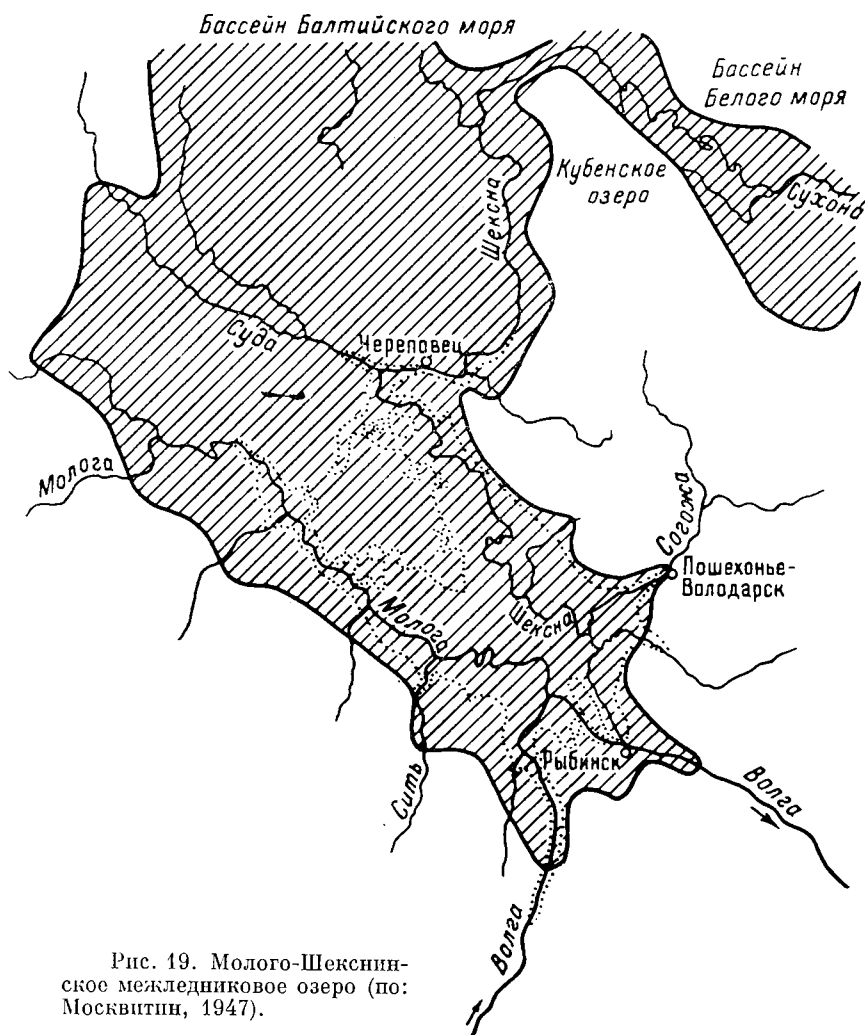


Рис. 19. Молого-Шекснинское межледниковое озеро (по: Москвитин, 1947).

Льды оставили яркие следы в своеобразном ландшафте этой местности: обильные озера, заполняющих углубления между грядами холмов, и очень большое количество валунов различных размеров.

Рассматривая изменения гидрографической сети водосбора Волги в четвертичное время, следует сказать о периодах массового образования озер. В период микулинского межледниковья в бассейне Верхней Волги существовало несколько обширных озер. Одно из них заливало костромскую низину и условно называется костромским. Еще большие размеры имело Угличско-Кашинское озеро. Западная часть этого водоема простиралась до мест, где теперь расположены города Кашин и Углич, а восточная часть доходила до склонов Даниловской возвышенности (Ауслендер, 1967). К этому же времени надо отнести формирование в верховьях р. Сухоны древнего Кубенско-Сухонского озера.

Еще большее скопление озер существовало в бассейне Верхней Волги в период максимальной стадии валдайского оледенения приблизительно 17 тыс. лет тому назад. Эти водоемы образовали систему приледниковых озер, направление стока которых несколько раз изменялось на различных стадиях продвижения и таяния валдайского ледника. В числе этих приледниковых озер следует назвать следующие: Тверское, Верхнемоложское, Нижнемоложское, Молого-Шекснинское, Белозерское и Сухонское (Квасов, 1975). Приледниковые озера были связаны проливами с расположенными восточнее Ростовским и Костромским озерами. Направление стока, дренировавшего систему приледниковых озер в течение валдайского оледенения, несколько раз изменялось в зависимости от расположения наступавшего и отступавшего ледника.

О времени формирования и отмирания отдельных озер у геологов нет единого мнения. По мнению А. И. Москвитина (1947), обширное так называемое Молого-Шекснинское озеро, размерами превышающее современное Онежское озеро, существовало как в период максимальной стадии валдайского оледенения, так и в межледниковый период, соответствовавший «большому вюрмскому интерстадиалу». Озеро было связано проливами с другими озерами, существовавшими в районе современного Кубенского озера и р. Сухоны (рис. 19). На севере оно соединялось с озерами в бассейне Балтийского моря. В период максимальной стадии оледенения уровень Молого-Шекснинского озера достигал 145 м, а в лужскую стадию деградации ледника — 120 м. Средние глубины в это время были 20—30 м, а в юго-западной части до 65 м.

Из послеледниковых изменений, происходивших в бассейне Волги, остановимся лишь на некоторых. Значительные колебания уровня Каспия имели место после окончания хвалынской трансгрессии и продолжаются до настоящего времени. О причинах этого явления между учеными шли и идут оживленные споры. Некоторые авторы, в том числе А. В. Вознесенский (1926) и П. А. Православлев (1926), считали, что основной причиной колебаний уровня Каспия являются тектонические процессы. В противоположность этой точке зрения, по мнению большинства исследователей, основным фактором, определяющим современные длительные и кратковременные колебания, является варьирование величины стока рек. Сказанное нельзя понимать как полное отрицание роли тектонических процессов.

Древние длительные трансгрессии и регрессии безусловно определялись совокупным воздействием тектонических и климатических факторов. Периоды этих колебаний измерялись в масштабах, принятых в исторической геологии. Напротив, сравнительно кратковременные колебания, происходившие в историческое время, зависят от периодически изменяющихся стадий увлажненности климата (Берг, 1934). За последние десятилетия на понижение уровня Каспия безусловно стало сказываться воздействие антропогенных факторов.

Колебания водности рек являются одной из функций общей увлажненности континентов. Они происходят под воздействием изменений циркуляционных процессов в атмосфере как глобального, так и местного региональ-

ного масштабов. Ритм колебаний пльвиальных и аридных периодов подробно разобран в работе А. В. Шнитникова (1957).

Интерес к этому вопросу особенно возрос за последние 40 лет, после того как уровень Каспия с начала 30-х годов стал опускаться. В настоящее время он понизился до отметки  $-28.5$  м.

Необходимо иметь в виду, что за последние столетия наблюдались периоды, когда уровень Каспия был ниже современного. Наиболее резкие понижения имели место в V и VI столетиях нашей эры (Аполлов, 1951). По данным П. В. Федорова (1951), О. К. Леонтьева и П. В. Федорова (1953), наиболее высокий уровень Каспия имел место в XIV—XVI вв. и особенно в начале XIX в. (1804—1805 гг.). В это время, когда уровень был на 5—6 м выше современного, происходила ново-каспийская трансгрессия, в течение которой дельта Волги была затоплена, а Волго-Ахтубинская пойма временно превратилась в морской залив. В начале XIX в. наблюдалось понижение уровня Каспия, продолжающееся и в настоящее время.

## СТОК

Особенности физико-географических условий бассейна Волги оказывают существенное влияние на некоторые гидрографические характеристики, и прежде всего на развитие речной сети. В пределах Верхней и Средней Волги наблюдается хорошо развитая речная сеть, ее густота колеблется от 0.15 до 0.36 км/км<sup>2</sup> (Давыдов, 1955). Южнее 50° с. ш. Волга практически лишается притоков.

Основная роль в питании рек бассейна Волги принадлежит снеговому покрову. В годовом стоке Волги у Ярославля снеговое питание составляет 53%, грунтовое 30, дождевое 17% (Давыдов, 1953). В целом для Волги снеговое питание равно 60% годового стока, грунтовое 30, дождевое 10% (Калинин и др., 1975). В естественных условиях основная часть стока Волги проходила в весеннее половодье, обычно с апреля по июнь. Почти на всем протяжении реки сток этого периода превышал 50% годового. Максимальные значения его наблюдались у Тетюшей — 66% (Давыдов, 1955). Ниже доля стока весеннего половодья в годовом несколько уменьшалась, летнего — увеличивалась. В течение летней и зимней межени проходило 35—50% годового стока.

Водные ресурсы Волги весьма велики. В верхнем течении у г. Калинина средний многолетний сток за 1896—1936 гг. равнялся 5.7 км<sup>3</sup> при среднем многолетнем расходе 182 м<sup>3</sup>/с и колебаниях средних годовых расходов от 74 м<sup>3</sup>/с в маловодном 1921 г. до 303 м<sup>3</sup>/с в многоводном 1908 г. Водные ресурсы Средней Волги у г. Горького в средний по водности год характеризуются стоком 90.7 км<sup>3</sup>. Средний многолетний расход за период 1876—1940 гг. составлял 2870 м<sup>3</sup>/с. Средний многолетний сток Нижней Волги у Волгограда равен 244 км<sup>3</sup>, а у места впадения ее в Каспийское море уменьшается до 243 км<sup>3</sup>. Средний многолетний расход воды в районе Волгограда, где Волга наиболее многоводна, за период 1879—1962 гг. составлял 8380 м<sup>3</sup>/с с колебаниями средних годовых расходов от 5180 м<sup>3</sup>/с в маловодном 1921 г. до 12 400 м<sup>3</sup>/с в многоводном 1926 г. (Буторин, Фортунатов, 1976). Наибольший расход, замеренный у Волгограда во время половодья в 1926 г., достигал 51 900 м<sup>3</sup>/с, а в районе Поляны им. Фрунзе в том же году — 60 900 м<sup>3</sup>/с.

Под влиянием интенсификации хозяйственной деятельности в бассейне Волги в начале 40-х годов прослеживаются первые признаки изменения величины годового стока, объемов весеннего половодья и максимальных расходов воды. Эти изменения оказались особенно существенными в последние десятилетия. По исследованиям И. А. Шикломанова (1975), в среднем за период 1956—1970 гг. годовой сток Волги у Волгограда уменьшился на 23 км<sup>3</sup> или на 9% по отношению к норме годового стока в естественных усло-

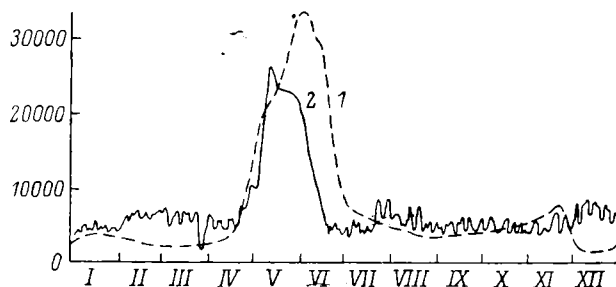


Рис. 20. Гидрограф р. Волги у Волгограда в средние по водности годы.

1 — естественный режим (1931 г.), 2 — зарегулированный режим (1971 г.) (по: Пахомов, 1976). По оси ординат — расход воды, м<sup>3</sup>/с, по оси абсцисс — месяцы.

виях. Объем весеннего половодья за этот же период уменьшился в среднем на 50 км<sup>3</sup> в год, а максимальные расходы — на 6000 м<sup>3</sup>/с. Такие существенные изменения в величине стока произошли в результате сооружения крупных водохранилищ Волжско-Камского каскада, аккумуляции воды в них и пополнения запасов подземных вод.

Резкие изменения произошли под влиянием водохранилищ во внутригодовом распределении стока. Объем половодья резко уменьшился, а сток в период межени значительно увеличился (рис. 20). По данным М. С. Пахомова (1976), на Верхней Волге сток в межень увеличился на 90% в маловодные годы и на 20—30% в многоводные, а на Нижней Волге соответственно на 60—70 и на 15—29%.

Изменения годового стока, объема весеннего половодья и максимальных расходов под влиянием антропогенных факторов оказали существенное влияние на все элементы гидрологического режима, причем в разной мере на отдельных участках Волги.

## ВОДНЫЙ БАЛАНС

Основной приходный компонент водного баланса всех водохранилищ — поверхностный сток (табл. 3). На втором месте стоят осадки. В приходной части годового баланса доля осадков в озеровидных водохранилищах достигает 10%, в русловых — 2%. На примере верхневолжских водохранилищ показано, что в месячном балансе озеровидных водохранилищ в летний период доля осадков возрастает до 20—25%, в то время

Таблица 3

МНОГОЛЕТНИЕ ВОДНЫЕ БАЛАНСЫ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Водохранилище	Приход				Сумма приходных компонентов	
	поверхностный приток		осадки			
	км <sup>3</sup>	%	км <sup>3</sup>	%	км <sup>3</sup>	%
Верхневолжское	0.92	90.2	0.10	9.8	1.02	100
Иваньковское	10.12	98.3	0.17	1.7	10.29	100
Угличское	14.00	98.8	0.17	1.2	14.17	100
Шекснинское	4.49	80.0	1.12	20.0	5.61	100
Рыбинское	33.20	92.6	2.80	7.4	36.00	100
Горьковское	53.00	98.1	1.10	1.9	54.10	100
Куйбышевское	238.0	98.8	3.00	1.2	241.0	100
Саратовское	246.3	99.7	0.70	0.3	247.0	100
Волгоградское	238.0	99.2	2.00	0.8	240.0	100



Водохранилище	Расход				Сумма расходных компонентов	
	сток		испарение			
	км <sup>3</sup>	%	км <sup>3</sup>	%	км <sup>3</sup>	%
Верхневолжское	0.94	92.2	0.08	7.8	1.02	100
Иваньковское	10.13	98.4	0.16	1.6	10.29	100
Угличское	14.05	99.1	0.12	0.9	14.17	100
Шекснинское	4.78	85.2	0.83	14.8	5.61	100
Рыбинское	34.10	94.2	1.90	5.8	36.00	100
Горьковское	53.20	98.2	0.90	1.8	54.10	100
Куйбышевское	237.0	98.4	4.00	1.6	241.0	100
Саратовское	239.2	98.8	2.90	1.2	242.1	100
Волгоградское	237.0	98.8	3.00	1.2	240.0	100

как в русловых водохранилищах она не превосходит 5—7% (Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги, 1975).

В расходной части водного баланса основным компонентом является сток. В балансе русловых водохранилищ сток составляет 98—99%. В озеровидных водохранилищах его доля снижается до 85—94%.

## УРОВЕНЬ

Уровенный режим водохранилищ формируется под влиянием гидротехнических сооружений, регулирующих сток реки. На всех водохранилищах, заполняемых в период весеннего половодья, наблюдается быстрый подъем уровня в начале наполнения. После наполнения уровни в течение летне-осеннего периода поддерживаются на отметках, близких к НПУ, или постепенно снижаются по мере использования запаса воды. Резкое понижение уровня происходит во время ледостава при предвесенней сработке водохранилищ.

Разные по морфометрии и взаимному расположению в каскаде водохранилища различаются между собой по амплитуде абсолютных и степени относительных колебаний уровня. Большими годовыми амплитудами изменения уровня отличаются Иваньковское, Угличское и Куйбышевское водохранилища (рис. 21).

На озеровидном и неглубоком Рыбинском водохранилище отчетливо выражены сгонно-нагонные колебания уровня. За счет сгонно-нагонных явлений разность уровней между северной и южной частями водоема может превышать 1 м (Белых, 1959). Аналогичная картина наблюдается в озеро-

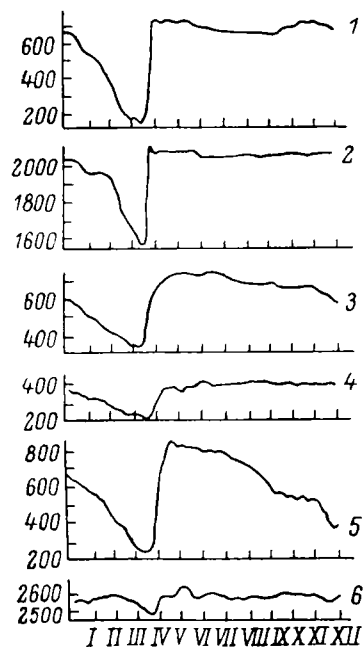


Рис. 21. Совмещенный график годового хода уровня в водохранилищах Волжского каскада.

1 — Иваньковское, 2 — Угличское, 3 — Рыбинское, 4 — Горьковское, 5 — Куйбышевское, 6 — Волгоградское. По оси ординат — уровень воды, см, по оси абсцисс — месяцы.



Рис. 22. Средние скорости течения по руслу Волги в летнюю межень.

1 — зарегулированный режим (1957 г.), 2 — естественный режим (1921—1922 гг.) (по: Бенинг, 1924). По оси ординат — скорость, м/с, по оси абсцисс — расстояние от устья, км.

видных участках других водохранилищ. Так, при сильных северных ветрах на Куйбышевском водохранилище в районе г. Тольятти уровень воды повышается на 0.8—0.9 м, а общий перекося водной поверхности между верхним и приплотинным участками водохранилища может достигать 1 м и более (Боровкова и др., 1962).

Уровенный режим различен на разных участках волжских водохранилищ. На русловых участках, особенно в период весеннего половодья, уровенная поверхность существенно отклоняется от горизонтального положения, приобретая форму кривой подпора. В большинстве водохранилищ продольный перепад уровня и уклон водной поверхности наблюдаются только периодически, но на отдельных участках некоторых из них он существует постоянно и создает условия, близкие к речным.

Для водохранилищ характерны также колебания уровня, обусловленные неравномерным режимом работы ГЭС. Они особенно существенны на незарегулированных участках реки, в нижних бьефах гидроузлов, прослеживаются на расстоянии десятков километров и имеют амплитуду в несколько метров (Авакян, Шарапов, 1977).

## ТЕЧЕНИЯ

На участках реки, занятых водохранилищами, существенно изменились скорости течения. Уже в ходе заполнения водохранилищ скорости течения в зоне подпора резко уменьшаются. Так, в районе Горьковского гидроузла при естественном состоянии реки средние скорости течения в межень изменялись в пределах от 26 до 32 см/с в плесах и от 50 до 70 см/с на перекатах. В период весеннего половодья скорости течения значительно возрастали — достигали иногда 150—170 см/с.

Спустя две-три недели после начала заполнения Горьковского водохранилища в зоне подпора на расстоянии около 50 км от плотины скорости течения в русле Волги уменьшились на 60—70%. Если наибольшие значения скорости течения на участке от Чкаловска до Юрьевца в летнюю межень 1953 г. достигали 114 см/с, то в июле—августе 1956 г. в условиях водохранилища они не превышали 28 см/с.

Общий характер изменения скорости течения Волги после зарегулирования ее стока на участке от Рыбинска до Куйбышева виден на рис. 22.

При зарегулировании стока сложился весьма своеобразный режим течений в верхнем и нижнем бьефах гидросооружений. Скорости течения здесь зависят от режима работы гидроэлектростанций (табл. 4), изменяются в широких пределах, испытывают сезонные колебания, причем характер последних связан с водностью года. В многоводные годы в период половодья через гидроузлы осуществляются большие пуски воды, поэтому скорости течения увеличиваются, достигая максимальных годовых значений. В средние по водности и маловодные годы сбросы через гидроузлы минимальны, поэтому скорости течений в период половодья могут быть меньше, чем в зимний и летне-осенний периоды.

Характерной особенностью верхних и нижних бьефов является возможность возникновения в них обратных стоковых течений (Литвинов, 1968а).

Таблица 4

СКОРОСТИ ТЕЧЕНИЯ В НИЖНЕМ БЬЕФЕ РЫБИНСКОЙ ГЭС  
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ РАСХОДАХ

Дата	Номер измеренного расхода	Расход ГЭС, м <sup>3</sup> /с	Средняя скорость, м/с	Максимальная скорость, м/с	Дата	Номер измеренного расхода	Расход ГЭС, м <sup>3</sup> /с	Средняя скорость, м/с	Максимальная скорость, м/с
31 X 1956	1	1334	0.88	1.35	2 XI 1956	4	1017	0.72	1.02
	2	1359	0.89	1.15		5	1035	0.74	1.01
	3	1366	0.90	1.21		1	782	0.60	0.86
	4	1379	0.90	1.21		2	726	0.56	0.79
1 XI 1956	1	1030	0.74	1.04		3	768	0.59	0.79
	2	1033	0.74	1.03		4	772	0.59	0.82
	3	991	0.70	0.97		5	785	0.60	0.79

Такая картина наблюдается и в зонах переменного подпора. Так, на Горьковском водохранилище в районе устья р. Елнать на глубине 4 м при общей глубине 8.5 м за период измерений прямые течения составили 64% от общего числа случаев, обратные — 36% (Ярославцев, 1967).

На зарегулированных участках реки заметно выражены суточные изменения скорости течения. На суточной станции в нижнем бьефе Рыбинской ГЭС 29—30 июля 1957 г. скорость течения на поверхности изменялась от 17 до 137 см/с, а в придонном слое суточная амплитуда скорости равнялась 56 см/с. В отдельные периоды скорость течения по всей глубине уменьшалась в 3 раза (Буторин, 1958а). В верхнем бьефе Горьковской ГЭС средняя скорость течения изменялась за сутки от 13 до 33 см/с, а на глубине 18 м от 14 до 44 см/с (Буторин, 1958б). В Куйбышевском водохранилище влияние работы гидроэлектростанции на суточные изменения скорости течения прослеживается на расстоянии свыше 200 км (Чигиринский, 1962).

При отсутствии ледяного покрова в водохранилищах значительное развитие получают течения, связанные с ветром. Роль ветровых течений в общей циркуляции вод особенно заметна в таких водохранилищах, как Рыбинское. При устойчивых и продолжительных ветрах поверхностные слои воды в нем перемещаются на большие расстояния. При южном и юго-восточном ветре скоростью от 4—6 до 8—10 м/с свободно плавающие поплавки за 4—5 суток перемещались на 40—50 км со средней скоростью 9—13 см/с.

В направлении ветра перемещается лишь верхний 2—3 метровый слой воды. Ниже этого слоя течение обычно направлено или под большим углом к направлению ветра, или в противоположную сторону. Мелководность волжских водохранилищ, сложный рельеф дна и непостоянство ветрового режима обуславливают сложную систему ветрового переноса вод. Скорость и направление его весьма изменчивы (табл. 5).

Таким образом, в летне-осенний период, когда среднесуточные расходы воды в створе большинства волжских гидроузлов уменьшаются, стоковые течения ослабевают и в циркуляции вод, в их перемешивании существенную роль играют ветровые течения. Характер течений отличается большим разнообразием как по акватории водоема, так и по глубине. Особенно резкие отличия наблюдаются на мелководных и глубоководных участках водохранилищ.

Над береговой отмелью и на некотором расстоянии за ее пределами при определенных условиях возникают течения, режим которых зависит от волнения, ветра и рельефа отмели. Скорость вдольбереговых течений изменяется как по глубине, так и по ширине отмели. Более высокие скорости имеют место в поверхностном слое. На примере Горьковского водохранилища

Таблица 5

СКОРОСТЬ И НАПРАВЛЕНИЕ ВЕТРА И ТЕЧЕНИЯ В ГЛАВНОМ ПЛЕСЕ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (по: Литвинов, 1968б)

Время, ч и мин	Горизонт, м	Ветер		Течение	
		скорость, м/с	направление, град.	скорость, см/с	направление, град.
11.10—11.50	0—0.8	4.0	330	4.6	150
	2.0—2.8	4.0	330	1.7	300
	6.0—6.8	4.0	330	2.0	350
11.50—12.30	0—0.8	5.0	360	5.0	175
	2.0—2.8	5.0	360	3.8	310
	6.0—6.8	5.0	360	4.6	350
12.30—13.15	0—0.8	7.0	130	12.0	245
	2.0—2.8	7.0	130	8.1	315
	6.0—6.8	7.0	130	10.4	357
14.30—15.30	0—0.8	7.8	120	12.1	318
	2.0—2.8	7.8	120	7.3	310
	6.0—6.8	7.8	120	1.0	290

П. А. Ярославцевым (1967) показано, что средние по всей ширине отмели значения скорости при высоте волны 1.1 м достигают 50 см/с, максимальные — 90 см/с.

## ВОЛНЕНИЕ

С образованием водохранилищ изменился волновой режим Волги. Если высота волн на реке обычно не превышала 0.5—0.75 м, то в ряде волжских водохранилищ (например, в Куйбышевском) она достигает 3 м и более. В каждом водохранилище в зависимости от его конфигурации, площади и глубины существуют свои пределы развития волновых процессов. Так, в Ивановском водохранилище при нормальном подпорном уровне, а также в приплотинном участке Угличского водохранилища ветер скоростью 10 м/с вызывает волну высотой 50—65 см.

Рыбинское водохранилище имеет значительные разгоны волн для большинства направлений ветра. Наибольшие высоты волн наблюдаются в центральной части водохранилища (рис. 23). На большей части акватории Главного плеса при ветре одной и той же скорости, но различного направления преобладают волны высотой 160—200 см. На мелководных участках этого плеса, примыкающих к Центральному мысу, высота волны уменьшается до 80 см.

В отличие от Рыбинского водохранилища, в центральной части которого развивается значительное волнение при ветрах различных направлений, в водоемах типа Горьковского водохранилища наблюдается иная картина. На среднем и особенно на верхнем русловых участках этого водохранилища размеры волн невелики. В районе Костромы и Плеса высота ветровых волн не превышает 40 см. В озерной части водохранилища, вытянутой с севера на юг, условия для развития волнения благоприятны. Наибольшие размеры волн имеют место при ветрах северного и южного направлений. Максимальные высоты волн в различных районах озерной части Горьковского водохранилища колеблются от 215—230 и даже до 290 см (Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги, 1975). Наибольшую повторяемость волнение имеет в сентябре и октябре, наименьшую — в июне и июле. В отдельные годы бывают отклонения от этой закономерности. Так, наибольшая повторяемость значительного волнения на Горьковском водохранилище наблюдалась в 1961 г. в августе, наименьшая — в октябре.



Рис. 23. Картограммы изолиний высот волн (см) Рыбинского водохранилища при скорости ветра 20 м/с юго-западного (а) и северо-западного (б) направлений.

Основные факторы, обуславливающие развитие волновых процессов и особенности волнения, характерны и для других волжских водохранилищ. Поскольку волновые процессы в водохранилищах протекают на фоне значительных сезонных и годовых колебаний уровня, величины элементов волн в них могут существенно меняться при сходных погодных условиях.

## ГРУНТЫ

Волновые процессы и различного происхождения течения определяют гидродинамическую активность вод в водохранилищах. Гидродинамической активностью определяется характер и направленность грунтообразующих процессов в этих водоемах. В зависимости от морфометрии ложа, величины разгона волн, водности притоков и режима эксплуатации воздействие водных масс на дно и берега различно. На водохранилищах со значительными высотами волн и течениями процесс протекает более интенсивно, так как создаются благоприятные условия для разрушения первичных элементов ложа, переноса и переотложения продуктов размыва.

До зарегулирования Волги верхнее течение ее до устья Шопи характеризовалось каменистым или крупнопесчаным дном. В русле встречались отдельные крупные камни и даже каменные гряды, обычно заросшие водяным мхом и погруженными высшими растениями (элодей, роголистом, урутью), сильно была развита полоса прибрежных зарослей.

В среднем течении ниже устья Шексны заросли на дне попадались реже (исчезли мох и элодея), а в районе устья Унжи исчезали как на дне, так и в прибрежной зоне. Постепенно дно становилось преимущественно песчаным.

В нижнем течении, начиная от Камы, преобладали мелкопесчаные грунты, местами встречались глинистые обнажения и лишь в немногих местах у правого, более высокого берега — участки каменистого дна. Никакой растительности ни у дна, ни у берегов не было.

В более глубоких местах (в ямах), за косами и в затоках отлагались илисто-песчаные или илистые грунты.

В рукавах дельты в условиях сильно замедленного течения вновь появлялись прибрежные заросли, а дно было покрыто преимущественно песчано-илистыми и песчано-глинистыми грунтами.

Изменение донных отложений реки и формирование грунтов водохранилищ начинаются со времени их заполнения. В формировании донных отложений искусственных водоемов, находящихся на ранних стадиях развития, наиболее важную роль играет абразионная деятельность водной массы, вызывающая разрушение берегов и размыв ложа, и отложение взвешенных наносов притоков. Роль биологических факторов сравнительно невелика (Широков, 1964, 1966; Буторин и др., 1975б).

В приходной части баланса наносов Рыбинского водохранилища за 25 лет его эксплуатации сток взвешенных наносов притоков составляет 16%, а размыв берегов и дна — 77%. Около 5% взвесей поступало в водохранилище от размыва торфяных сплавин. Взвеси биотического происхождения составляли 2%. Только 5% взвешенных веществ сбрасывается в нижний бьеф Рыбинской ГЭС, остальные накапливаются в водохранилище (Зиминова, Курдин, 1972).

Таким образом, большая часть взвешенного вещества, поступающего в водохранилища и образовавшегося в них, аккумулируется на дне, образуя вторичные донные отложения. Они являются основной составной частью грунтового комплекса водохранилищ. Кроме вторичных донных отложений грунтовой комплекс включает первичные грунты — сохранившиеся после затопления незаиленные почвы, и трансформированные грунты — почвы, подвергшиеся в условиях залития существенным изменениям.

В становлении подводного рельефа водохранилищ и формировании их грунтового комплекса прослеживается несколько этапов: от интенсивной абразии берегов и ложа, появления зачатков новых элементов рельефа дна до стабилизации подводного рельефа и формирования вторичных грунтов (Широков, 1972). Эти процессы наиболее исследованы на примере верхневолжских водохранилищ (Буторин и др., 1975б).

Распределение грунтов в этих водохранилищах характеризуется следующими основными закономерностями. На русловых участках в речных частях водохранилищ преобладают пески различной крупности. В местах перехода русловых участков в долинные получают развитие песчаные серые и серые или аллювиального происхождения. В озерных частях и приплотинных участках преобладают илистые отложения. Резких границ между основными типами грунтов не существует.

Механический состав донных отложений характеризуется почти полным отсутствием частиц размером больше 0.5 мм. Исключения составляют отдельные участки в верховьях речных плесов и мелководья, где сохранились крупные пески. Обычно в одном и том же типе грунта в различных водохранилищах одноразмерные фракции содержатся примерно в равных количествах. Содержание органического вещества в первичных грунтах — в песчаных и супесчаных почвах — составляет от 3 до 30%, в торфе — более 70%. Содержание органического вещества во вторичных отложениях колеблется от 0.5% в песках до 70% в торфянистом иле, в песчаных серых и серых илах оно составляет 10—30% (Курдин, 1959).

Результаты зондирования толщи вторичных донных отложений позволяют определить средний годовой темп осадконакопления за три десятилетия существования водохранилищ. Для Ивановского водохранилища он выражается величиной 0.20 см, для Угличского — 0.17 см, для Рыбинского — 0.25 см. Это свидетельствует о том, что темпы седиментации в верхневолжских водохранилищах исключают возникновение проблемы заиления этих водоемов. Однако особенности процесса седиментации заключаются в резком различии ее темпов на отдельных участках. Так, в Рыбинском водохранилище на одних участках мощность вторичных отложений достигает 1 м и более, на других она не превышает нескольких миллиметров или отложения отсутствуют.

При наличии временных изменений в гидродинамической активности водной массы водохранилищ и сокращении поступления грунтообразующего материала из одного или нескольких основных источников происходят пе-

обратимые процессы в грунтовом комплексе. В результате этого период становления грунтового комплекса растянут во времени. В Иваньковском водохранилище он составил около 20 лет, в Угличском — 30 лет. В Рыбинском водохранилище после 30 лет его эксплуатации продолжается существенная перестройка грунтового комплекса, сформировавшегося в первое десятилетие его существования.

Образование, распределение и темпы накопления донных отложений в водохранилищах определяются совокупностью источников, из которых взвешенные вещества, потенциально являющиеся грунтообразующим материалом, поступают в водоем.

## МУТНОСТЬ

Наибольшая мутность воды в Волге наблюдалась в половодье и паводки, а наименьшая в зимний период. По данным А. Л. Бенинга (1924), максимальное количество взвешенных веществ в районе Саратова отмечалось во время весеннего ледохода — около 200 мг/л. Наименьшее количество их было во второй половине зимы — не превышало 3—4 мг/л. Мутность воды на Средней Волге заметно меньше. Так, у Кинешмы в 1940 г. количество взвешенных веществ 3 мая равнялось 50 мг/л, а 30 декабря 3 мг/л.

С образованием водохранилищ и уменьшением скорости течения, развитием волновых процессов в них, содержание взвесей, их состав, особенности переноса и осаждения существенно изменились. Для всех водохранилищ основными факторами, определяющими количество и состав взвесей, являются сток взвешенных наносов рек, переформирование берегов и ложка водоемов, развитие фитопланктона.

Наиболее детальные исследования режима взвесей выполнены на Рыбинском водохранилище. Весной наибольшее количество взвесей содержится в водах Волги и Мологи (рис. 24). В направлении к центру водохранилища количество их уменьшается: на речных участках водоема содержание взвесей может достигать 20 мг/л, в центральной части его 3—4 мг/л. Лето характеризуется общим понижением мутности вод. Содержание взвесей в воде речных участков водохранилища в начале осени остается таким же, как и летом, а в Главном плесе варьирует в зависимости от ветровых условий (рис. 24). С наступлением заморозков и уменьшением поступления количества взвесей с водосбора мутность воды не превышает 5 мг/л. Зимой наблюдается минимальное количество взвесей в водах водохранилища и относительно однородное распределение их по акватории водоема. После ледостава мутность в Главном плесе водохранилища равняется 2—3 мг/л, а в течение зимы уменьшается до 1—2 мг/л (Зиминова, 1963).

Отдельные наблюдения и косвенные показатели свидетельствуют о том, что в основных чертах сезонные изменения мутности и в других волжских водохранилищах аналогичны таковым в Рыбинском. Они характеризуются весенним пиком, минимальными значениями зимой и отдельными увеличениями мутности в летне-осенний период. Порядок же величин мутности в отдельных водоемах может быть различным.

Характерной особенностью водохранилищ является резкое различие режима мутности воды прибрежной зоны и глубоководных участков. Под действием волнения на береговых отмелях количество взвесей может быстро увеличиваться. Насыщение воды взвесями при волнении происходит как за счет частиц, слагающих отмель, так и за счет абразии берега. На Горьковском водохранилище при высоте волн 0.7—1.0 м среднее по вертикали количество взвесей вблизи уреза достигает 10 000 мг/л, а в зоне разбивания волн 2200 мг/л (Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги, 1975).

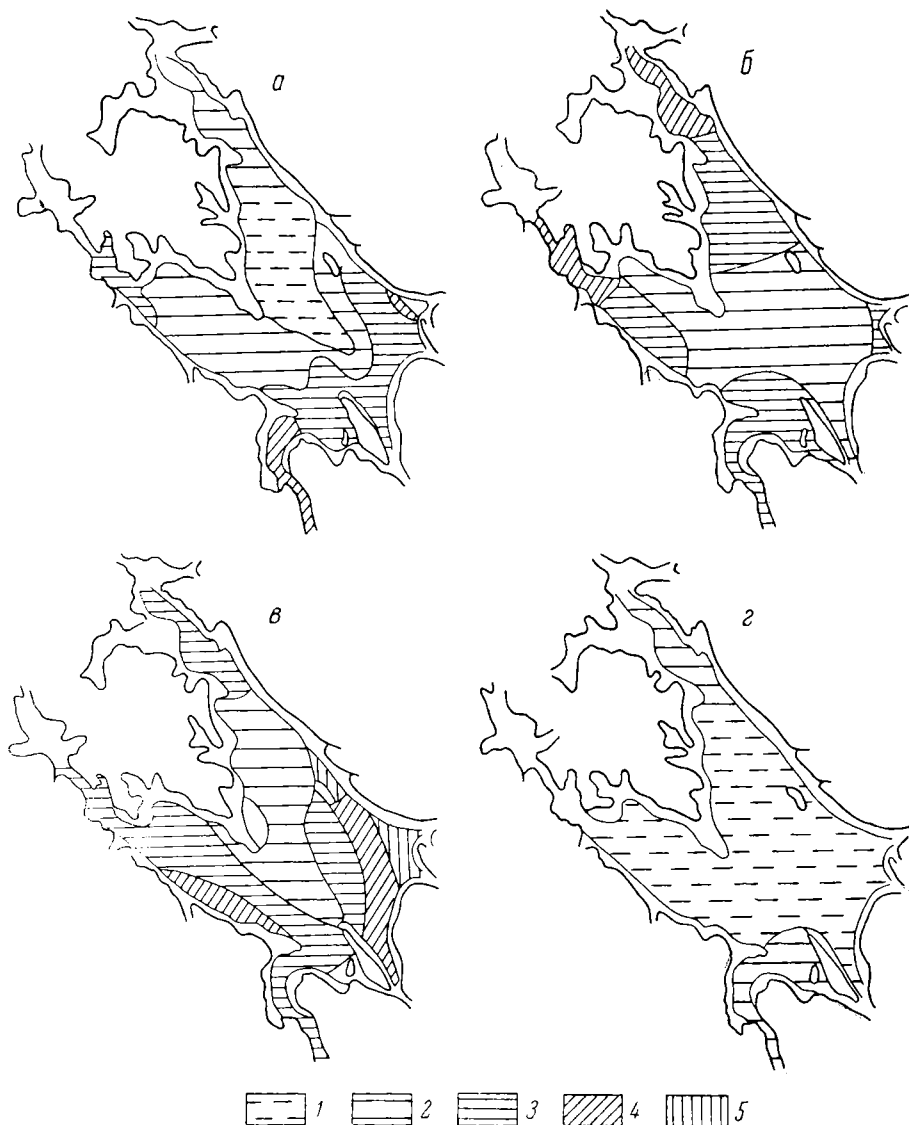


Рис. 24. Распределение взвесей в Рыбинском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в), зимой (г) (по: Зиминова, 1963).

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

## ПРОЗРАЧНОСТЬ

Относительная прозрачность воды Волги, оцениваемая по глубине видимости белого диска, до образования каскада водохранилищ имела тенденцию к уменьшению вниз по течению. Верхний участок реки до устья Мологи характеризовался повышенной прозрачностью воды — от 119 до 130 см. От впадения Мологи до устья Унжи она колебалась от 70 до 80 см, а ниже к устью Камы прозрачность понижалась до 50–55 см. Тенденция к понижению прозрачности прослеживалась и далее вниз по течению реки. В районе Саратова она составляла 40–50 см. Годовой цикл наблюдений у Саратова показал, что прозрачность изменяется от 12 см в апреле до 185 см в декабре (Бенинг, 1924).



Создание водохранилищ повлекло заметные изменения прозрачности воды. Как правило, в зоне распространения подпора прозрачность воды в водохранилищах увеличилась. Однако в волжских водохранилищах она невелика и обычно колеблется от 70 до 200 см.

Среди факторов, влияющих на величину прозрачности воды в водохранилищах, наиболее существенными являются поступление взвешенных частиц с водами весеннего половодья и дождевых паводков, размыв берегов и взмучивание донных отложений при волнении, развитие фитопланктона. Относительное значение перечисленных факторов в отдельных водохранилищах неодинаково и зависит от географического положения, хозяйственной освоенности бассейна, морфометрии водоема, гидрологического режима и характера эксплуатации.

В мелководных водохранилищах типа Рыбинского и в озеровидных расширениях других волжских водохранилищ основное воздействие на понижение прозрачности воды в основном связано со взмучиванием донных отложений при волнении и развитием фитопланктона.

Как правило, наибольшая прозрачность воды отмечается в глубоководных участках водохранилищ. С приближением к берегам, мелководьям, устьям рек и ручьев она уменьшается. Так, в глубоководном Иваньковском плесе прозрачность воды в летние месяцы 1.2—1.6 м, а в мелководном Шошинском — 0.5—1.0 м. Значительных различий в прозрачности воды Угличского водохранилища не наблюдается. На верхнем участке его прозрачность воды 1.3 м, а на приплотинном 1.5 м.

Для Рыбинского водохранилища характерна большая изменчивость прозрачности воды по акватории. Минимальные значения прозрачности (0.3—0.4 м) наблюдаются в восточной и центральной частях Главного плеса в периоды осенних штормов. Максимальные величины прозрачности (до 3.6 м) отмечаются зимой в Переборском заливе, для которого характерна максимальная средняя годовая прозрачность 1.4—1.5 м. Общая закономерность в изменении прозрачности воды в водохранилище — увеличение ее после ледостава, что характерно и для других водохранилищ.

Отдельные измеренные величины прозрачности воды в водохранилищах могут колебаться в больших пределах, но средние годовые значения ее близки, а характер сезонной изменчивости общий для всех водоемов.

## ТЕМПЕРАТУРА

До зарегулирования стока Волги температура воды в ней после вскрытия сначала медленно, а затем интенсивно повышалась и примерно через месяц достигала 15—16°. Максимум температуры наблюдался обычно в июле. Достигнув максимума, температура воды начинала понижаться и к концу октября составляла 3—4°. Такая температура удерживалась до осеннего ледохода, а затем при ледоходе и ледоставе снижалась до 0° на поверхности, сохраняя положительные значения, близкие к 0°, в придонных слоях. Существенных различий между поверхностными и придонными слоями в температуре не наблюдалось. Годовые колебания температуры воды распределялись по реке равномерно (Бенинг, 1924).

Температурные условия в водохранилищах резко отличаются от речных. Для температурного режима всех волжских водохранилищ характерна 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 и проточностью. Наиболее отчетливо они проявляются в характере распределения температуры воды по акватории, устойчивости стратификации и в сроках наступления термических сезонов.

Вскрытие водохранилищ происходит позднее, чем в реке. Весеннее повышение температуры воды в прибрежной зоне начинается с поступления талых

и речных вод. Уже в этот период температура воды в поверхностном слое на прибрежных мелководных участках отличается по величине от температуры глубоководной части водохранилищ. Период прогрева продолжительностью в некоторых водохранилищах до 3 месяцев характеризуется кратковременными колебаниями температуры воды, особенно в поверхностном слое, связанными с изменением погодных условий.

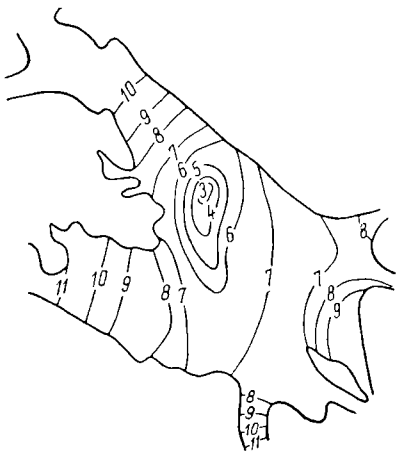


Рис. 25. Распределение температуры воды ( $^{\circ}\text{C}$ ) на поверхности Рыбинского водохранилища 13—14 мая 1960 г.

Общий ход температуры воды, как и кратковременные колебания ее при одинаковом изменении погодных условий, сходны в прибрежной зоне разных водохранилищ. Своеобразные температурные условия прибрежной зоны прослеживаются в пределах неширокой полосы, где глубины не превышают 2 м. За пределами этой зоны температура воды в поверхностном слое более однородна. Однако в таких водохранилищах как Рыбинское и в озеровидных расширениях других, особенно весной, могут возникать горизонтальные градиенты температуры (рис. 25).

Помимо изменения температуры воды по акватории в водохранилищах наблюдаются внутрисуточные ее колебания, характеризующиеся значительной амплитудой летом и слабо выраженные осенью. Обычно суточные изменения температуры воды летом не превышают  $2\text{--}3^{\circ}$ . В отдельных случаях зарегистрированы суточные амплитуды  $8\text{--}10^{\circ}$ .

В летний период при теплой и тихой погоде разность температур между поверхностным и придонным слоями может достигать  $10\text{--}15^{\circ}$ , при этом образуется слой скачка, градиент температуры в пределах которого может составлять  $2\text{--}3^{\circ}$ , а в отдельных случаях до  $7^{\circ}$  на метр (рис. 26).

Температурное расслоение вод в волжских водохранилищах — явление непродолжительное, но оно иногда усиливается, особенно в результате поступления подогретых вод тепловых электростанций. Это хорошо прослеживается на примере Иваньковского водохранилища (рис. 27). При глубине 3.5 м на вертикали, расположенной вблизи основного потока подогретых вод, температура воды на поверхности в отдельные сроки наблюдений достигала  $21^{\circ}$ , а у дна не превышала  $13^{\circ}$  (Буторин, 1969).

Своеобразно распределение температур в донных отложениях водохранилищ. На большей части дна в водохранилищах озерного типа температура грунта, как и придонных слоев воды, зимой повышается. Общий теплозапас водной массы к концу зимы несколько увеличивается. В водохранилищах речного типа наблюдается обратная картина. Поскольку температура донных отложений находится в тесной связи с температурой воды и особенностями ее динамики, то на нее существенное влияние оказывают антропогенные факторы. Так, в Иваньковском водохранилище температура в зоне распространения подогретых вод Конаковской ГРЭС зимой, ранней весной и осенью выше, чем на других участках водоема. Летом эти различия минимальны. Общее теплосодержание грунтов в зоне искусственного подогрева увеличилось по сравнению с естественным на русле в 2.5 раза, на склоне его — примерно в 6 раз (Буторин, Курдина, 1975).

Дополнительное количество тепла, поступающего в водоем с подогретыми водами, весьма существенно. Удельный вес его в водоеме возрастает по мере охлаждения вод водохранилища. Если в августе дополнительное тепло составляет менее 10% от количества его, приносимого с речными водами, то

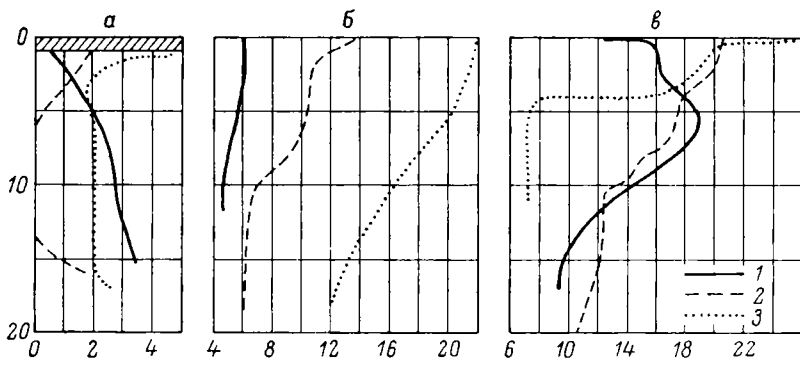


Рис. 26. Характерные кривые распределения температуры воды по глубине.  
 а — в период ледостава (Рыбинское водохранилище): 1 — 23 марта 1962 г., 2 — 20 апреля 1960 г., 3 — 20 апреля 1950 г.  
 б — в безледный период при обычных условиях накопления тепла (Рыбинское водохранилище): 1 — 28 мая 1956 г., 2 — 26 мая 1954 г., 3 — 19 июня 1954 г.  
 в — в безледный период при различных погодных условиях: 1 — 31 мая 1954 г. (Рыбинское водохранилище), 2 — 16 июня 1959 г. (Горьковское водохранилище), 3 — 10 июня 1956 г. (Рыбинское водохранилище).  
 По оси ординат — глубина, м, по оси абсцисс — температура, °С.

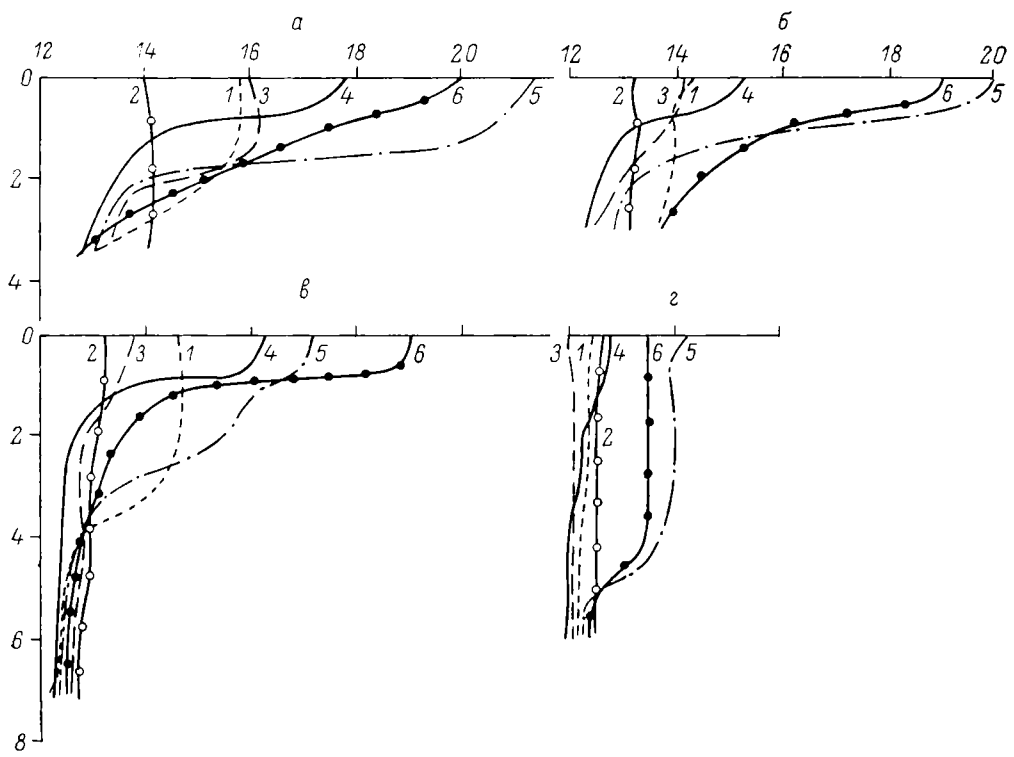


Рис. 27. Характерные кривые распределения температуры воды по глубине в Ивановском водохранилище в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС (а—б) и вне этой зоны (в, г).  
 1—6 — номера серий наблюдений. По оси ординат — глубина, м, по оси абсцисс — температура, °С.

в октябре на его долю приходится 50%, а в декабре—марте подогретые воды приносят в водоем тепла в 3—5 раз больше, чем поступающие с водосбора.

## ЛЕДОВЫЙ РЕЖИМ

Изменение температурных условий реки отразилось и на ледовом режиме. Образование ледяного покрова на волжских водохранилищах происходит несколько раньше, чем на реке. Толщина льда в среднем больше на 15—20%. Обычно она составляет 60—70 см, а в более суровые зимы — 80 и даже 100 см.

Наблюдается неравномерность толщины льда по акватории водохранилищ. У берегов лед толще, чем в открытой части водохранилищ. Так, у берегов Куйбышевского водохранилища лед имеет толщину до 100 см, а в открытой части около 70 см. На более проточных участках толщина льда заметно уменьшается.

Характерной чертой ледового режима водохранилищ является оседание льда на дно при сработке воды. Перед весенним наполнением водохранилищ лед, опустившийся на грунт, на отдельных водоемах занимает площадь в десятки и даже сотни квадратных километров. При этом он оказывает существенное механическое воздействие на ложе водохранилищ.

Особые ледовые условия наблюдаются на участках водохранилищ, примыкающих к плотинам гидроузлов. В верхнем бьефе гидростанций обширные пространства воды бывают свободны ото льда или покрыты тонким льдом, время от времени разрушающимся. Размеры их на отдельных водохранилищах различны и определяются как климатическими условиями, так и режимом работы ГЭС. На Рыбинском водохранилище влияние работы гидростанции на толщину льда верхнего бьефа прослеживается на расстоянии 2 км, а на Куйбышевском водохранилище около 4 км (Пиотрович, 1958).

На участках реки ниже гидростанций образуется полынья, размеры которой зависят от величины расходов, амплитуды колебаний уровня, а также от температуры воздуха и поступающей из водохранилища воды. Размеры полыньи могут меняться в широких пределах. В нижнем бьефе Волгоградского гидроузла длина ее изменялась от 1 до 65 км.

Таким образом, в результате зарегулирования стока Волги каскадом водохранилищ произошли существенные изменения ее гидрологического режима. Наряду с особенностями морфометрии и гидрологических условий вновь образованным водоемам свойственна гетерогенность водных масс. Физические и химические характеристики вод рек, питающих водохранилища, часто заметно различаются между собой. Поступая в водоем замедленного водообмена, эти воды в определенных районах более или менее продолжительное время сохраняют свои свойства и представляют в водоеме обособленные водные массы (Буторин, 1969).

## ВОДНЫЕ МАССЫ

Можно считать установленным наличие в водохранилищах двух принципиально отличающихся разновидностей вод — речных и водной массы собственно водохранилища. Границы между ними при мелководности равнинных водохранилищ и большой изменчивости режима расплывчаты и часто представляют собой подвижные переходные зоны или зоны трансформации речных вод в водную массу водохранилища. Средние значения характеристик в этих зонах близки к соответствующим значениям по водохранилищу в целом и существенно отличаются от таковых для речных вод и водной массы центральной или озеровидной части водоема.

Формирование водных масс в водохранилищах определяется в первую очередь интенсивностью водообмена. Особенности этого процесса заключаются в следующем. В водохранилищах сезонного регулирования речные воды весной полностью вытесняют зимние. По окончании половодья водохрани-



Рис. 28. Распределение водных масс в Рыбинском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в), зимой (з).

1 — волжская, 2 — моложская, 3 — шекнинская, 4 — водная масса водохранилища.

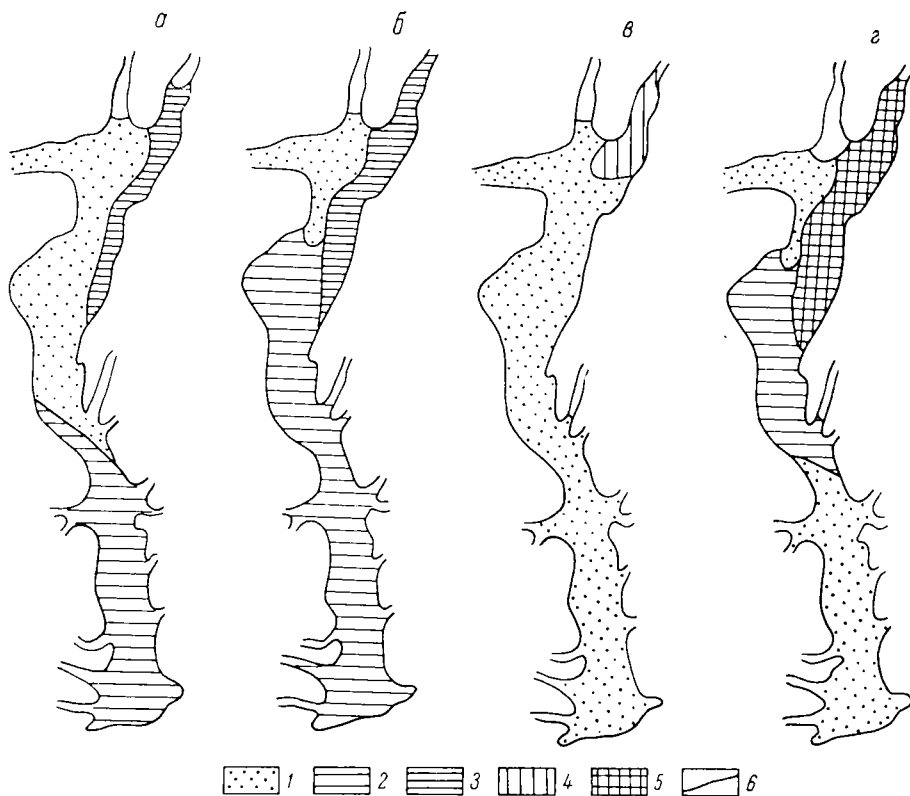


Рис. 29. Распределение водных масс в Горьковском водохранилище (по: Эдельштейн, 1968).

*а* — 18—23 июня 1962 г., *б* — 29 июня—5 июля 1961 г., *в* — 19—26 июля 1962 г., *г* — 1—7 сентября 1962 г. 1 — волжские, 2 — трансформированные волжские, 3 — воды половодья Ужги, 4 — межени Ужги, 5 — паводка Ужги, 6 — граница водных масс.

лица заполнены частично трансформированными в результате смешения между собой речными водами. Под влиянием гидрологических и биологических процессов со временем из них образуется водная масса собственно водохранилища. В водохранилищах многолетнего регулирования формирование водной массы происходит за счет разбавления речными водами половодья зимних вод водоема.

Основные закономерности сезонного распределения водных масс в водохранилищах сводятся к следующему. Весной значительные акватории водохранилищ, прилегающие к речным участкам, заполнены водными массами соответствующих рек. В летне-осенний период районы, занимаемые речными водами, постепенно уменьшаются, и осенью эти воды прослеживаются лишь в местах выхода в озерную часть водохранилищ или в устьевых заливах. Зимой во время интенсивной сработки водохранилищ речные водные массы постепенно вытесняют водную массу водохранилища и к концу зимы снова занимают по долинам соответствующих рек обширные площади водоема (рис. 28).

Исследование структуры водных масс водохранилищ показало, что даже в таком мелководном водохранилище как Рыбинское в отдельные сезоны отчетливо прослеживается неоднородность вод не только по акватории водоема, но и по вертикали (Бугорин, 1972).

В процессе анализа водных масс выявились некоторые особенности их перемещения. При перемещении из одного района водохранилища в другой или из одного водоема в другой, а также с течением времени водные массы изменяют свои первоначальные свойства. Происходит трансформация водных

масс. При протекании по каскаду водохранилищ воды Волги и ее притоков трансформируются, начиная с верховьев Иваньковского водохранилища. В переходный период от весны к лету изменение свойств волжской воды хорошо прослеживается по повышению ее минерализации. Если в Иваньковском и Угличском водохранилищах повышение минерализации еще не очень существенно, то в Рыбинском оно настолько значительно, что волжская вода теряет свою индивидуальность, иными словами полностью трансформируется. В результате смешения ее с моложской и шекснинской водой при замедленном водообмене в Рыбинском водохранилище формируется новая водная масса, по своим свойствам отличная от исходной. Она заполняет всю центральную часть водоема и в значительной степени предплотинный участок Рыбинской ГЭС, откуда поступает в Горьковское водохранилище (Эдельштейн, 1968; Буторин, 1972).

В Горьковском водохранилище (рис. 29) основные свойства этой водной массы практически не меняются. Наиболее значительная трансформация ее происходит ниже устья Оки. При смешении с водой Оки и других притоков из нее на незарегулированном участке Волги образуется водная масса, по своим свойствам близкая к волжской воде в естественных условиях.

В зоне распространения подпора Куйбышевского водохранилища картина меняется на обратную: наблюдается трансформация речной воды в водную массу, характерную для водоемов с замедленным водообменом. Этот процесс особенно интенсивно протекает в зоне смешения волжской и камской вод (Горин, 1971). Следовательно, каскад волжских водохранилищ не только регулирует сток Волги, но и играет существенную роль в изменении свойств речных вод (Буторин, 1972). Это обстоятельство вместе с изменениями гидрологического режима оказывает большое влияние на ход биологических процессов.

## СОЛЕВОЙ СОСТАВ

Преобладающая часть стока Волги формируется в зоне избыточного увлажнения (лесной), что обуславливает относительно низкое содержание солей в воде на всем протяжении реки. Минимальное их количество характерно для Верхневолжского водохранилища. Вследствие малой проточности водоема амплитуда концентраций минеральных веществ по сезонам невелика (табл. 6).<sup>1</sup> Воды Верхневолжского водохранилища гидрокарбонатнокальциевые. Они отличаются низким содержанием щелочных металлов, хлоридов и сульфатов. Даже в период зимней межени концентрация хлор-иона составляет в среднем 4.0 мг/л, щелочных металлов — 1.4 мг/л.

На незарегулированном участке Волги от бейшлота до Калинина сумма солей (мг/л) возрастает вниз по течению.

	XII—III	IV	V	VI—VIII	IX—X
Верхневолжский бейшлот	133.2	—	111.3	134.5	122.8
Ельцы	213.7	93.7	134.3	157.7	180.9
Ржев	274.9	93.5	146.2	202.1	227.9
Калинин	351.1	100.6	167.5	255.2	276.9

Увеличение происходит в основном за счет гидрокарбоната кальция. Повышенное содержание натрия и хлоридов, наблюдаемое ниже впадения р. Селижаровки, обусловлено влиянием сточных вод, поступающих в Осташковский плес оз. Селигер, из которого Селижаровка берет начало (Кудрявцева, 1971). На этом участке наблюдаются обычные внутригодовые изменения минерализации воды, характерные для равнинных рек европейской части СССР (табл. 7). Зимой, когда в питании реки преобладают грунтовые воды, содержание солей максимально. Весной по мере увеличения роли поверхностного стока наступает минимум.

При зарегулировании стока обычный ход сезонной динамики содержания солей нарушается. К ведущим факторам, определяющим характер этих изменений, следует отнести проточность. Неоднородность водной массы в самом водохранилище определяется гидрологическими и морфометрическими особенностями, а также наличием и расположением источников загрязнения.

В Ивановском водохранилище — водоеме с высоким коэффициентом водообмена, внутригодовые изменения концентрации солей аналогичны та-

<sup>1</sup> В табл. 6—17 использованы материалы Гидрометслужбы за 1969—1974 гг. (Гидрологический ежегодник, 1971—1975; Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах, 1972—1976).



Т а б л и ц а 6  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ ВЕРХНЕВОЛЖСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1974 гг.)

Сезон	Форма выражения	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насыщения
Зима	мг/л	93.3—169.6	24.6—36.5	1.9—15.3	0.0—3.0	42.1—109.8	8.2—25.9	2.5—8.5	7.30—8.35	7.30—11.41	52—78 69
	% экв.	132.5 100	30.6 37.7	5.5 11.1	1.4 1.2	78.6 38.1	13.7 8.6	4.0 3.3	7.46	10.27	
Весна	мг/л	94.7—130.9	17.8—28.4	2.1—4.9	0.0—5.0	42.1—76.9	2.5—28.0	2.1—9.1	7.30—8.20	9.30—11.48	88—102 92
	% экв.	108.9 100	22.5 37.6	3.2 11.5	2.8 3.5	62.7 36.5	12.6 9.2	4.3 4.3	7.70	10.19	
Лето	мг/л	119.5—147.3	19.8—34.5	1.8—6.3	0.0—7.0	72.6—89.7	6.2—18.5	1.8—8.5	7.60—9.00	7.55—8.40	75—114 91
	% экв.	131.7 100	26.8 36.6	4.3 9.6	3.8 3.8	80.3 39.5	9.4 6.0	5.2 4.5	8.36	8.72	
Осень	мг/л	115.6—127.0	23.2—32.3	2.0—6.6	0.0—4.0	73.2—83.0	7.4—15.8	2.4—6.3	7.30—8.35	8.97—12.46	87—107 91
	% экв.	125.3 100	26.3 39.0	3.9 9.5	1.3 1.5	80.4 40.2	10.3 6.7	3.7 3.1	7.77	11.33	

Примечание. Приведены данные для двух пунктов — Ижевского и Ивановское. Здесь и далее над чертой — пределы колебаний, под чертой — средние величины. В связи с малым различием рассматриваемых показателей по вертикали их значения для отдельных горизонтов при выведении средних суммировались.

Таблица 7  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ У Р. РЖЕВА (1969—1973 гг.)

Сезон	Форма выражения	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насыщения
Зима	мг/л	260.5—301.7	47.3—55.3	8.3—9.6	6.2—9.2	176.3—202.5	12.3—16.9	8.2—10.9	7.50—7.85	8.26—10.85	56—75
	% экв.	274.9 400	49.7 34.9	9.2 10.7	8.4 4.4	183.4 42.2	14.7 4.3	8.9 3.5	7.64	9.68	66
Весна IV	мг/л	68.6—109.2	13.4—26.8	1.9—4.0	0.8—11.2	39.1—59.0	8.5—25.5	3.2—4.4	7.20—7.80	11.79—12.76	84—92
	% экв.	93.5 100	18.4 35.4	2.9 9.2	3.8 5.4	49.8 33.9	13.2 11.6	3.9 4.5	7.45	12.36	87
V	мг/л	145.8—146.6	27.0—30.8	2.4—4.1	1.0—9.5	74.9—90.9	14.4—25.9	4.2—5.0	7.30—8.00	8.78—10.82	89—102
	% экв.	146.2 100	28.9 37.9	3.2 6.8	5.3 5.3	82.9 35.6	20.2 11.0	4.6 3.4	7.65	9.80	96
Лето	мг/л	155.5—253.4	24.0—44.3	5.1—8.4	0.8—10.5	97.6—156.8	7.6—17.3	5.3—12.0	8.00—8.40	8.25—10.87	80—100
	% экв.	202.1 100	35.2 33.7	7.3 11.5	6.7 4.8	127.7 40.4	12.5 5.0	8.6 4.6	8.19	9.52	94
Осень	мг/л	191.6—263.9	37.1—49.5	5.4—8.9	1.2—12.5	125.7—161.0	9.1—14.4	7.1—11.4	8.00—8.45	10.28—14.06	91—112
	% экв.	227.9 100	42.1 35.5	7.4 10.3	6.7 4.2	147.1 41.4	12.5 4.5	8.4 4.1	8.20	12.34	100

Таблица 8

СОЛЕВОЙ СОСТАВ ВОДЫ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1974 гг.)

Плес	Форма выражения	г ионов	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH
Зима									
Волжский	мг/л	326.5—429.3	53.9—64.7	12.6—15.7	11.0—30.2	192.8—266.0	36.9—47.9	12.0—16.1	7.00—7.40
	% экв.	367.5 100	57.6 30.1	13.6 11.7	21.3 8.2	218.4 37.0	40.9 8.8	14.4 4.2	7.16
Шошницкий	мг/л	359.7—484.5	64.8—86.3	18.0—23.0	1.8—9.8	234.2—348.9	14.3—33.1	7.1—14.3	6.95—7.20
	% экв.	421.2 100	73.2 32.6	20.1 14.8	5.9 2.6	291.9 43.6	20.0 3.8	9.8 2.6	7.10
Иваньковский	мг/л	280.5—409.4	25.2—59.3	9.3—20.1	7.5—31.2	162.9—244.6	34.2—46.2	9.2—15.8	6.90—7.40
	% экв.	330.3 100	51.9 29.9	13.3 12.6	17.6 7.5	192.8 36.1	39.7 9.5	13.7 4.5	7.24
Весна									
Волжский	мг/л	137.2—227.8	29.1—39.0	4.4—8.0	1.5—9.2	80.5—142.1	15.8—24.0	1.8—8.0	7.40—7.65
	% экв.	162.7 100	29.8 34.7	6.3 12.0	3.8 3.3	96.8 37.0	20.0 9.8	5.0 3.2	7.43
Шошницкий	мг/л	100.1—197.6	19.0—30.8	4.3—9.6	0.3—24.3	54.9—108.0	14.5—29.0	1.4—13.2	6.70—7.65
	% экв.	134.3 100	24.1 31.8	6.1 13.2	5.1 5.0	84.4 36.3	18.1 10.0	4.8 3.7	7.15
Иваньковский	мг/л	107.4—165.0	21.0—29.3	4.1—6.2	0.8—6.2	61.6—101.3	15.8—25.0	1.1—4.9	7.05—7.65
	% экв.	140.6 100	26.2 35.0	5.2 11.5	3.4 3.5	82.9 36.6	19.0 10.8	3.6 2.7	7.32

Лето

Воляковский	мг/л	$\frac{177.9-248.3}{208.0}$	$\frac{34.0-38.7}{36.0}$	$\frac{6.8-8.7}{7.6}$	$\frac{0.8-18.2}{7.7}$	$\frac{120.2-139.1}{127.3}$	$\frac{6.1-38.2}{22.8}$	$\frac{4.9-7.6}{6.4}$	$\frac{7.40-7.65}{7.46}$
	% экв.	100	33.2	11.4	5.4	38.0	8.7	3.3	
Шошинский	мг/л	$\frac{171.2-235.5}{207.4}$	$\frac{32.4-41.9}{36.7}$	$\frac{7.7-9.2}{8.5}$	$\frac{1.8-11.0}{5.8}$	$\frac{92.7-147.6}{131.2}$	$\frac{12.7-26.3}{18.3}$	$\frac{2.8-8.5}{5.2}$	$\frac{7.20-7.70}{7.44}$
	% экв.	100	33.4	12.8	3.8	40.1	7.1	2.8	
Иваньковский	мг/л	$\frac{188.4-245.9}{209.0}$	$\frac{33.2-50.1}{36.9}$	$\frac{5.0-10.4}{6.8}$	$\frac{2.2-13.0}{8.2}$	$\frac{117.1-165.3}{129.0}$	$\frac{14.3-32.7}{22.6}$	$\frac{3.5-7.5}{5.2}$	$\frac{7.20-7.60}{7.50}$
	% экв.	100	34.1	10.4	5.5	38.6	8.6	2.8	

Осень

Воляковский	мг/л	$\frac{237.6-293.5}{272.5}$	$\frac{42.2-47.4}{44.5}$	$\frac{9.5-11.3}{10.3}$	$\frac{5.0-20.0}{13.7}$	$\frac{151.9-165.3}{159.3}$	$\frac{18.9-40.2}{32.0}$	$\frac{7.6-14.8}{11.7}$	$\frac{7.35-7.65}{7.49}$
	% экв.	100	31.0	11.9	7.1	36.1	9.3	4.6	
Шошинский	мг/л	$\frac{236.1-270.0}{254.9}$	$\frac{42.0-44.8}{44.3}$	$\frac{6.9-12.3}{10.8}$	$\frac{2.8-9.8}{6.7}$	$\frac{154.9-185.4}{168.4}$	$\frac{14.6-22.6}{18.1}$	$\frac{4.6-9.4}{7.2}$	$\frac{7.00-7.65}{7.30}$
	% экв.	100	33.0	13.3	3.7	41.3	5.7	3.0	
Иваньковский	мг/л	$\frac{210.4-273.0}{244.1}$	$\frac{36.2-44.8}{40.4}$	$\frac{8.0-10.9}{9.5}$	$\frac{3.0-17.8}{11.1}$	$\frac{124.4-164.1}{144.7}$	$\frac{20.4-35.2}{28.1}$	$\frac{8.4-10.4}{9.6}$	$\frac{7.20-7.65}{7.50}$
	% экв.	100	31.5	12.1	6.4	36.7	9.1	4.2	

Примечание. Для характеристики плесев приводятся данные по трем пунктам — Колаково, Безбородово, Ивановково.

Таблица 9  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ УГЛИЩНОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1974 гг.)

Район наблюдения	Форма выражения	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na+ + K+	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насыщения
Калязин	мг/л	221.8—490.4	28.0—65.5	14.3—17.5	2.3—27.2	109.2—251.0	41.6—55.5	11.3—16.5	7.00—7.40	5.54—11.97	38—83
	% экв.	346.5 100	55.9 30.3	15.7 14.0	14.1 5.7	198.4 35.2	46.6 10.5	13.9 4.3	7.23	7.47	52
Углич	мг/л	325.4—400.6	53.0—59.6	13.1—17.1	11.0—27.0	187.3—228.1	42.1—55.3	10.6—17.4	6.90—7.40	4.26—12.02	30—84
	% экв.	353.9 100	57.3 30.6	14.2 12.5	17.2 6.9	202.5 35.3	46.8 10.3	14.5 4.4	7.17	7.65	53
Зима											
Калязин	мг/л	110.9—189.1	20.8—33.1	4.4—8.8	1.3—7.3	64.8—108.6	16.3—28.8	1.1—5.5	6.65—7.50	8.84—13.73	86—121
	% экв.	148.2 100	26.3 33.4	6.1 12.8	4.0 3.8	85.0 35.5	22.0 11.7	3.8 2.8	7.16	11.01	97
Углич	мг/л	94.6—275.6	18.6—31.1	1.0—5.7	0.3—7.3	49.4—154.3	17.8—48.7	1.4—4.7	6.90—7.65	9.23—12.82	70—109
	% экв.	151.1 100	24.9 35.0	4.8 11.0	3.7 4.0	84.3 34.7	21.4 12.8	3.6 2.5	7.34	11.08	96
Весна											
Калязин	мг/л	166.9—242.1	33.2—43.7	4.6—12.3	2.5—13.8	108.0—151.3	15.6—30.9	4.5—8.5	6.75—7.60	5.96—10.58	66—115
	% экв.	207.9 100	37.1 33.9	7.6 11.4	7.1 4.7	126.5 37.8	23.2 8.8	6.6 3.4	7.33	8.19	85
Углич	мг/л	150.0—196.4	27.6—34.6	3.4—8.4	2.0—10.5	79.9—122.6	17.6—28.3	3.8—7.3	6.95—7.60	5.70—11.27	64—122
	% экв.	177.2 100	33.1 34.8	6.3 11.0	5.5 4.2	105.9 36.9	22.3 9.7	5.6 3.4	7.50	8.52	90
Лето											
Осень											

ковым в реке со свободным течением. Химический состав вод Волжского плеса формируется водами Волги и Тверцы, близкими по химическим свойствам. Этот плес подвержен влиянию городских сточных вод. От незарегулированного участка он отличается повышенным содержанием щелочных металлов и анионов сильных кислот, особенно сульфатов. В зимнюю межень это проявляется наиболее отчетливо и распространяется на озеровидный Ивановский плес (табл. 8). Водная масса Шошинского плеса формируется водами рек Шоши и Ламы, которые характеризуются повышенной минерализацией. В зимний период, когда питание происходит за счет грунтового стока, сумма солей доходит до 485 мг/л. Несмотря на высокое содержание солей, концентрация щелочных металлов и анионов сильных кислот здесь значительно ниже, чем в волжской ветви водохранилища. Такое же отличие солевого состава наблюдается и в летне-осенний период, и только во время половодья соотношение главных компонентов солевого состава во всех плесах почти одинаково.

Питание Угличского водохранилища в основном осуществляется водами, поступающими из Ивановского, что и определяет однородность солевого состава этих водоемов (табл. 8, 9). Русловой тип водохранилища и высокий водообмен не благоприятствуют обособлению водных масс. Местный сток, несмотря на относительно высокое участие в питании водохранилища, не вносит изменений в содержание и соотношение главных ионов, что, по-видимому, вызвано формированием его на водосборе, аналогичном по своим условиям водосбору Ивановского водохранилища. Следует отметить, что влияние сточных вод на соотношение компонентов солевого состава прослеживается и в Угличском водохранилище.

В Рыбинском водохранилище при годичном регулировании стока обычный ход сезонных изменений содержания солей нарушается. В нижнем бьефе Рыбинского гидроузла слабо выраженный максимум минерализации перемещается на весну. Минимум, довольно отчетливый, наблюдается осенью. Особенности питания и сложность морфометрии Рыбинского водохранилища обуславливают наличие водных масс, заметно различающихся по химическому составу и его сезонной динамике (табл. 10). Во всех речных плесах сезонный ход изменений суммы ионов такой же, как в реках. Амплитуда колебаний зависит от степени зарегулированности стока: колебания концентрации суммы солей максимальны в Моложском плесе. В Волжском и Шекснинском плесах вследствие задержки вод в вышерасположенных водохранилищах содержание солей изменяется меньше, особенно в Шекснинском, что связано с низкой проточностью Шекснинского водохранилища. В Главном плесе, составляющем более 70% объема Рыбинского водохранилища, сумма солей по сезонам изменяется незначительно, обнаруживая тенденцию к снижению в осенний период. Наибольшие различия в минерализации речных плесов и центральной части водохранилища наблюдаются весной. В это время речные плесы заполнены маломинерализованными водами поверхностного стока, тогда как в Главном плесе сохраняются зимние воды, отличающиеся повышенной минерализацией. Летом различия минимальны.

По компонентному составу воды всех плесов близки. К преобладающим ионам относятся кальций и гидрокарбонаты, которые в сумме составляют 65—70% экв. Для Шекснинского плеса характерно более высокое содержание сульфатов, особенно зимой и весной (до 15%), что связано с повышенным содержанием гипса в почвообразующих породах Шекснинского водосбора и с большей его заболоченностью (Воронков, 1951). Некоторое увеличение относительного содержания щелочных металлов и хлоридов (до 5.9 и 4.4% экв. соответственно) отмечено в Волжском плесе в течение всего года с максимумом в зимний период, когда наиболее отчетливо проявляется воздействие сточных вод. В Главном плесе максимальное содержание этих элементов приходится на весенний период (3.8% экв.). К отличительным свойствам Моложского плеса можно отнести более высокое содержание ионов магния осенью и зимой — до 17% экв.

Таблица 10

СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1974 гг.)

Плес	Форма выражения	Е ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мл/л	% насыщения
Зима											
Болжский	мг/л	292.7—382.0	42.8—57.6	11.7—43.4	9.3—27.2	169.0—245.0	34.4—57.8	9.6—17.6	7.10—7.60	5.83—13.33	40—95
	% экв.	328.0 100	53.4 30.7	14.2 13.4	13.8 5.9	188.4 35.3	43.0 10.3	13.9 4.4	7.35	9.61	68
Моложский	мг/л	295.6—327.7	46.4—56.2	15.3—19.8	3.5—7.2	173.2—211.7	34.2—58.1	1.8—10.2	—	3.00—7.95	21—55
	% экв.	314.3 100	50.9 30.2	17.9 17.5	5.1 2.3	187.6 36.5	47.1 11.6	5.6 1.9	—	5.61	39
Шекснинский	мг/л	141.8—299.0	26.8—54.7	6.4—17.4	0.5—6.0	80.5—145.8	24.4—72.8	0.7—12.6	6.80—6.95	6.01—13.63	44—94
	% экв.	214.3 100	39.1 33.4	11.0 15.4	1.8 1.2	114.6 32.4	42.3 15.2	5.0 2.4	6.89	9.46	67
Главный	мг/л	166.9—205.2	29.2—36.2	8.1—9.8	1.2—6.0	100.7—116.5	22.7—32.9	2.5—6.8	7.20—7.35	4.24—13.30	31—92
	% экв.	185.5 100	32.0 32.6	8.9 14.8	3.6 2.6	108.2 35.4	27.3 12.0	4.7 2.6	7.26	10.01	71
Весна											
Болжский	мг/л	112.3—165.7	19.8—29.7	4.0—6.9	0.2—7.8	65.9—96.4	16.3—25.7	1.4—5.7	7.20—7.60	10.30—13.35	84—115
	% экв.	144.3 100	25.1 32.9	5.8 12.6	4.6 4.5	83.8 35.9	20.2 11.0	4.0 3.1	7.35	11.39	97
Моложский	мг/л	84.4—125.0	15.6—21.6	3.8—6.1	0.0—2.5	48.2—73.2	11.0—23.9	0.8—2.6	7.20—7.60	8.36—12.49	70—101
	% экв.	102.7 100	18.8 33.8	4.7 14.0	1.5 2.2	58.5 35.0	17.7 13.5	1.5 1.5	7.30	9.97	87
Шекснинский	мг/л	71.8—206.4	13.2—38.7	2.9—10.8	0.3—9.0	37.8—125.0	15.1—54.0	1.1—16.0	6.00—7.40	10.52—18.38	82—134
	% экв.	132.4 100	24.8 34.1	6.1 13.7	2.3 2.2	70.2 32.3	26.6 15.5	2.7 2.2	7.11	11.85	96
Главный	мг/л	132.2—217.7	23.8—43.3	4.6—13.3	1.0—9.8	76.3—129.9	16.8—52.8	1.7—10.3	7.30—7.65	9.15—13.82	73—120
	% экв.	185.8 100	32.2 32.2	8.5 14.0	5.1 3.8	107.5 35.6	26.9 11.3	5.2 3.0	7.49	11.57	96

Лето

Волжский	мг/л	139.6—215.6	24.2—38.7	6.2—9.4	0.8—6.8	81.7—135.4	16.5—25.2	3.6—8.0	6.00—7.60	6.32—10.30	67—105
	% экв.	171.7	30.6	7.3	4.1	103.4	20.8	5.3	7.25	8.09	85
Моложский	мг/л	139.1—188.8	25.8—40.7	5.8—10.1	0.5—2.3	79.9—113.5	11.5—34.8	0.7—3.4	7.40—7.90	6.91—12.60	72—142
	% экв.	167.2	30.5	8.4	1.3	104.4	21.4	1.6	7.62	8.62	92
Шекснин-ский	мг/л	130.8—160.4	21.0—31.3	4.7—8.5	0.5—5.2	68.9—92.7	19.7—34.8	0.6—3.2	7.20—7.70	6.63—17.17	69—158
	% экв.	145.2	26.1	7.0	3.0	80.8	26.5	2.0	7.38	10.18	99
Главный	мг/л	125.0—189.1	22.2—35.8	5.0—10.3	0.2—7.2	74.4—113.5	11.4—32.9	0.8—5.8	7.35—7.80	7.08—10.45	71—115
	% экв.	162.6	26.8	7.9	2.8	95.3	23.3	3.3	7.58	8.41	90

Осень

Волжский	мг/л	136.8—271.9	26.6—47.3	4.5—15.3	2.0—14.5	89.1—162.9	13.2—35.8	1.4—9.9	7.40—7.60	7.91—14.13	66—122
	% экв.	222.5	37.1	9.4	7.9	134.9	25.0	7.7	7.56	10.9	90
Моложский	мг/л	169.7—284.3	24.4—53.5	8.4—23.0	1.8—13.0	99.4—170.8	26.5—48.7	2.6—4.8	7.55—8.05	10.73—13.22	80—96
	% экв.	255.0	40.9	14.4	6.7	150.5	38.7	3.9	7.68	11.60	89
Шекснин-ский	мг/л	130.7—208.1	23.4—39.7	5.9—11.4	0.5—8.6	74.4—114.1	20.9—42.3	1.5—4.7	6.95—7.65	7.45—15.43	62—127
	% экв.	174.3	31.0	8.2	4.4	99.6	28.9	3.3	7.32	11.41	99
Главный	мг/л	93.3—187.4	23.0—32.5	2.5—10.3	0.8—14.0	39.0—101.9	12.0—42.0	1.3—10.3	7.35—7.60	10.81—15.32	85—108
	% экв.	155.7	26.4	8.0	3.7	88.0	26.0	3.6	7.53	12.42	94

Примечание. Характеристика плесов проводится по данным следующих пунктов: Волжский плес — у Мышкина, Моложский — у Весьелонска, Шекснинский — у пос. Миксы и Череповца, Главный — у с. Наволок, Горькая, Волкова.



Т а б л и ц а 11

## СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОУХРАНИЛИЩА (1969—1974 гг.)

Плес	Форма выраже- ния	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насы- щения
Речной	мг/л	158.6—241.2	30.3—38.5	5.2—13.1	0.2—18.5	97.5—128.1	14.8—60.9	5.2—9.5	7.0—7.85	8.34—14.30	69—97
	% экв.	199.4 400	34.8 32.3	8.9 13.6	6.0 4.1	110.2 33.4	33.2 12.7	7.6 3.9	7.31	11.67	81
Озерный	мг/л	165.3—256.6	28.9—40.1	6.8—19.2	2.0—18.5	94.6—145.8	20.4—49.8	5.0—14.2	7.20—7.60	2.44—15.60	16—90
	% экв.	216.4 400	35.3 29.8	10.4 14.4	9.1 5.8	120.5 33.4	35.3 12.5	8.7 4.1	7.27	8.57	57
Зима											
Речной	мг/л	119.9—242.8	24.0—40.5	3.9—10.7	2.2—11.8	82.4—143.4	12.0—39.5	3.8—10.3	7.20—8.80	6.52—13.20	46—106
	% экв.	197.4 400	33.6 30.8	9.5 14.3	7.2 4.9	112.4 35.1	27.5 10.9	7.5 4.0	7.64	11.12	89
Озерный	мг/л	50.2—238.7	9.6—42.5	1.0—10.0	0.8—9.8	21.4—140.3	8.8—37.7	2.8—11.4	6.80—8.60	6.8—13.40	67—91
	% экв.	96.1 400	16.8 32.1	4.0 12.6	3.8 5.3	49.9 31.8	15.6 12.8	4.9 5.4	7.21	10.10	82
Лето											
Речной	мг/л	144.5—236.4	27.6—42.1	6.6—13.1	1.2—9.5	85.4—134.2	17.0—43.2	4.6—17.6	7.40—8.05	5.07—12.80	56—118
	% экв.	190.1 400	33.4 32.1	8.8 13.8	5.6 4.0	109.4 35.6	25.1 10.4	6.9 4.0	7.71	8.24	87
Озерный	мг/л	71.4—198.2	14.4—36.3	2.4—12.8	1.2—9.5	48.8—109.8	13.0—32.1	3.7—11.7	6.80—8.60	6.02—10.7	63—101
	% экв.	159.5 400	27.4 31.1	7.3 13.6	6.1 5.2	85.6 33.5	22.8 11.5	7.5 5.0	7.43	7.50	77
Осень											
Речной	мг/л	169.7—223.6	26.0—35.3	6.8—11.2	2.8—16.0	91.5—122.0	17.3—61.1	4.7—7.7	7.20—8.00	8.46—14.00	74—142
	% экв.	188.3 400	31.7 31.6	8.3 13.6	6.4 4.8	104.3 34.1	29.8 12.3	6.4 3.6	7.69	10.40	92
Озерный	мг/л	161.8—219.4	25.0—32.1	6.9—12.9	2.5—14.5	84.2—125.0	20.6—42.1	4.2—8.6	7.20—8.0	8.09—13.04	73—91
	% экв.	207.2 400	30.5 28.0	9.1 13.8	11.9 8.1	117.2 35.6	29.4 11.3	6.6 3.2	7.57	8.95	80

В результате перераспределения стока в Главном плесе водохранилища большую часть года присутствуют воды с меньшей минерализацией, чем в Ивановском и Угличском водохранилищах.

Различия условий формирования вод речной и озерной части Горьковского водохранилища обуславливают неоднородность их химического состава. Качество воды верхнего проточного плеса от Рыбинска до Юрьевца в основном определяется водами, поступающими из Рыбинского водохранилища, вследствие чего внутригодовые колебания в содержании солей здесь незначительны. Влияние притоков, роль которых на этом участке невелика, приводит к дальнейшему уменьшению градиента концентраций, снижая их весной в «зимних» водах, поступающих из Рыбинского водохранилища, и повышая в летне-осеннюю межень. В результате изменения средней суммы ионов по сезонам не превышают 11 мг/л. Соотношение главных ионов в течение года колеблется также незначительно (табл. 11).

На формирование химического режима озерной части большое влияние оказывают притоки, сток которых в половодье составляет около 70% общей приточности (Эдельштейн, 1964). Это приводит к резкому снижению суммы солей весной. Концентрация их в мае в 2 раза ниже, чем в речном плесе. В летне-осенний период по мере уменьшения в водном балансе местного стока минерализация воды увеличивается, достигая максимума зимой (табл. 11). Влияние притоков в озерном плесе хорошо прослеживается по изменению суммы солей по продольному разрезу. Весной содержание их (мг/л) к плотине возрастает, а летом снижается.

	Весна	Лето
Юрьевец	67.7	186.7
Пучеж	73.6	177.7
Чкаловск	89.8	147.2
д. Ващуриха	153.3	127.0

Вследствие этого показатели гидрохимического состава в озерном плесе в целом существенно отличаются от таковых в нижнем бьефе Горьковской ГЭС.

В соотношении ионов изменения в озерном плесе невелики и мало отличаются от таковых речного плеса. Весной наблюдается более низкое по сравнению с меженным периодом относительное содержание гидрокарбонатов, которые, по мнению П. П. Воронкова (1951), в основном вымываются из почво-грунтов и в меньшем количестве поступают с поверхностным стоком. В связи с этим несколько возрастает доля хлоридов.

Таким образом, в озерной части водохранилища сезонный ход изменений содержания солей более близок к речному типу, чем в верхнем проточном плесе.

В соответствии с особенностями гидрохимического режима на трассе будущего Чебоксарского водохранилища следует выделить два участка: от Горьковской плотины до устья Оки и от Оки до Чебоксар. Верхний участок по содержанию и составу солей близок к озерной части Горьковского водохранилища и отличается от нее лишь некоторым сдвигом сезонных изменений во времени. Среднее за весенний сезон содержание солей снижается незначительно вследствие поступления из водохранилища в начале этого периода сравнительно минерализованных зимних вод, минимум концентраций приходится на лето (табл. 12).

Наиболее резкие изменения суммы солей и соотношения главных ионов происходят под воздействием Оки, воды которой формируются в условиях, отличных от Верхней Волги. Наряду с высокой минерализацией водам Оки свойственно повышенное содержание анионов сильных кислот, особенно сульфатов, концентрация которых в меженный период в 4—6 раз выше, чем в волжских водах (табл. 13). Относительное содержание гидрокарбонатов соответственно снижается, хотя абсолютное количество их возрастает примерно в 2 раза по сравнению с Волгой. В составе катионов увеличивается

Таблица 12

## СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА НА УЧАСТКЕ БУДУЩЕГО ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969-1973 гг.)

Район наблюдений	Форма выраже- ния	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насы- щения
Горький	мг/л	147.4—415.5	24.8—63.7	6.7—25.5	2.8—11.8	79.3—203.4	24.3—42.6	6.0—11.7	7.10—7.60	7.80—13.10	53—93
	% экв.	212.5 100	35.3 31.0	10.2 14.8	6.6 4.2	100.4 32.6	31.9 13.0	8.0 4.4	7.23	10.39	71
Чебоксары	мг/л	222.8—398.1	36.1—66.5	8.5—14.6	5.5—39.8	106.8—173.8	42.2—95.6	11.3—29.8	6.60—7.65	8.80—16.20	60—110
	% экв.	303.1 100	52.8 31.7	11.6 11.4	15.3 6.9	138.7 27.6	64.6 16.3	17.9 6.1	7.11	11.74	80
Зима											
Горький	мг/л	95.3—215.8	16.0—33.7	4.4—9.5	2.5—12.5	51.9—122.0	13.6—29.2	3.0—12.6	7.10—8.20	5.00—11.30	37—99
	% экв.	160.0 100	27.0 31.8	6.8 13.2	5.8 5.0	88.4 34.3	22.9 11.4	6.4 4.3	7.35	9.40	75
Чебоксары	мг/л	153.1—312.1	27.2—58.1	5.4—14.6	5.5—22.5	73.2—176.9	18.2—66.6	6.4—20.3	6.80—7.50	8.50—11.80	70—103
	% экв.	215.3 100	37.4 32.2	7.9 11.2	10.3 6.6	105.1 29.9	41.1 14.9	10.7 5.2	7.08	10.45	87
Лето											
Горький	мг/л	94.9—181.8	16.0—29.6	3.9—8.3	2.2—8.0	51.9—100.6	11.9—27.4	3.9—7.9	7.10—8.20	6.70—10.70	65—106
	% экв.	134.4 100	23.0 31.9	5.7 13.1	4.8 5.0	73.7 33.8	20.7 12.0	5.3 4.2	7.85	8.53	86
Чебоксары	мг/л	177.5—277.0	35.7—49.4	7.1—11.7	2.2—15.8	85.4—135.4	30.2—73.4	5.0—17.2	7.00—8.35	9.30—12.60	98—135
	% экв.	238.4 100	41.8 31.6	9.44 11.8	11.8 6.6	112.1 28.1	53.0 16.8	11.9 5.1	7.34	10.33	110
Осень											
Горький	мг/л	160.9—183.1	27.2—33.3	6.3—8.8	1.2—8.5	90.3—103.7	17.7—27.2	4.4—7.4	7.10—7.60	8.60—13.3	81—91
	% экв.	171.8 100	29.9 32.7	7.40 13.4	5.0 4.0	98.8 35.5	23.8 10.7	6.10 3.7	7.57	10.29	87
Чебоксары	мг/л	256.8—306.3	27.2—53.7	9.2—13.9	5.5—21.0	125.1—149.4	47.0—69.9	7.0—20.8	7.40—8.40	10.10—12.20	92—122
	% экв.	280.0 100	45.9 30.9	11.6 12.8	12.6 6.3	134.2 28.1	58.6 15.8	15.9 5.8	7.82	11.10	107

доля щелочных металлов и уменьшается процентное содержание ионов кальция и магния. В сравнении с 1930 г. (Брусевич и др., 1933) концентрация хлоридов и щелочных металлов на нижнем участке Оки возросла примерно в 2 раза, что, по-видимому, является следствием антропогенного влияния. Ориентировочные расчеты, основанные на сопоставлении количества щелочных металлов в устье Оки с поступлением их с водами р. Москвы и Оки выше впадения р. Москвы, показывают, что около 30% этих элементов вносятся водами последней.

Ниже впадения Оки химический состав по поперечному сечению неоднороден. Более минерализованные окские воды, прижатые к правому берегу, прослеживаются почти до устья Суры. Далее неоднородность вод поддерживается Сурой, Ветлугой и другими притоками: правобережными — с повышенной минерализацией, левобережными — с более низкой концентрацией солей. По сравнению с верхним участком (выше устья Оки) сумма солей у г. Чебоксары возрастает на 50—110 мг/л (в среднем за год на 90 мг/л). Увеличение минерализации в основном зависит от соотношения расходов Волги и Оки. Так, в период половодья, когда сток Оки заметно превышает поступление волжских вод, наблюдается отчетливый весенний минимум. Далее концентрации постепенно возрастают, достигая максимума зимой. Таким образом, ход сезонных изменений аналогичен речному, но амплитуда колебаний средних значений по сравнению с верхним участком увеличивается noticeably (табл. 12). Повышение содержания солей в меженный период невелико вследствие преобладания в водном балансе волжских вод, поступающих из Горьковского водохранилища.

Под влиянием боковой приточности изменяется не только абсолютное, но и относительное содержание ионов. В составе катионов увеличивается доля щелочных металлов, среди анионов — сульфатов и хлоридов (табл. 12).

На формирование гидрохимического режима Куйбышевского водохранилища большое влияние оказывает наиболее мощный приток Волги — р. Кама. При слиянии этих рек их расходы почти одинаковы.

Бассейн Камы весьма неоднороден. Верховья Камы и большая часть правобережных притоков формируются в заболоченной местности с супесчаными почвами. Их воды маломинерализованы, в солевом составе преобладают гидрокарбонаты и кальций. Левобережные притоки берут начало на западных склонах Урала. Они отличаются высоким содержанием солей, особенно в нижнем течении. В основном увеличивается концентрация сульфатов. В меженный период воды этих притоков часто относятся к сульфатному классу (Алекси, 1948).

Преобладающее значение левобережных притоков в питании Камы ранее определяло характер солевого состава камской воды в нижнем течении (Алекси, 1948). Однако в настоящее время в связи с ростом горнодобывающей и химической промышленности в бассейне и увеличением сброса промышленных стоков облик Камы изменился. Резко возросло содержание хлоридов и натрия (Матарзин, 1970). В зимний период хлориды становятся преобладающим анионом, относительное содержание щелочных металлов приближается к содержанию кальция, а их абсолютное количество даже превышает его (табл. 13).

Зарегулирование среднего течения Камы вызвало в низовьях реки уменьшение внутригодовых колебаний в содержании главных компонентов солевого состава и суммы солей. Минимум минерализации относительно слабо выражен и распространяется не только на весенний, но и почти на весь летний период. Для последнего характерно наиболее низкое содержание хлоридов и щелочных металлов. Осенью сумма солей увеличивается, достигая максимальных значений зимой. Следует отметить, что данные по р. Каме (табл. 13) относятся к 1960—1962 гг. В этот период уже существовало Камское водохранилище и началось наполнение Воткинского.

Ю. И. Горин (1971) на основе изучения формирования и распределения водных масс выделяет в Куйбышевском водохранилище 4 района: волжский

Таблица 13

## СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ Р. ОКИ У ДЗЕРЖИНСКА И Р. КАМЫ У НАБЕРЕЖНЫХ ЧЕЛНОВ

Сезон	Форма выраже- ния	У ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насы- щения
Зима	мг/л	344.8—548.8	63.3—94.6	10.6—19.7	12.8—30.8	155.6—231.8	72.3—140.7	19.6—44.0	7.00—7.70	5.30—14.80	36—104
	% экв.	484.5 100	79.1 31.1	16.7 10.8	27.8 8.1	196.1 25.9	102.9 17.3	30.04 6.8	7.38	9.54	66
Весна	мг/л	107.2—286.3	19.6—53.3	4.4—12.6	4.0—11.2	48.8—140.3	21.4—66.0	4.2—17.4	7.00—8.20	5.39—12.30	39—122
	% экв.	191.2 100	33.5 32.0	8.2 12.8	7.2 5.2	71.5 25.2	41.2 18.5	10.4 6.3	7.43	9.78	86
Лето	мг/л	281.9—454.5	48.1—75.3	10.9—18.0	14.5—36.5	122.0—189.1	73.2—127.4	12.2—33.3	7.20—8.80	4.70—18.40	49—200
	% экв.	405.2 100	67.4 30.3	15.2 11.3	25.1 8.4	170.2 25.0	102.0 19.0	23.7 6.0	8.24	11.22	120
Осень	мг/л	370.1—463.1	65.3—84.2	14.4—21.2	11.5—30.2	158.6—207.4	83.7—114.8	14.2—45.4	6.17—8.20	9.00—13.34	78—131
	% экв.	431.3 100	73.4 30.8	18.5 12.8	20.7 6.4	185.0 25.5	102.4 17.9	27.9 6.6	7.76	11.70	98
Ока (1969—1973 гг.)											
Зима	мг/л	364.5—674.3	47.1—75.3	5.7—11.4	20.0—133.5	102.5—153.4	18.5—167.9	73.0—140.2	7.16—7.16	—	—
	% экв.	485.4 100	66.4 23.9	8.9 5.3	78.1 20.8	135.7 15.6	85.2 12.4	111.6 22.0	7.16	—	—
Весна	мг/л	167.9—323.9	25.4—52.7	3.6—7.8	18.0—77.5	71.4—116.5	29.6—71.2	19.5—54.3	7.19—7.37	—	—
	% экв.	248.4 100	37.0 26.7	6.0 7.1	30.2 16.2	88.6 20.5	47.3 13.8	39.3 15.7	7.28	—	—
Лето	мг/л	180.0—321.4	33.9—53.3	5.5—9.0	6.8—30.8	75.0—109.2	41.6—78.2	10.8—46.9	7.19—7.78	—	—
	% экв.	230.6 100	41.9 29.9	6.7 7.9	23.1 12.2	87.4 20.1	60.9 17.8	30.6 12.4	7.50	—	—
Осень	мг/л	314.4—415.4	54.9—69.7	7.7—8.9	36.8—42.8	109.8—133.6	71.2—111.4	46.8—56.7	7.35—7.58	—	—
	% экв.	369.3 100	60.4 29.2	8.4 6.7	39.5 11.1	120.2 18.7	89.8 17.7	51.0 13.6	7.48	—	—
Кама (1960—1962 гг.)											

(протяженность 250 км) — от г. Чебоксары до дер. Антоновка, расположенной выше устья Камы; камский (210 км) — от г. Набережные Челны до убежища Атабаево (выше устья Камы); район формирования водной массы собственно водохранилища (160 км) — от нижних границ предыдущих районов до Ульяновска; район сформировавшейся водной массы водохранилища (140 км) — от Ульяновска до плотины.

В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища внутригодовые изменения суммы солей и соотношения ионов такие же, как и в районе г. Чебоксары. Отличие заключается лишь в более высоком содержании хлоридов в зимнюю и летнюю межень. Это увеличение скорее можно отнести за счет аналитических ошибок, чем объяснить подтоком грунтовых вод с повышенной минерализацией и другими факторами (боковая приточность, сточные воды и т. д.). Во время эпизодических наблюдений, проведенных Институтом биологии внутренних вод АН СССР летом 1966 и 1975 гг., содержание хлоридов в районе Чебоксар и ниже Казани было одинаковым и колебалось в пределах 8—10 мг/л. Примерно такие же концентрации хлоридов в волжской водной массе Куйбышевского водохранилища приводит и Ю. И. Горин (1971).

В Камском плесе сохраняются специфические особенности солевого состава и его сезонных изменений, характерные для р. Камы. Водам этого плеса свойственна повышенная по сравнению с Волжским плесом минерализация, обусловленная в основном высоким содержанием хлоридов щелочных металлов (табл. 14).

Химическая география центральной части водохранилища сложна, объем и распространение обособленных волжских и камских вод и расположение зоны смешения их зависят от сезона, водности года и других гидрометеорологических условий. Наиболее интенсивное смешение происходит в Тетюшском сужении. В районе Ульяновска сформировавшаяся водная масса собственно водохранилища характеризуется следующими химическими показателями. Кальций и гидрокарбонаты остаются преобладающими компонентами солевого состава, хотя их относительная роль несколько снижается. Наиболее резкие изменения наблюдаются в содержании хлоридов, количество которых по сравнению с волжскими водами возрастает примерно в 2 раза (табл. 14). Относительное содержание хлоридов и сульфатов почти одинаково и в сумме приближается к процентному содержанию гидрокарбонатов. Увеличивается концентрация щелочных металлов, их доля от суммы ионов составляет 11—12%. Сезонные изменения суммы ионов довольно велики: среднее содержание зимой выше, чем весной на 140 мг/л. Весенний минимум растянут и распространяется на лето, однако в летний период уже проявляется влияние меженных вод Оки, выражающееся в повышении содержания сульфата кальция. Осенью концентрация солей возрастает также в основном за счет  $\text{CaSO}_4$ , которым обогащены меженные воды не только Оки, но и Камы. Такие же изменения минерализации и соотношения ионов свойственны водам приплотинного плеса.

Участок Нижней Волги от Куйбышевского гидроузла до Волгограда полностью зарегулирован. Боковая приточность столь мала, что не может оказывать существенного влияния на состав воды. В связи с этим солевой состав Саратовского водохранилища весьма сходен с таковым приплотинной части Куйбышевского, но отличается меньшими внутригодовыми колебаниями минерализации воды, минимум которой приходится на лето (табл. 15). Более высокое содержание солей весной вызвано поступлением в этот период из Куйбышевского водохранилища трансформированных зимних вод.

Повышенные концентрации солей весной наблюдаются и в Волгоградском водохранилище (табл. 16). Период минимального содержания ионов более продолжителен и охватывает не только лето, но и большую часть осени. Колебания среднесезонных значений заметно меньше, чем в Саратовском водохранилище. Близкие величины суммы солей приводятся в работе В. А. Знаменского и Н. Н. Москвиной (1976) для 1973 г. По данным

Т а б л и ц а 14  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1973 гг.)

Плес	Форма выраже- ния	Σ ионов	Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup>	НСO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>-2</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насы- щения
З и м а											
Волжский	мг/л	192.4—425.1	39.3—50.1	10.9—24.9	2.5—47.2	61.0—213.5	43.2—76.5	17.5—48.6	7.20—7.20	—	—
	% экв.	317.0 400	45.5 26.0	16.0 15.1	21.2 8.9	116.9 27.1	57.1 13.4	30.1 9.5	7.20	—	—
Камский	мг/л	381.9—561.4	62.4—77.5	9.2—31.1	21.8—76.2	116.4—189.1	76.1—106.5	40.1—111.3	6.80—8.80	4.00—12.00	28—82
	% экв.	454.1 400	68.3 26.4	17.5 11.1	43.7 12.5	162.0 20.0	90.9 11.2	74.6 15.8	7.74	9.42	64
Централь- ный	мг/л	397.7	61.3	13.7	37.0	151.9	79.7	53.9	7.30	9.03	61
	% экв.	400	27.5	10.2	12.3	22.0	14.8	13.4	7.30	9.03	61
Прилотин- ный	мг/л	294.2—479.4	46.5—65.7	6.3—18.6	15.2—70.8	122.0—201.3	46.1—108.3	21.3—71.4	7.00—7.95	5.28—15.45	36—92
	% экв.	393.9 400	55.3 25.6	13.0 9.9	42.1 14.5	162.8 24.2	75.8 14.3	44.9 11.5	7.55	10.02	65
В е с н а											
Волжский	мг/л	174.5—290.6	17.8—45.1	3.5—21.6	2.5—47.0	74.4—122.0	36.0—72.8	6.6—31.9	7.00—7.75	8.25—14.54	82—143
	% экв.	212.6 400	34.1 29.6	7.5 10.8	14.8 9.6	94.0 26.3	48.3 17.2	13.6 6.5	7.38	10.82	95
Камский	мг/л	226.1—361.7	24.0—62.9	4.4—11.9	29.5—40.2	74.4—115.9	39.8—54.3	10.6—91.4	7.20—7.95	9.33—12.01	77—117
	% экв.	298.3 400	43.5 26.2	7.9 7.9	35.7 15.9	99.4 21.3	48.4 13.2	41.7 15.4	7.59	11.18	101
Централь- ный	мг/л	182.4—290.0	32.1—46.5	4.9—11.0	5.0—44.8	27.0—126.3	17.3—66.6	21.8—41.8	7.00—7.60	9.86—13.22	85—114
	% экв.	260.0 400	39.1 27.2	9.3 10.7	23.4 12.1	101.2 23.3	41.9 13.2	33.8 13.5	7.38	11.66	103
Прилотин- ный	мг/л	226.1—273.4	30.5—44.9	2.4—12.5	13.8—36.0	90.9—125.1	33.3—44.4	26.1—42.5	7.30—7.95	7.52—11.52	61—110
	% экв.	253.0 400	37.7 27.2	7.3 8.7	26.4 14.2	111.1 25.8	37.7 11.2	32.5 13.0	7.55	9.92	86

Лето

Волжский	мг/л	223.3—274.9	28.9—48.0	4.9—14.6	5.0—38.0	76.9—131.2	42.4—70.3	12.8—34.0	7.20—7.60	6.92—10.84	73—116
	% экв.	241.0	38.9	9.0	19.7	105.2	54.5	22.1	7.37	8.57	93
Камский	мг/л	245.2—354.5	38.1—47.7	2.9—14.1	16.8—55.8	94.6—146.4	33.3—64.5	28.9—46.0	7.60—7.60	6.16—12.9	65—150
	% экв.	301.3	43.2	9.0	33.1	130.7	45.9	39.0	7.60	8.88	98
Центральный	мг/л	181.4—320.6	32.3—53.3	5.8—14.3	10.2—45.5	61.0—137.3	30.0—72.0	25.5—48.9	7.30—8.30	3.20—11.84	34—131
	% экв.	259.0	40.6	9.6	22.8	96.4	51.0	38.6	7.77	7.39	79
Прилполинский	мг/л	222.3—289.6	37.7—43.3	2.9—13.5	11.2—35.8	94.6—128.1	41.1—58.6	11.0—49.9	7.40—8.30	5.94—11.84	62—124
	% экв.	261.2	40.9	8.2	23.6	109.6	49.1	30.0	7.64	9.35	98

Осень

Волжский	мг/л	250.1—332.8	37.7—56.4	11.1—22.3	3.0—24.8	115.9—161.7	36.9—74.9	5.0—37.8	7.20—7.95	10.47—15.15	84—122
	% экв.	289.7	46.0	15.1	12.4	138.3	58.1	19.7	7.52	12.15	96
Камский	мг/л	328.7—386.6	47.7—62.9	12.6—22.1	13.0—28.8	131.2—161.1	57.2—67.5	37.2—54.3	7.60—7.95	8.43—16.01	67—119
	% экв.	355.0	55.9	16.7	22.8	150.5	62.6	46.2	7.82	12.15	92
Центральный	мг/л	282.8—372.1	40.1—57.3	7.9—20.1	12.0—43.0	108.6—183.0	32.5—108.1	28.4—37.6	7.60—8.40	6.04—19.59	47—164
	% экв.	334.4	51.4	12.9	26.7	140.0	69.2	38.9	7.88	11.37	91
Прилполинский	мг/л	252.5—340.8	36.9—55.5	7.9—22.5	11.2—31.8	90.3—131.2	50.2—93.7	22.7—40.8	7.40—8.25	7.84—18.77	68—161
	% экв.	294.1	44.5	13.3	22.5	113.4	70.4	30.5	7.76	11.71	100

Примечание. Характеристики плесев приводятся по данным следующих пунктов: Волжский плес — пос. Вязовые, Камский — у Чистопота, Центральный — у Ульяновска, Прилполинский — у Тольятти.



Таблица 15  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1973 гг.)

Район наблюдений	Форма выраже- ния	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH	O <sub>2</sub>	
										мл/л	% насы- щения
Куйбышев	мл/л	249.3—447.6	48.1—72.1	12.2—20.7	9.0—72.5	97.6—180.1	46.9—96.7	28.4—52.1	7.20—8.05	7.62—15.40	52—105
	% экв.	362.2 100	58.8 28.3	14.9 11.7	27.9 10.0	139.3 22.1	76.8 15.5	45.5 12.4	7.48	10.99	75
	мл/л	289.9—468.6	42.0—68.1	7.3—24.3	5.8—45.8	122.1—219.8	56.8—87.4	28.4—63.1	7.40—8.05	6.48—14.78	44—101
Балаково	% экв.	365.9 100	56.0 27.4	15.9 12.8	27.0 9.8	153.5 24.4	72.7 14.6	40.4 11.0	7.60	11.15	76
	<b>Зима</b>										
Куйбышев	мл/л	211.3—444.1	34.1—70.1	7.3—21.9	5.5—47.8	85.5—146.4	21.4—100.4	22.7—69.4	7.20—7.70	4.92—17.2	35—112
	% экв.	327.7 100	49.6 27.4	12.7 11.5	27.0 11.1	124.6 22.3	62.0 14.1	44.0 13.6	7.52	11.79	92
	мл/л	157.4—449.7	26.1—64.1	4.9—20.7	5.8—30.8	67.2—189.3	21.8—94.1	14.2—63.4	7.20—8.0	6.18—12.6	46—108
Балаково	% экв.	296.6 100	46.9 28.3	11.1 11.0	23.8 10.7	121.1 23.6	55.6 13.8	37.7 12.6	7.59	10.76	88
	<b>Лето</b>										
Куйбышев	мл/л	209.2—392.1	32.1—60.1	7.30—23.1	1.8—50.8	82.4—122.1	23.0—70.0	25.6—63.1	7.40—8.00	7.03—8.45	76—88
	% экв.	272.2 100	40.7 25.9	12.0 12.6	24.0 11.5	98.9 20.4	49.3 13.0	46.7 16.6	7.62	7.70	80
	мл/л	178.4—322.4	30.1—52.1	6.1—14.6	11.2—35.8	76.3—134.3	31.2—60.0	22.7—63.1	7.40—8.40	6.97—13.0	71—144
Балаково	% экв.	268.7 100	40.4 26.6	10.6 11.4	24.6 12.0	104.7 22.2	45.4 12.3	42.5 15.5	7.61	9.26	101
	<b>Осень</b>										
Куйбышев	мл/л	241.9—324.9	40.1—52.1	7.9—17.0	1.8—25.8	97.6—189.3	43.2—76.8	25.6—41.5	7.40—8.00	10.19—12.04	83—111
	% экв.	282.2 100	47.8 30.0	13.6 13.1	14.9 6.9	106.5 23.1	52.4 14.4	33.4 12.4	7.64	10.89	93
	мл/л	238.4—442.3	36.1—50.1	7.3—23.1	8.0—68.2	64.1—158.7	37.4—120.6	27.5—41.1	7.40—7.90	9.77—17.29	94—126
Балаково	% экв.	300.9 100	42.5 25.2	13.6 13.3	26.3 11.5	115.3 22.1	67.8 16.5	34.8 11.4	7.54	13.79	109

Таблица 16  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1969—1973 гг.)

Район наблюдений	Форма выраже- ния	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	рН	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насы- щения
<b>Зима</b>											
Галка	мг/л	239,6—340,9	26,8—68,5	5,6—25,4	1,2—38,8	69,5—140,3	50,2—102,8	29,1—46,8			
	% экв.	280,0	42,7	16,1	15,0	100,8	68,5	35,1			
Дубовка	мг/л	231,2—326,0	25,6—68,5	7,7—30,5	4,2—32,8	83,6—142,1	32,3—81,7	26,6—60,2	7,40—8,80	9,66—16,22	73—110
	% экв.	268,4	40,6	16,6	13,8	101,0	61,2	34,3	7,68	13,16	92
<b>Весна</b>											
Галка	мг/л	224,0—336,7	30,3—58,3	7,4—24,1	5,0—25,2	67,7—112,2	46,1—80,6	24,8—51,4	7,45—7,60	10,07—13,24	80—108
	% экв.	286,3	47,9	15,1	15,5	102,1	65,0	40,4	7,58	11,39	90
Дубовка	мг/л	274,3—344,0	33,7—53,7	12,9—29,9	0,2—33,5	103,7—122,4	63,2—87,5	34,4—46,8	6,00—8,20	10,51—13,92	75—111
	% экв.	299,3	45,3	18,8	14,3	110,3	70,9	38,1	7,45	11,64	87
<b>Лето</b>											
Галка	мг/л	208,2—279,2	25,2—44,9	7,0—22,1	8,8—29,8	69,6—94,6	33,4—82,6	23,0—50,7	7,55—7,75	5,38—10,69	60—146
	% экв.	241,3	34,3	12,9	17,1	82,4	51,6	36,6	7,61	7,46	87
Дубовка	мг/л	182,9—287,6	23,8—45,7	7,4—19,1	4,5—26,8	79,3—110,4	27,5—69,8	20,9—42,5	7,35—8,15	4,42—12,78	39—104
	% экв.	235,9	35,2	13,2	14,8	88,4	47,3	33,3	7,68	8,07	85
<b>Осень</b>											
Галка	мг/л	207,9—306,3	24,4—45,5	9,0—17,6	5,8—30,2	72,6—97,0	42,8—70,3	30,4—60,2	7,35—8,45	8,48—10,23	80—102
	% экв.	245,5	35,9	14,4	17,5	83,4	53,4	40,5	7,75	9,39	88
Дубовка	мг/л	201,9—297,7	21,8—48,1	10,9—23,0	2,2—30,2	75,0—98,8	27,8—72,6	31,9—60,2	7,35—8,00	6,10—12,83	76—105
	% экв.	249,8	35,5	16,7	14,5	87,0	51,8	42,4	7,71	9,63	89

Таблица 17  
СОЛЕВОЙ СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ КИСЛОРОДА В ВОДЕ р. ВОЛГИ У с. ВЕРХНЕ-ЛЕВЯКОВЕ (1969—1974 гг.)

Сезон	Форма выражения	Σ ионов	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	pH	O <sub>2</sub>	
										мг/л	% насыщения
Зима	мг/л	234,7—369,6	39,7—58,4	7,5—12,5	8,3—36,8	94,6—142,2	40,1—82,5	27,0—58,3	7,60—8,05	11,84—15,49	79—100
	% экв.	283,4 100	49,2 30,3	10,4 10,4	9,3 9,3	116,8 23,5	53,6 11,3	35,2 12,2	7,82	13,50	93
Весна	мг/л	218—378,0	41,3—68,3	9,4—19,6	9,2—32,8	96,0—158,7	41,1—93,0	26,6—54,7	7,65—8,35	9,85—14,55	96—127
	% экв.	332,1 100	59,3 31,6	12,5 11,0	18,8 7,4	128,9 22,5	68,8 15,2	40,8 12,3	7,83	11,83	105
Лето	мг/л	194,1—342,2	34,5—57,9	6,8—13,5	8,2—29,2	86,0—141,0	33,1—72,0	18,7—44,2	7,70—8,35	7,64—10,91	82—118
	% экв.	263,3 100	45,4 31,0	8,8 9,8	18,1 9,2	109,8 24,5	46,8 13,2	32,0 12,3	7,90	9,10	97
Осень	мг/л	213,5—316,9	38,9—52,3	7,2—10,0	14,0—33,8	97,6—136,8	40,7—62,3	33,5—53,2	7,65—8,40	8,89—12,54	75—103
	% экв.	280,4 100	45,6 29,0	9,0 9,4	24,5 11,6	110,6 22,8	49,8 13,1	39,8 14,1	7,91	10,38	94

Таблица 18  
ИОННЫЙ СОСТАВ р. ВОЛГИ У ВОЛГОГРАДА, ТЫС. Т

Год	Водный сток, км <sup>3</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	НСО <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup> + K <sup>+</sup>	Σ ионов	Литературный источник
1924—1925	257	1633	10537	14239	10512	2149	1058	40128	Радщев, 1926
1957	282	5328	41404	45241	11071	2281	3755	49233	Зенин, 1965
1958	287	7222	12925	16123	11731	2553	4983	55537	То же
1959	224	6132	10577	13066	9864	2219	3800	45718	» »
1961	229	5732	13496	12849	9761	2068	4975	48881	» »
1973	174	7950	14011	16284	—	—	4399	53082	Знаменский, Москвина, 1976

В. И. Сиденко (1965), до создания Саратовского водохранилища в Волгоградском амплитуда колебаний минерализации воды, особенно верхний ее предел, была значительно выше.

Соотношение главных компонентов солевого состава в этих водохранилищах в общих чертах сходно. Имеющиеся различия, такие как более высокое содержание магния и несколько пониженные концентрации натрия, в Волгоградском водохранилище, по-видимому, не достоверны и не могут рассматриваться как специфические особенности его вод. Скорее всего их следует отнести за счет малого числа наблюдений (1—3 в сезон), недостаточного для водоемов, отличающихся высокой прочностью (коэффициенты водообмена Саратовского и Волгоградского водохранилищ 18.6 и 7.6 соответственно).

На нижнем незарегулированном участке Волги состав и содержание солей естественно определяются таковыми Волгоградского водохранилища. Максимум минерализации приходится на весну, минимум — на лето, в осенне-зимний период увеличение суммы ионов незначительно (табл. 17). В отличие от Волгоградского водохранилища в устьевом участке наблюдается небольшое повышение минерализации (мг/л) воды.

	Зима	Весна	Лето	Осень
Нижний бьеф Волгоградской плотины	271.5	300.4	237.9	248.2
Верхне-Лебяжье	288.4	332.1	263.3	280.4

Увеличение происходит в основном за счет гидрокарбоната кальция (табл. 16, 17) и наиболее отчетливо выражено весной и осенью. Некоторая специфика химических свойств воды устьевого района может быть обусловлена своеобразием его гидрологического режима и геоморфологическими особенностями.

Таким образом, в результате зарегулирования стока Волги происходит изменение содержания и состава солей. В нижних бьефах гидроузлов оно проявляется в смещении календарных сроков прохождения вешних вод с пониженной минерализацией и сглаживании сезонных различий в содержании и соотношении главных ионов. Эти изменения наиболее резко проявляются в водохранилищах, замыкающих каскад, и в Рыбинском — водоеме длительного регулирования.

Имеющиеся данные по ионному стоку Волги свидетельствуют о значительных колебаниях его по годам (табл. 18), что связано не только с водностью года, но и с различиями гидрологического режима и метеорологических условий на разных реках бассейна, в первую очередь со временем наступления весеннего половодья и его продолжительностью.

Как указывалось выше, за последние десятилетия под воздействием промышленных и бытовых стоков произошло заметное увеличение содержания хлоридов и щелочных металлов. Соответственно сток этих элементов в Каспийское море возрос в 3—5 раз (табл. 18). Однако это увеличение, находясь в пределах годовых колебаний суммарного ионного стока, не вызвало существенных его изменений.

## КИСЛОРОДНЫЙ РЕЖИМ

О сезонных изменениях содержания растворенного кислорода на верхнем незарегулированном участке Волги дают представление результаты наблюдений, проведенных у г. Ржева (табл. 7). Максимум  $O_2$  (до 14 мг/л) приходится на конец осени — период, предшествующий ледоставу, когда в результате снижения температуры не только повышается растворимость кислорода, но и снижается интенсивность окислительных процессов. Зимой при наличии ледяного покрова, препятствующего поступлению  $O_2$  из атмосферы, концентрация его по мере увеличения роли грунтовых вод в питании реки постепенно уменьшается. В этот период в связи с малыми расходами усиливается влияние сточных вод и не исключено, что снижение кислорода

отчасти обусловлено окислением содержащихся в них органических веществ и восстановленных соединений. Весной после вскрытия реки концентрация кислорода быстро возрастает, достигая к концу половодья состояния, близкого к равновесному с атмосферой. Летом повышение температуры вызывает некоторое снижение абсолютных концентраций  $O_2$ . Процессы фотосинтеза и аэрации не полностью компенсируют расход кислорода на окисление. Недонасыщенность составляет в среднем около 6% (табл. 7).

Следует отметить, что влияние обедненных кислородом грунтовых вод на динамику содержания кислорода прослеживается на всем протяжении этого участка и проявляется в постепенном снижении  $O_2$  вниз по течению.

	О с е н ь		З и м а	
	мг $O_2$ /л	% насыщения	мг $O_2$ /л	% насыщения
Ельцы	13.15	99	11.60	80
Ржев	12.34	100	9.68	66
Калшин	12.00	95	7.92	55

Кислородный режим Иваньковского водохранилища рассматривается по материалам, собранным Институтом биологии внутренних вод АН СССР в 1968—1976 гг. Эти материалы получены на основе анализа около 300 проб и являются более полными, чем данные Гидрометслужбы.

Максимальное содержание кислорода наблюдается в период весенней и осенней гомотермии — в среднем 9—10 мг/л (табл. 19). Однако и в эти периоды вода недонасыщена кислородом на 10—20%. Летом недонасыщенность возрастает до 20—40%, что обусловлено окислением взвешенных и растворенных автохтонных и аллохтонных органических веществ, а также восстановленных соединений, поступающих из донных отложений. В летний период в нижней части Волжского и в Иваньковском плесе при отчетливой температурной стратификации содержание кислорода в придонных слоях может понижаться до десятых долей миллиграмма на литр, тогда как в поверхностном 2—4-метровом слое нередко имеет место перенасыщение воды  $O_2$  за счет процессов фотосинтеза. Особенно острый дефицит кислорода в придонных слоях наблюдался в 1972 г. — маловодный и жаркий год. Периоды кислородной стратификации обычно непродолжительны. В результате ветрового волнения даже на глубоководных участках содержание кислорода во всей толще воды быстро выравнивается.

Для зимнего кислородного режима, начиная с первых лет существования водохранилища и до 1966 г., характерен резкий дефицит  $O_2$  и связанные с ним заморные явления (Себенцов, Биск, Мейснер, 1940; Трифонова, 1960; Мейснер, 1971). Ухудшение кислородного режима чаще наблюдалось в Шошинском плесе и в основной части водохранилища, расположенной ниже Шоши. Главная причина снижения содержания кислорода — питание водоема грунтовыми водами, обедненными  $O_2$ , и перемещение по мере сработки уровня обескислороженной воды мелководных участков в русловую часть водохранилища. Наиболее сильный дефицит наблюдался в маловодные годы при небольшом объеме уходящей под лед воды и незначительном естественном притоке (Мейснер, 1971). В конце 60-х годов в связи с вводом в строй Конаковской ГРЭС и уменьшением сработки водохранилища до 3 м газовый режим Иваньковского плеса значительно улучшился (Пан, 1969; Курдина, Девяткина, 1972; Саппо, 1975). После прохождения через агрегаты ГРЭС температура воды повышается на 8—11° и изменяется содержание растворенных газов. Изменение концентрации  $O_2$  определяется температурой и степенью насыщения кислородом исходной воды. Зимой при большом дефиците кислорода в исходной воде содержание  $O_2$  в сбросных водах ГРЭС увеличивается до 4—5 мг/л, а ниже отводного канала и водослива насыщение достигает 88% и более. В феврале—марте 1968 г. поступление кислорода за счет аэрации составляло 41.5 т в сутки (Пан, 1969). Отсутствие ледяного покрова в Мошковичском заливе и на выходе подогретых вод в водохранилище также обуслов-

ливают поступление  $O_2$  из атмосферы. Таким образом, в результате принудительной аэрации в русловой части Ивановского плеса создаются благоприятные кислородные условия в течение всего зимнего периода. Однако в Шошинском плесе и на нижнем участке Волжского плеса кислородный режим зимой остается напряженным.

Данные Гидрометслужбы за 1969—1974 гг. (табл. 9), а также наблюдения Института биологии внутренних вод АН СССР свидетельствуют о том, что кислородный режим русловой части Угличского водохранилища вполне удовлетворителен. В периоды весенней и осенней циркуляции, когда содержание  $O_2$  максимально, недонасыщенность воды кислородом в среднем составляет всего 4—6 %, а имеющие место кратковременные периоды перенасыщения, по-видимому, связаны с цветением диатомовых. Летом в связи с повышением температуры и усилением окислительных процессов абсолютное содержание  $O_2$  снижается, однако процент насыщения воды кислородом остается высоким (табл. 9). По продольному разрезу водохранилища различия невелики. Разница между поверхностным и придонным горизонтами обычно нередко превышает 2—3 мг  $O_2$ /л. Однако, по данным Института биологии внутренних вод АН СССР, в отдельных случаях различия концентраций по вертикали достигают 7—8 мг  $O_2$ /л. Зимой нижний предел содержания  $O_2$  составлял 4.0—5.5 мг/л. Относительное благополучие газового режима в Угличском водохранилище зимой, очевидно, вызвано улучшением кислородных условий в приплотинном плесе Ивановского водохранилища. Влияние притоков, загрязненных сточными водами (например, Кашинки и Дубны), вероятно, носит локальный характер и не распространяется на русловую часть водоема. Следует отметить, что сокращение объема стока через Ивановский гидроузел в результате увеличения забора воды в канал им. Москвы и уменьшения зимней сработки Ивановского водохранилища (Быков, 1974), по-видимому, усилит воздействие боковых притоков на динамику  $O_2$  в основной части водохранилища.

Кислородный режим Рыбинского водохранилища мало отличается от такового Ивановского и Угличского, несмотря на различия степени зарегулированности этих водоемов. Для Рыбинского водохранилища в целом харак-

Т а б л и ц а 9

СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА В ИВАНОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (1968—1976 гг.)

Плес	Зима		Весна		Лето		Осень	
	мг $O_2$ /л	% насыщения	мг $O_2$ /л	% насыщения	мг $O_2$ /л	% насыщения	мг $O_2$ /л	% насыщения
Волжский	$\frac{0.48-7.88}{4.3}$	$\frac{3-47}{30}$	$\frac{7.47-11.96}{9.2}$	$\frac{71-114}{86}$	$\frac{0.25-12.77}{7.2}$	$\frac{3-141}{72}$	$\frac{6.97-12.73}{9.2}$	$\frac{67-113}{78}$
Шошинский	$\frac{1.02-6.79}{3.4}$	$\frac{7-47}{24}$	$\frac{9.02-12.18}{10.1}$	$\frac{85-110}{94}$	$\frac{0.82-12.30}{9.6}$	$\frac{9-138}{86}$	$\frac{8.23-14.57}{10.1}$	$\frac{74-145}{84}$
Иваньковский	$\frac{0.90-9.91}{5.2}$	$\frac{6-78}{36}$	$\frac{7.47-11.65}{9.1}$	$\frac{71-100}{87}$	$\frac{1.00-10.17}{7.2}$	$\frac{11-110}{76}$	$\frac{7.09-11.80}{9.1}$	$\frac{68-125}{81}$

терно уменьшение содержания кислорода от весны к лету в среднем от 10—13 до 8—10 мг/л, увеличение осенью до 10—12 мг/л и постепенное снижение в течение зимы (табл. 10). Мелководность и обширная акватория Рыбинского водохранилища, а также повышенная ветровая активность в районе его расположения способствуют интенсивному перемешиванию водной массы, препятствуя сохранению редко возникающей стратификации, свойственной водоемам озерного типа. В результате различия между поверхностными и придонными слоями в летний период редко превышают 2—3 мг/л, весной и осенью составляют десятые доли миллиграмма.

В вегетационный период насыщенность воды кислородом равна в среднем 85—99%, в основной части водохранилища минимум насыщения приходится на лето. Для Моложского и Шекнинского плесов характерна широкая амплитуда колебания концентраций  $O_2$ . Относительная мелководность и заиленность этих плесов, обуславливая лучший прогрев воды, способствуют интенсивному развитию фитопланктона; перенасыщение воды кислородом может достигать 140—160% (табл. 10). Низкое содержание  $O_2$ , часто наблюдаемое в придонных слоях, связано с распадом не только автохтонного органического вещества, но и аллохтонных гуминовых соединений, повышенное содержание которых свойственно речным плесам.

Зимний кислородный режим Главного плеса, занимающего большую часть водохранилища, вполне удовлетворителен. Минимальные концентрации  $O_2$ , наблюдаемые в конце марта перед вскрытием водохранилища, даже в придонных слоях составляют несколько миллиграммов на литр (табл. 10). Исклнением являются небольшие районы над бывшими руслами рек, старицами, озерами и другими углублениями, где в придонном слое концентрация кислорода в конце зимы может снижаться до десятых долей миллиграмма на литр. Наиболее неблагоприятная ситуация создается в Моложском плесе, особенно в его верхней части. Основная причина этого — поступление обедненных кислородом межесных вод р. Мологи и ее притоков. По данным Института биологии внутренних вод АН СССР, в январе 1976 г. содержание кислорода от верховьев плеса к его нижней части изменялось следующим образом (мг/л):

	Поверхность	Дно
р. Молога у Харямовского	2.65	—
Весьегопское расширение	3.00	—
Малиновка	4.35	4.65
Противье	6.38	5.14
Первомайка	7.95	7.35

К концу зимы воды с низким содержанием  $O_2$  могут занимать не только Моложский плес, но и продвигаться по руслу Мологи до Брейтова, захватывая район Главного плеса.

Волжский плес также характеризовался напряженностью зимнего газового режима (Рутковский, Киреева, 1957; Безлер, Трифонова, 1960). Однако наблюдениями 1969—1974 гг. не удалось обнаружить в нем резкого дефицита  $O_2$ . Это позволяет предположить, что повышение содержания кислорода в Волжском плесе так же, как и в Угличском водохранилище, обусловлено улучшением газового режима в Ивановском водохранилище.

В Горьковском водохранилище содержание  $O_2$  в вегетационный период составляет 7.5—11.1 мг/л (77—92% насыщения). В озерном плесе содержание кислорода несколько ниже, чем в речном (табл. 11), что, по-видимому, обусловлено окислением аллохтонного органического вещества, поступающего весной с боковыми притоками, в основном левобережными, цветность которых достигает 150—200°. (Как указывалось выше, в период половодья боковая приточность составляет около 70% от общей). В то же время в речном плесе преобладают обедненные легкоокисляемым органическим веществом трансформированные воды, поступающие из Рыбинского водохранилища.

Зимой основная часть Горьковского водохранилища интенсивно промывается транзитной волжской водной массой, что обеспечивает сравнительно высокое содержание в ней кислорода: 11.7 мг/л (80% насыщения) в речном плесе, 8.6 мг/л (57% насыщения) — в озерном. Более низкие концентрации кислорода в озерной части обусловлены влиянием грунтовых вод малых притоков, а также пойменных вод. В застойных зонах Костромского расширения, Юрьевецкого разлива, Цикинского залива содержание  $O_2$  зимой может падать до нескольких десятых миллиграмма на литр (Баранов, 1965, 1974). Однако дефицит кислорода носит локальный характер и вследствие замедленного водообмена в большинстве этих зон (Костромское расширение, Цикинский залив) не распространяется на русловую часть водохранилища. Из открытых мелководий обедненные кислородом пойменные воды могут поступать в основную часть водоема, особенно в период предполоводной работы. Так, в русловой части озерного плеса минимальные концентрации  $O_2$  наблюдаются у Юрьевца — в районе обширных мелководий и впадения рек Немды и Унки.

	мг $O_2$ /л	% насыщения
Юрьевец	5.27	36
Пучеж	9.06	63
Чкаловск	7.86	54
Вахуриха	12.11	77

Кислородный режим на участке Волги от Городца до устья Оки в основном определяется содержанием  $O_2$  в водах, поступающих из Горьковского водохранилища. Сравнительно низкое содержание кислорода весной (в среднем 76% насыщения) объясняется сбросом в этот период преимущественно зимних вод. Летом концентрации кислорода близки к наблюдаемым весной в Горьковском водохранилище. Перераспределение водного стока благоприятно сказалось на зимнем кислородном режиме этого участка — нижний предел содержания  $O_2$  составляет 50% насыщения (табл. 12).

Ниже впадения Оки в течение всего года содержание кислорода заметно выше, чем на верхнем участке. Не только летом, но и осенью насыщение воды кислородом превышает 100% (табл. 12), что вызвано интенсивным развитием фитопланктона (Кузьмин, 1974). Последнее обусловлено поступлением океских вод с высоким содержанием биогенных элементов (Драчев и др., 1976). После создания Чебоксарского водохранилища океские воды останутся прижатыми к правому берегу и в условиях пониженной гидродинамической активности водной массы будут способствовать еще большему развитию водорослей в летний период и ухудшению зимнего кислородного режима прибрежной зоны. Особенно неблагоприятные условия создадутся в устьевых участках малых рек и ручьев, через которые сбрасываются бытовые и промышленные сточные воды (Драчев, Былинкина, 1974), что, однако, не должно отразиться на кислородном режиме озерной части водохранилища.

До сооружения Куйбышевского водохранилища характерной чертой кислородного режима на этом участке Волги был значительный дефицит  $O_2$  зимой, в отдельных случаях приводящий к заморам. Основная причина дефицита — питание реки грунтовыми водами нижних горизонтов (Скопичев, 1953; Баранов, 1958). Неблагоприятные кислородные условия наблюдались и в первый год наполнения водохранилища. Наиболее низкие величины  $O_2$  отмечены в Камском плесе, где ухудшению кислородного режима способствовали и сточные воды (Лукин, 1958). К концу зимы влияние камских вод распространилось на центральную часть водоема. В последующие годы газовый режим Куйбышевского водохранилища заметно улучшился (Гусева, 1961).

В настоящее время во всех плесах содержание кислорода зимой составляет в среднем 60—65% (табл. 14). Отсутствие резкого дефицита  $O_2$  в Камском плесе обусловлено созданием Воткинского водохранилища.



В течение вегетационного периода концентрации кислорода соответствуют 80—100% насыщения. При интенсивном развитии фитопланктона, чаще всего наблюдаемом в июле, содержание  $O_2$  в поверхностных слоях достигало 15—16 мг/л (Гончаренко, 1972), а в маловодном 1972 г. — 19.9 мг/л (244%) при уменьшении концентрации в нижнем слое до 2.9 мг/л (Гусева, 1975). Однако резкая стратификация не характерна для Куйбышевского водохранилища вследствие сильного ветрового волнения. Даже в июле и августе жаркого 1972 г. различие концентраций  $O_2$  между поверхностными и придонными слоями составляло в среднем 3.7—4.3 мг/л (Гусева, 1975). Таким образом, газовый режим водохранилища в настоящее время вполне благоприятен для обитания водных организмов. Исключения составляют мелководные пойменные участки верхней части водохранилища, а также Черемшанского и Суканского заливов, содержание кислорода зимой в которых может снижаться до заморных величин (Гусева, 1961).

На Нижней Волге до зарегулирования минимум содержания кислорода составлял в конце зимы около 50% насыщения. В маловодные годы здесь наблюдался резкий дефицит  $O_2$ , вызывающий заморы (Радищев, 1926). После создания водохранилищ вследствие перераспределения стока и накопления больших объемов воды такого истощения кислорода не наблюдалось даже в маловодные 1972—1973 гг., среднее содержание  $O_2$  зимой повысилось на 20—30% и составляет 75% насыщения в Саратовском водохранилище и более 90% — в Волгоградском (табл. 15—17). Близкие величины содержания кислорода получены В. И. Сиденко (цит. по: Яковлева, 1975; Сиденко, 1976). Различие в насыщении воды  $O_2$  между Саратовским и Волгоградским водохранилищами, вероятно, обусловлено тем, что воды с более низким содержанием кислорода начинают поступать из Куйбышевского водохранилища лишь в конце зимы и достигают Волгоградского уже после вскрытия водоема, обогащаясь  $O_2$  за счет аэрации. В результате в последнем насыщение воды кислородом зимой такое же, как и в безледный период (табл. 16).

В вегетационный период в силу частого ветрового перемешивания различия между поверхностным и придонным горизонтами невелики, периоды стратификации непродолжительны. Однако летом при интенсивном развитии водорослей и их отмирании насыщение кислородом в зависимости от преобладания того или иного процесса колебалось от 39 до 146%. В Саратовском, Волгоградском водохранилищах и в низовьях Волги вода недонасыщена  $O_2$  в среднем на 10—15% (табл. 15—17). До создания водохранилищ изменения в содержании кислорода были меньше, недонасыщение составляло около 5%.

Таким образом, зарегулирование стока Волги привело к существенному улучшению зимнего кислородного режима в ее среднем и нижнем течении.

## БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Для оценки влияния зарегулирования стока и других антропогенных факторов на режим биогенных элементов, а также для определения степени трофики водоема необходимы сведения о валовом содержании этих элементов. Данные о количестве общего азота и фосфора в водохранилищах Волги немногочисленны. По Ивановскому и Рыбинскому водохранилищам такие материалы собраны Институтом биологии внутренних вод АН СССР, по Куйбышевскому — Куйбышевской станцией Института биологии внутренних вод АН СССР, по низовьям Волги — Каспийским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства.

Химический состав воды, в том числе и содержание биогенных элементов, в Ивановском водохранилище в значительной мере определяется составом вод весеннего половодья. Роль поверхностного стока в формировании режима биогенных элементов усиливается тем, что в вегетационный период Ивановское водохранилище почти не сбрасывается, его приплотинный

плес обычно до конца лета заполнен трансформированными водами половодья.

Для весеннего речного стока Волги характерно высокое содержание азота и фосфора, что связано со значительной сельскохозяйственной освоенностью ее площади водосбора. Максимальные концентрации как фосфора, так и азота, особенно минеральных форм азота, приходится на первую фазу половодья, воды которой проходят транзитом Ивановское водохранилище и заполняют Угличское и Воляжский плес Рыбинского водохранилища. В Ивановском водохранилище задерживаются воды второй половины половодья. Поскольку в этот период преобладает сток с лесных водосборов, водам этой фазы свойственно высокое содержание растворенных органических веществ и меньшие концентрации биогенных элементов (табл. 20).

Т а б л и ц а 20

СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА В ВОДЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ  
В ПЕРИОД ПОЛОВОДЬЯ

Район наблюдений	N общ.	NO <sub>3</sub>	NH <sub>4</sub>	P общ.	P мин.	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг-экв./л	Цвет- ность, град.
	мгN/л			мкг P/л			
1968 г.							
Волга выше г. Калинин	0.97	0.37	0.00	88	18	2.04	80
Верхний бьеф Ивановской ГЭС	1.11	0.29	0.19	110	23	1.61	101
Верхний бьеф Угличской ГЭС	1.85	0.93	0.11	99	30	1.06	89
Воляжский плес Рыбинского водохранилища у с. Коприно	1.96	1.25	0.14	400	52	0.92	75
1970 г.							
Волга выше г. Калинин	0.68	0.37	0.11	47	2	1.90	60
Верхний бьеф Ивановской ГЭС	1.12	0.29	0.12	58	9	1.30	90
Верхний бьеф Угличской ГЭС	1.24	0.56	0.07	79	22	0.95	65
Воляжский плес Рыбинского водохранилища у с. Коприно	1.23	0.35	0.07	67	14	0.95	57
1974 г.							
Волга выше г. Калинин	1.12	0.45	0.09	60	27	1.72	90
Верхний бьеф Ивановской ГЭС	1.20	0.40	0.17	87	33	1.61	86
Верхний бьеф Угличской ГЭС	1.70	0.82	0.16	64	31	1.52	67
Воляжский плес Рыбинского водохранилища у с. Коприно	1.69	0.75	0.24	80	49	1.36	65

Различия в содержании общего фосфора выражены менее отчетливо, чем для азота (табл. 20), вследствие того, что большая часть соединений фосфора поступает в составе взвешенных веществ и частично оседает по мере прохождения внешних вод, тогда как соединения азота в основном находятся в растворенном состоянии. Существенную долю соединений азота составляют нитраты, что свидетельствует о значительной окультуренности почв воляжского водосбора.

В мае, по многолетним данным, концентрации общего азота и фосфора в среднем для водохранилища равнялись 1.32 мг N/л и 80 мкг P/л и соответствовали содержанию этих элементов в Волге и Тверце. Существенные колебания по годам (для P общего — 59—113 мкг/л, для N общего — 1.13—1.65 мг/л), по-видимому, связаны не только с водностью года, но и с особенностями снеготаяния и интенсивностью эрозионных процессов.

В разных плесах водохранилища концентрации общего азота и фосфора в этот период довольно близки. На долю минерального P приходится около

Таблица 21

СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА  
В ИВАНЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (1968—1976 гг.)

Плес	Р общ.	Р мин.	N общ.	NO <sub>3</sub>	NO <sub>2</sub>	NH <sub>4</sub>
	мгс P/л					
Весна						
Волжский	52—123	4—46	1.02—1.68	0.09—0.80	0.001—0.009	0.10—0.65
	79	19	1.34	0.40	0.005	0.24
Шошинский	61—150	5—29	1.02—1.68	0.01—0.47	0.001—0.017	0.01—0.15
	91	14	1.37	0.24	0.008	0.07
Иваньковский	45—122	1—42	0.73—2.05	0.10—1.00	0.001—0.009	0.06—0.26
	77	18	1.30	0.49	0.005	0.17
Лето						
Волжский	53—155	6—79	0.81—1.57	0.05—0.56	0.000—0.016	0.07—0.51
	92	36	1.27	0.17	0.006	0.20
Шошинский	80—280	14—62	1.08—2.17	0.00—0.15	0.000—0.019	0.06—0.31
	185	35	1.67	0.04	0.006	0.17
Иваньковский	52—133	11—79	0.98—1.61	0.00—0.25	0.000—0.026	0.01—0.28
	92	38	1.29	0.13	0.007	0.16
Осень						
Волжский	49—89	6—81	0.87—1.56	0.03—0.75	0.006—0.014	0.05—1.20
	74	35	1.20	0.21	0.008	0.54
Шошинский	70—118	10—31	0.92—1.21	0.00—0.29	0.002—0.022	0.07—0.48
	99	20	1.07	0.01	0.003	0.28
Иваньковский	55—97	20—52	0.60—1.24	0.02—0.46	0.004—0.019	0.04—0.25
	70	34	1.00	0.17	0.007	0.15
Зима						
Волжский	63—137	54—125	1.49—3.07	0.73—1.50	0.005—0.030	0.28—1.20
	89	66	2.12	0.99	0.016	0.68
Шошинский	67—81	34—41	0.87—1.58	0.14—0.40	0.025	0.14—1.22
	74	38	1.23	0.27	0.025	0.68
Иваньковский	67—97	38—80	1.48—2.28	0.80—1.20	0.010—0.026	0.08—0.95
	72	55	1.89	0.97	0.015	0.51

$\frac{1}{4}$  от общего. В зависимости от развития фитопланктона количество фосфатного фосфора может заметно отклоняться от указанной величины. Минеральные формы азота составляют около половины от общего, преобладают нитраты (табл. 21), и только в Шошинском плесе превалирует N органический. Большая часть органического азота (90—95%) состоит из негидролизующихся трудноусвояемых соединений. В Шошинском плесе доля гидролизующего азота несколько выше (14%).

Наряду с поверхностным стоком важным источником поступления биогенных элементов служат сточные воды г. Калинина. По многолетним данным, содержание общего фосфора в городских сточных водах равно 2.7 мг/л, из них 87% составляют фосфаты. Концентрации общего азота в годы наблюдений колебались в широких пределах, равняясь в среднем 37.9 мг/л. В последние годы после ввода в строй очистных сооружений на долю минерального азота приходится около 90% от общего, из них более 30% составляют нитраты. В среднем со сточными водами в водохранилище поступает 536 кг

фосфора и 5.9 т азота в сутки. В пересчете на одного жителя сброс общего азота равен 17.1 г, фосфора — 1.6 г в сутки, что значительно превышает физиологическую норму (соответственно 10 и 1 г) и свидетельствует о существенном значении «промышленного» азота и фосфора детергентов в суммарном сбросе этих элементов. В весенний период азот и фосфор сточных вод не превышают 5—6% от общего поступления. По мере уменьшения расходов Волги и Тверцы влияние сточных вод усиливается и достигает максимума в период предполовальной сработки.

Летом содержание в водохранилище как фосфора, так и азота несколько возрастает (табл. 21). В верхней части Волякского плеса увеличение происходит под воздействием сточных вод. По приближенным расчетам, прибавка фосфора и азота к количеству этих элементов, вносимому Волгой и Тверцой, достигает соответственно 30 и 50%. Наиболее высокие концентрации N и P в мелководном Шошинском плесе, по-видимому, обусловлены поступлением из донных отложений, особенно в периоды ветрового волнения. Не исключено пополнение запаса связанного азота и за счет азотфиксации, поскольку концентрация минеральных форм в этом плесе часто снижается до аналитического нуля. В силу малой проточности воды Шошинского плеса не оказывают влияние на количество биогенных элементов в основной ветви водохранилища. Летом содержание органического азота возрастает до 80%, более 20% органического составляет легкогидролизуемый азот. Концентрации нитратов снижаются, тогда как количество аммонийного азота, непрерывно пополняемое за счет деструкционных процессов, остается на уровне весенних значений. Вероятно, по этой же причине водам Иваньковского водохранилища свойственно высокое содержание минерального фосфора. В периоды стагнации, редкие и непродолжительные, концентрации биогенных элементов могут колебаться в широких пределах.

Осенью количество общего фосфора и азота во всех плесах водохранилища снижается (табл. 21), что обусловлено преобладанием меженных вод, обедненных биогенными элементами. Так, в Волге выше г. Калинина в межень содержание соединений азота (мг N/л) и фосфора (мкг P/л) было следующим:

Дата	P мин.	P общ.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	N общ.	НСO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг-эquiv./л	Цветность, град.
2 X 1968	2	20	0.005	0.002	0.14	—	3.22	17
16 X 1974	6	20	0.020	0.001	0.04	0.48	3.41	17

Относительное содержание минеральных форм азота и фосфатов несколько возрастает, легкогидролизуемый азот составляет в среднем 30% общего органического.

Зимой количество минерального азота и фосфора продолжает увеличиваться (табл. 21), достигая к концу марта 80—90% от общего. В Шошинском плесе преобладают соли аммония, в основной части водохранилища соотношение форм варьирует. В этот период наиболее отчетливо проявляется влияние сточных вод. Ниже г. Калинина количество общего фосфора и азота удваивается.

Следует отметить, что при прохождении вод через агрегаты Конаковской ГРЭС концентрация в них общего азота и фосфора не изменяется. Воздействие бытовых сточных вод г. Конакова незначительно вследствие высокой степени разбавления водами основного потока.

Сопоставление представленных результатов с данными предшествующих лет затруднено, так как отсутствуют сведения об общем азоте и фосфоре. Сравнение же содержания минеральных форм, по-видимому, не имеет смысла из-за подвижности их, быстрого перехода в органические соединения и повторной регенерации. За годы наблюдений, относящиеся к последнему десятилетию, увеличения содержания общего фосфора и азота в водах весеннего поверхностного стока — основного источника биогенных элементов — не произошло. Так, при заметных колебаниях по годам (для фосфора

примерно в 2 раза, для азота — в полтора) средние для водохранилища концентрации этих элементов в 1974 г. были такими же, как в 1968 г.

Содержание биогенных элементов в Угличском водохранилище определяется стоком из Иваньковского, составляющим 68% общей приточности. Как указывалось выше, весной Угличское водохранилище заполняется водами первой фазы половодья с высокими концентрациями биогенных элементов (табл. 20, 22). Притоки не вносят заметных изменений в силу малых различий сельскохозяйственной освоенности их бассейнов и водосбора Волги выше Иваньковской плотины. В соответствии с этим химический состав Угличского водохранилища довольно однороден по всей акватории. Некоторые притоки сильно загрязнены и содержат большое количество азота и фосфора (Кашинка, Дубна) (табл. 23), однако вследствие малых расходов влияние их носит локальный характер и не распространяется на основную водную массу водохранилища.

Высокое содержание соединений азота и фосфора сохраняется в водохранилище и в летний период. Значительную долю составляют минеральные формы (табл. 22). Различия между поверхностным и придонным горизонтами наблюдаются главным образом в предплотинной части. Осенью с увеличением роли меженных речных вод в питании водохранилища концентрация биогенных элементов несколько снижается.

Таблица 22

СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА В УГЛИЧСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (1968—1976 гг.)

Сезон	Р общ.	Р мин.	N общ.	ΣN мин.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мкг P/л						
Весна	50—99	12—31	1.24—1.85	0.64—1.04	0.56—0.93	0.002—0.010	0.07—0.30
	72	26	1.59	0.91	0.79	0.006	0.11
Лето	47—118	17—70	1.06—1.98	0.16—1.00	0.09—0.88	0.001—0.035	0.03—0.14
	79	42	1.55	0.48	0.40	0.009	0.07
Осень	50—98	31—69	1.16—1.25	0.24—0.55	0.03—0.50	0.003—0.005	0.04—0.21
	67	50	1.21	0.39	0.26	0.004	0.13

Таблица 23

НЕКОТОРЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДЫ ПРИТОКОВ УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (август 1976 г.)

Река	Р общ.	Р мин.	N общ.	N мин.	Na <sup>+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг-экв/л	Окисляемость, мг O <sub>2</sub> /л	
	мкг/л		мг/л						перманганатная	бихроматная
Дубна	170	76	2.80	1.90	39.0	89.3	14.3	4.77	10.1	33.0
Медведица	32	30	1.00	0.23	9.0	30.8	3.0	2.81	21.7	48.2
Нерль	95	60	0.81	0.10	7.8	30.1	4.2	3.50	12.6	33.3
Кашинка	293	200	2.76	1.70	46.0	97.8	32.2	5.52	10.1	71.0

Характер питания и особенности морфометрии Рыбинского водохранилища определяют пространственную и сезонную неоднородность содержания биогенных элементов в его водных массах. В Волжском плесе концентрация этих элементов в течение всего года значительно выше, чем в водной массе основной части водохранилища, формируемой водами половодья северных рек. Площадь водосбора этих рек характеризуется более высокой залесен-

Таблица 24

## СОДЕРЖАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Плес	Р общ.	Р мин.	Н общ.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мкг Р/л			мг N/л		
Весна						
Волжский	37—87	5—52	1.24—1.92	0.30—0.99	0.004—0.012	0.33—0.53
	67	31	1.60	0.72	0.008	0.46
Моложский	23—50	1—2	0.60—1.12	0.00—0.14	0.001—0.002	0.27—0.40
	35	2	0.80	0.03	0.001	0.34
Шекснинский	23—71	4—23	0.56—1.18	0.03—0.10	0.000—0.001	0.03—0.38
	46	10	0.83	0.07	0.001	0.21
Главный	29—48	1—10	0.89—1.20	0.20—0.40	0.001—0.003	0.17—0.37
	37	5	1.03	0.26	0.002	0.28
Лето						
Волжский	43—88	11—40	1.25—1.92	0.14—0.44	0.002—0.020	0.04—0.15
	72	27	1.61	0.26	0.008	0.09
Моложский	26—46	1—13	1.23—1.88	0.005—0.008	0.001—0.002	0.05—0.27
	36	7	1.56	0.007	0.002	0.15
Шекснинский	25—77	1—42	1.07—2.40	0.00—0.025	0.001—0.005	0.04—0.18
	52	12	1.51	0.009	0.003	0.11
Главный	20—63	0—22	1.00—1.89	0.08—0.29	0.001—0.010	0.00—0.12
	33	4	1.45	0.13	0.006	0.07
Осень						
Волжский	65—85	31—51	1.34—1.99	0.20—0.30	0.001—0.006	0.01—0.02
	73	44	1.57	0.26	0.005	0.02
Моложский	29—46	2—21	0.90	0.10	0.000—0.001	0.19
	38	13	0.30	0.10	0.000	0.19
Шекснинский	35—86	3—44	1.53	0.17	0.002	0.09
	56	21	1.53	0.17	0.002	0.09
Главный	34—68	0—22	0.89—1.62	0.03—0.30	0.001—0.004	0.005—0.04
	47	13	1.17	0.17	0.002	0.02
Зима						
Волжский	31—74	22—41	1.63—1.75	0.31—0.47	0.029—0.035	0.47—0.62
	51	31	1.69	0.38	0.031	0.56
Моложский	15—49	5—30	0.72—0.87	0.01—0.19	0.014—0.033	0.04—0.08
	33	21	0.79	0.08	0.021	0.06
Главный	20—48	3—26	0.95—1.44	0.16—0.46	0.009—0.020	0.02—0.52
	33	13	1.13	0.28	0.016	0.19

Примечание. Данные по содержанию фосфора относятся к 1965 и 1970 гг., по содержанию азота — к 1965 г.

ностью, заболоченностью почв и меньшей сельскохозяйственной освоенностью.

Наибольшие различия в содержании азота свойственны весеннему периоду. В воложских и шекснинских водах концентрации общего азота примерно в 1,5—2 раза ниже, чем в воляжских. Органический азот в них составляет около 70%, большая часть его (90—95%) относится к негидролизуемым трудноусвояемым соединениям. Почти весь минеральный азот находится в аммонийной форме, что характерно для стока с лесных и дерново-луговых почв в условиях избыточного увлажнения. В воляжских водах в этот период преобладают минеральные соединения, в основном нитраты (табл. 24). Весной количество общего фосфора, как и азота, в Воляжском плесе примерно в 2 раза выше, чем в остальной части водохранилища. Около половины приходится на долю фосфатов, тогда как в других плесах концентрация минерального фосфора обычно не превышает 10 мкг/л. Высокое содержание общего фосфора и преобладание минерального сохраняются в Воляжском плесе в течение всего года.

Летом воды разных плесов по содержанию азота довольно однородны. Органический азот составляет в среднем 85% от общего. При этом количество легкоусвояемых соединений — аминокислот и амидов — достигает 25—45% от N органического. Во всех плесах, кроме Воляжского, концентрация общего азота летом значительно выше, чем весной (в 1965 г. в среднем на 45%). Сопоставление балансовых расчетов за летние месяцы с наличием общего азота в водохранилище показало существенное превышение фактического содержания над расчетным (табл. 25). Эта невязка (8 тыс. т) значительно превышает суммарную ошибку баланса. Увеличение общего азота в районах с пониженными концентрациями его минеральных форм, а также достоверная коррелятивная связь между общим азотом и хлорофиллом позволили предположить, что обогащение этим элементом происходит за счет фиксации молекулярного азота (Трифенова, 1974). В последующие годы определением азотфиксации ацетиленовым методом установлено увеличение азота в количествах, соизмеримых с указанной выше величиной (Саралов, 1975).

Т а б л и ц а 25

БАЛАНС АЗОТА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (15 V—25 VII)

Приход	Объем воды, км <sup>3</sup>	Азот, тыс. т	Расход	Объем воды, км <sup>3</sup>	Азот, тыс. т
Наличие в водоеме (15 V)	19.34	20.38	Сброс через ГЭС	1.89	2.42
Речной сток	6.90	9.34	Испарение	0.82	—
Атмосферные осадки	0.74	0.43	Фильтрация дном	0.07	0.09
Промышленно-бытовые стоки	0.03	0.26	Оседание на дно	—	2.25
Размыв торфяных сплавов	—	0.28	Наличие в водоеме (25 VII)	23.69	36.01
Размыв берегов	—	0.29			
Разложение растительности	—	0.16			
Поступление из донных отложений	—	1.60			
В сумме:	27.01	32.74	В сумме	26.47	40.77
			Невязка баланса	—0.54	+8.03
			Ошибка баланса	—	±2.08

Летом для большей части водохранилища характерны очень низкие концентрации фосфатов, в Главном плесе они могут снижаться до аналитического нуля. В этот период пополнение запаса минерального фосфора про-

исходит в основном за счет непрерывного выделения его в результате деструкционных процессов, при этом наблюдается крайняя напряженность фосфатного обмена. Время оборота имеющихся фосфатов, установленное по  $^{32}\text{P}$ , измеряется несколькими минутами. По-видимому, в эти периоды содержание фосфора лимитирует развитие фитопланктона.

Осенью и зимой количество органического азота снижается во всех плесах, однако в основной части водохранилища увеличение минеральных форм не компенсирует это снижение, в то время как в Волюжском плесе увеличение минеральных соединений приводит к повышению содержания общего азота. Сохранение высоких концентраций фосфора и азота в Волюжском плесе обусловлено влиянием городских сточных вод.

Заполнение Рыбинского водохранилища двумя потоками качественно различных вод, формирующихся на водосборах разной степени агротехнической освоенности, позволило подойти к оценке увеличения выноса биогенных элементов под воздействием обработки и удобрения полей (Драчев и др., 1976). На основе разности в содержании азота и фосфора между волюжскими водами и водами северных рек установлено, что за счет окультуренности почв волюжского водосбора в период половодья в Рыбинское водохранилище дополнительно поступает 4 тыс. т азота и 240 т фосфора. От общего годового поступления этих элементов указанные количества составляют 15% для фосфора и 10% для азота. Не менее важный источник биогенных элементов — сточные воды Череповца и Калининна. Ежегодно в Рыбинское водохранилище с городскими сточными водами сбрасывается 4.45 тыс. т азота и 238 т фосфора, что соизмеримо с аграрной прибавкой. Таким образом, в Рыбинском водохранилище, практически не загрязняемом непосредственно сточными водами, при слабой степени освоенности площади водосбора примерно 30% фосфора и 20% азота — антропогенного происхождения.

В Горьковском водохранилище, как и в расположенном выше Рыбинском, преимущественно аккумулируется сток с оподзоленных и заболоченных почв лесной зоны, что и определяет относительную бедность его вод биогенными элементами. Это положение подтверждается результатами наблюдений над количеством общего фосфора и азота, полученными Институтом биологии внутренних вод АН СССР летом 1975 г. (табл. 26) и в вегетационный период 1972 г. На недостаточную обеспеченность фитопланктона Горьковского водохранилища этими элементами указывает И. В. Баранов (1965).

Таблица 26

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРА И АЗОТА В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ  
(июль — август 1975 г.)

Плес	Р общ.	Р мин.	N общ.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мкг P/л					
Речной	48—58	11—34	1.00—1.50	0.25—0.50	0.007—0.028	0.01—0.14
	54	25	1.32	0.44	0.017	0.03
Озерный	34—84	13—52	1.07—1.62	0.03—0.60	0.005—0.043	0.07—0.14
	56	32	1.25	0.34	0.025	0.10

Среднее содержание азота и фосфора в озерном плесе почти такое же, как и в речном. В периоды стратификации, редкие и кратковременные, концентрация фосфора в придонном слое заметно выше, чем в поверхностном. Во время наблюдений летом 1975 г. различия достигали 30—40 мкг/л. Значительное увеличение общего фосфора (97—115 мкг/л) наблюдалось в районе Юрьевецкого расширения в конце лета маловодного 1972 г., тогда как в приплотинной части его концентрация в среднем равнялась 59 мкг, из которых



половину составляли фосфаты. Величины такого же порядка отмечены и осенью 1972 г.

Влияние городских сточных вод на содержание биогенных элементов в каком-либо створе реки может быть установлено на основе учета численности населения прибрежных городов, расположенных выше этого створа, и условной нормы сброса исследуемого элемента в расчете на одного жителя (Драчев и др., 1976). Такие расчеты были проведены для фосфора и азота в 4 створах Волги (табл. 27).

Таблица 27

ВЛИЯНИЕ ГОРОДСКИХ СТОКОВ НА СОДЕРЖАНИЕ ОБЩЕГО ФОСФОРА И АЗОТА В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Створ	Численность населения прибрежных городов, млн	Средний расход, млн м <sup>3</sup> в сутки	Минимальный расход, млн м <sup>3</sup> в сутки	Прибавка фосфора, мкг P/л		Прибавка азота, мг N/л	
				I	II	I	II
Горьковская ГЭС	1.5	146	69	10	22	0.10	0.22
Выше Чебоксар	10.8	307	218	34	48	0.35	0.50
Выше Куйбышева	14.5	669	404	20	34	0.22	0.36
Волгоград	17.1	727	447	24	37	0.24	0.38

Примечание. I — при средних расходах воды, II — при минимальных.

В связи с небольшим числом крупных городов на участке от Калинина до Городца прибавка основных биогенов за счет городских стоков в створе Горьковской ГЭС минимальна.

Сток биогенных элементов Волги ниже Городца формируется водами Горьковского водохранилища и р. Оки и определяется соотношением их расходов. Воды Оки богаты соединениями фосфора и азота (табл. 28). Основ-

Таблица 28

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРА И АЗОТА В р. ОКЕ НИЖЕ ДЗЕРЖИНСКА

Дата	P общ.	P мин.	N общ.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мкг P/л		мг N/л			
17 VIII 1965	244	40	—	1.18	0.009	0.39
21 VI 1972	145	—	—	—	—	—
2 IX 1972	194	112	—	—	—	—
8 VII 1975	194	63	2.87	1.12	0.034	0.20
6 VIII 1975	250	152	2.32	1.00	—	0.42

ное количество фосфора поступает в Оку с водами р. Москвы, суточный сброс которого составляет 7.3 т или 60% от расхода его в нижнем течении Оки. Совпадение расчетной и фактической концентраций фосфора в устье Оки подтверждает существенное влияние г. Москвы на содержание биогенных элементов в Волге (Драчев и др., 1976).

Ниже впадения Оки концентрации P и N в волжской воде возрастают в 1.5—3 раза.

		P общ., мкг/л	N общ., мг/л
6 VIII 1975	Выше впадения Оки	57	1.10
9 VII	Ниже г. Горького	105	1.77
7 VIII	»	196	2.32
9 VII	У Чебоксар	118	1.82
7 VIII	»	142	1.65

Следует обратить внимание, что окские воды остаются прижатыми к правому берегу на десятки километров ниже устья Оки. Далее неоднородность химического состава поддерживается водами р. Суры, обладающими также повышенным содержанием биогенных элементов.

Влияние городских сточных вод на количество N и P в Волге наиболее отчетливо выражено в створе у Чебоксар (табл. 27). В соответствии с численностью населения городов, расположенных выше этого створа по берегам Волги, Оки и Москвы-реки (10.8 млн жителей), «городской» фосфор и азот составляют соответственно 45 и 20% от среднегодового содержания этих элементов.

Определение соединений азота и фосфора в Куйбышевском водохранилище в 1966—1968 гг. проводилось на верхних участках Камского и Волюжского плесов и в нижнем бьефе Волюжской ГЭС им. В. И. Ленина (Гусева, 1972). Полученные результаты свидетельствуют об относительно высоком содержании этих элементов в волюжских водах. Примерно такие же концентрации получены и в Камском плесе (табл. 29). По данным ежемесячных наблюдений в нижнем бьефе ГЭС рассчитан сток азота и фосфора. Такие же

Т а б л и ц а 29

СРЕДНЕСЕЗОННЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ АЗОТА И ФОСФОРА  
В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1966—1968 гг. (по: Гусева, 1972)

Сезон	Р общ.	Р мнц.	N общ.	N мнц.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мгг P/l		мг N/l				

Ниже Чебоксар

Весна	45—126	15—62	1.23—2.83	0.26—1.55	0.11—0.90	0.003—0.045	0.06—1.20
	74	38	2.07	0.86	0.41	0.018	0.40
Лето	64—100	26—38	1.47—1.85	0.33—0.81	0.20—0.74	0.004—0.042	0.06—0.09
	77	31	1.63	0.51	0.43	0.017	0.07
Осень	84—100	31—43	1.29—1.79	0.27—0.47	0.22—0.38	0.002—0.021	0.05—0.08
	90	36	1.53	0.38	0.31	0.009	0.07
Зима	52—62	26—32	1.72—2.10	0.54—0.96	0.45—0.52	0.007—0.062	0.14—0.45
	57	30	1.86	0.76	0.50	0.029	0.27

с. Соколы Горы

Весна	58—116	22—40	1.57—2.67	0.24—1.37	0.11—0.90	0.002—0.057	0.07—0.70
	80	31	2.16	0.92	0.61	0.016	0.30
Лето	46—118	12—21	1.46—1.63	0.28—0.51	0.13—0.45	0.006—0.053	0.05—0.10
	75	16	1.55	0.39	0.30	0.023	0.07
Осень	42—52	12—17	1.36—2.06	0.28—0.67	0.22—0.59	0.002—0.009	0.05—0.12
	48	15	1.64	0.45	0.36	0.006	0.08
Зима	47—65	9—32	1.80—2.05	0.80—1.05	0.43—0.67	0.021—0.025	0.11—0.60
	54	21	1.92	0.93	0.58	0.022	0.33

Нижний бьеф ГЭС

Весна	64—80	20—48	1.82—2.25	0.61—0.93	0.22—0.85	0.005—0.060	0.06—0.48
	73	34	1.92	0.81	0.50	0.020	0.29
Лето	68—86	10—32	1.42—1.70	0.31—0.39	0.19—0.34	0.010—0.017	0.04—0.11
	80	21	1.55	0.34	0.25	0.013	0.08
Осень	82—98	36—46	1.54—1.99	0.29—0.44	0.22—0.38	0.002—0.016	0.05—0.11
	90	41	1.81	0.35	0.27	0.007	0.07
Зима	62—76	20—36	1.52—1.76	0.45—0.61	0.15—0.39	0.006—0.030	0.14—0.28
	67	27	1.62	0.53	0.30	0.019	0.21

расчеты были выполнены в 1952—1953 гг. (Нат. Н. и Н. П. Колосовы, 1961) для створа Поляна им. Фрунзе (выше Куйбышева). Сопоставление этих данных показывает, что до и после создания водохранилища годовой сток общего азота и фосфора (тыс. т) выражался близкими величинами.

Год	Объем стока, км <sup>3</sup>	Р общ.	Р мин.	Н общ.	Н мин.
1952	217	21.6	4.5	343.9	39.0
1953	247	22.4	5.2	467.8	67.4
1967	168	12.6	3.9	304.1	88.5
1968	224	17.8	7.9	382.3	132.6

Сток минеральных соединений значительно варьировал и не соответствовал объему водного стока.

Ниже Куйбышевской ГЭС прибавка за счет городских сточных вод снижается (табл. 27) вследствие увеличения водности Волги ниже впадения Камы и относительно малой численности населения в крупных городах по берегам этого притока. Доля «городского» фосфора и азота от среднегодового содержания этих элементов в данном створе составляет соответственно 25 и 13%. Надо отметить, что в приведенных расчетах (табл. 27) не учитывался сброс Р и N с промышленными выпусками.

Данные по общему фосфору и азоту в Саратовском и Волгоградском водохранилищах собраны Институтом биологии внутренних вод АН СССР

Т а б л и ц а 30

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРА В ВОДЕ НИЖНЕЙ ВОЛГИ в 1972 г., мкг Р/л

Район наблюдений	22—29 V	5—17 VII	18—22 VIII		20—27 X	
	Р общ.	Р общ.	Р общ.	Р мин.	Р общ.	Р мин.
Саратовское водохранилище	$\frac{45-47}{46}$	$\frac{49-56}{41}$	—	—	$\frac{84-85}{85}$	$\frac{60-70}{65}$
Волгоградское водохранилище	$\frac{40-44}{42}$	$\frac{30-55}{45}$	$\frac{65-70}{68}$	$\frac{45-48}{47}$	$\frac{69-96}{82}$	$\frac{62-77}{67}$
Низовья Волги (Волгоград—Астрахань)	$\frac{51-68}{60}$	$\frac{57-81}{69}$	$\frac{82-131}{97}$	$\frac{30}{30}$	87	50

Т а б л и ц а 31

СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРА И АЗОТА В ВОДЕ НИЖНЕЙ ВОЛГИ (июль 1975 г.)

Район наблюдений	Р общ.	Р мин.	Н общ.	Н мин.	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
	мкг Р/л		мг N/л				
Саратовское водохранилище	$\frac{41-61}{51}$	$\frac{39-48}{43}$	$\frac{1.34-1.64}{1.50}$	$\frac{0.65-1.04}{0.87}$	$\frac{0.50-0.92}{0.74}$	$\frac{0.036-0.050}{0.041}$	$\frac{0.08-0.10}{0.09}$
Волгоградское водохранилище	$\frac{50-79}{66}$	$\frac{43-74}{56}$	$\frac{1.25-1.67}{1.49}$	$\frac{0.80-1.08}{0.98}$	$\frac{0.72-1.00}{0.87}$	$\frac{0.020-0.140}{0.055}$	$\frac{0.05-0.06}{0.054}$
Низовья Волги (Волгоград—Икрыное)	$\frac{64-104}{90}$	$\frac{17-55}{36}$	$\frac{1.30-1.86}{1.68}$	$\frac{0.62-1.27}{1.04}$	$\frac{0.56-1.20}{0.98}$	$\frac{0.013-0.033}{0.024}$	$\frac{0.03-0.05}{0.04}$

в вегетационный период 1972 г. и в июле 1975 г. (табл. 30, 31). Во время наблюдений концентрации общего фосфора колебались от 40 до 104 мкг P/л, общего азота — от 1.25 до 1.86 мг N/л, т. е. изменялись в тех же пределах, что и в Куйбышевском водохранилище. Наиболее низкое содержание общего фосфора отмечено в мае и в начале июля, что, по-видимому, является следствием перераспределения стока и поступления в этот период из Куйбышевского водохранилища трансформированных зимних вод, относительно бедных соединениями фосфора (табл. 29). Как летом, так и осенью фосфатный фосфор составлял большую часть общего. О значительных количествах минерального фосфора в водохранилищах Нижней Волги свидетельствуют также данные А. А. Зенина (1965) и В. И. Сиденко (1973, 1976). Из соединений азота летом 1975 г. преобладали нитраты. Увеличение концентрации нитратов в последние годы и превалирование их над аммонийным азотом отмечала также В. И. Сиденко (1976).

В низовьях Волги содержание общего фосфора и азота (по сравнению с вышерасположенными водохранилищами) возрастает. Осенью различия сглаживаются (табл. 30). Увеличение концентраций N и P летом, по-видимому, связано не только с преобладанием в это время вод весеннего половодья, для которых характерно более высокое содержание биогенных элементов, но и с влиянием местных факторов — поступлением из ильменей и протоков вод, обогащенных органическим веществом, интенсивная деструкция которого в условиях высоких температур способствует выделению растворенных соединений фосфора и азота.

Для низовьев Волги Л. А. Барсуковой (1971) накоплен обширный материал по содержанию общего фосфора и азота (табл. 32), что позволило

Т а б л и ц а 32

СРЕДНЕГОДОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ФОСФОРА И АЗОТА  
В ВОЛГЕ У АСТРАХАНИ (по: Барсукова, 1971)

Год	Р общ.	Р мин.	N общ.	N мин.	Год	Р общ.	Р мин.	N общ.	N мин.
	мкг P/л		мг N/л			мкг P/л		мг N/л	
1952	124	15	1.21	0.35	1961	161	7	1.10	0.34
1953	108	13	1.14	0.26	1962	175	13	1.64	0.48
1954	116	10	1.36	0.39	1963	121	10	1.39	0.33
1955	119	11	1.61	0.49	1964	115	7	—	0.30
1956	118	14	1.43	0.49	1965	126	17	1.36	0.24
1957	130	12	1.52	0.61	1966	122	32	—	0.46
1958	154	9	1.40	0.46	1967	106	10	1.31	0.43
1959	108	13	1.31	0.34	1968	104	9	1.69	0.35
1960	174	40	1.56	0.29	1969	107	8	1.72	0.50

рассчитать сток биогенных элементов выше Астрахани (у с. Верхне-Лебяжье) за длительный период (1952—1969 гг.). Сравнение этих расчетов с аналогичными данными для створа ниже Куйбышева (у Поляны ем. Фрунзе) показало заметные различия (табл. 33). Следует иметь в виду, что объем водного стока у г. Куйбышева составляет в среднем 98% от его объема в нижнем створе. Более высокие величины стока общего фосфора и пониженный сток азота у Астрахани, возможно, также обусловлены особенностями Волго-Ахтубинской поймы.

Обращает на себя внимание низкий сток фосфатов у Астрахани (табл. 33). Сопоставляя его с данными С. В. Бруевича за 1937—1940 гг. (1941, 1949), Л. А. Барсукова (1971) приходит к заключению о снижении стока минерального фосфора в результате зарегулирования реки. Однако сток фосфатов у Волгограда, определенный в те же годы А. А. Зениным (1965) и другими

Год	Створ	Р общ.	Р мин.	Н общ.	Н мин.
1952	Поляна им. Фрунзе	21.6	4.5	343.9	39.0
	с. Верхне-Лебяжье	26.6	3.5	259.8	74.9
1953	Поляна им. Фрунзе	22.4	5.2	467.8	67.4
	с. Верхне-Лебяжье	26.9	3.2	285.8	64.7
1967	Поляна им. Фрунзе	12.6	3.9	304.1	88.5
	с. Верхне-Лебяжье	19.0	1.7	237.6	77.5
1968	Поляна им. Фрунзе	17.8	7.9	382.3	132.6
	с. Верхне-Лебяжье	21.7	1.8	352.5	72.6

П р и м е ч а н и е. Данные по створу «Поляна им. Фрунзе» взяты из работы Нат. Н., Н. Н. Колосовых (1961), «с. Верхне-Лебяжье» — Л. А. Барсуковой (1971).

авторами (Колосовы, 1961; Салтанкин, 1969; Гусева, 1972; Сиденко, 1976), оказался в 2—3 раза выше рассчитанного Л. А. Барсуковой (тыс. т):

	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1961 г.
По Зеннву	7.33	5.61	5.67	5.42
По Барсуковой	3.10	2.50	2.70	1.70

Наиболее вероятно, что различия вызваны причинами методического характера. Например, применение сернокислого калия для коагуляции органического вещества (Барсукова, 1971) приводит к занижению результатов анализа вследствие частичного соосаждения фосфатов сернокислым барием в нейтральной среде.

Изучение стока валового азота и фосфора в нижнем течении Волги позволяет высказать соображения об изменении его под воздействием антропогенных факторов. По данным Л. А. Барсуковой (1971), в результате зарегулирования реки произошло изменение соотношения минеральных и органических форм фосфора, но годовой вынос общего N и P не изменился. По-видимому, в настоящее время потери азота и фосфора, вызванные особенностями физико-химических и биологических процессов в водоемах замедленного стока, компенсируются увеличением выноса этих элементов с площади водосбора в результате интенсификации сельского хозяйства и поступлением со сточными водами. О масштабах этого влияния свидетельствуют упомянутые выше результаты наблюдений и расчетов, проведенных на водохранилищах Верхней Волги, а также ориентировочные определения сброса азота и фосфора со сточными водами крупных прибрежных городов (табл. 27).

Непосредственная оценка изменения биогенного стока за период наблюдений затруднена значительными (примерно в 2 раза) колебаниями его по годам, связанными не только с водностью и метеорологическими особенностями года, но и с различиями их на обширной территории всего бассейна.

## ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО

### СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ ВОДОХРАНИЛИЩ

Для оценки содержания органического вещества в воде Волги и ее водохранилищ (в поверхностном слое) наибольшее число данных имеется по цветности, меньше их по перманганатной окисляемости, еще меньше — по бихроматной окисляемости и биохимическому потреблению кислорода (БПК). Результаты определения органического углерода и азота, которые являются наиболее показательными и объективными, получены лишь в по-

следние годы. Если при установлении окисляемости был применен перманганатный метод, то в тексте для сокращения используется термин «окисляемость». Определение цветности, окисляемости (в обоих вариантах) и БПК проводилось по методам, описанным в руководствах О. А. Алекина (1954), С. М. Драчева, А. С. Разумова, Б. А. Скопинцева, Н. М. Кабапова (1960). Органический азот определяли по Кьельдалю, аммоний — по варианту метода изотермической дистилляции, описанному Н. А. Грифоновой и Л. А. Калининой (1973).

#### ИСТОК ВОЛГИ И ВЕРХНЕВОЛЖСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Приведенные данные (табл. 34) взяты из работ С. А. Озерова (1927), В. Н. Абросова (1961), В. Ф. Рощупко (1968, 1970), М. А. Фортунатова (1971б).

Т а б л и ц а 34

#### ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО В ВЕРХОВЬЕ ВОЛГИ

Дата	Исток р. Волги			Оз. М. Верхит			Верхневолжское водохранилище		
	рН	цветность	окисляемость	рН	цветность	окисляемость	по всему водохранилищу		у бейшлота (верхний бьеф)
							цветность	цветность	
VII 1950	6.02	488	—	6.83	152	—	с 1964 по 1966 г.		
							Зима		
VIII 1964	5.91	314	—	7.20	400	—	22—418	—	—
							Весна		
V 1965	—	325	49.8	—	—	—	48—255	75	15.0
VII 1965	<6.0	380	60.5	7.00	170	—	48—255	75	15.0
							Лето		
IX 1965	5.91	400	—	8.20	90	24.0	35—150	50—90	13.5—23.3
							Осень		
VIII 1966	5.91	240	58.6	8.98	90	22.3	32—80	50—55	—

Примечание. Лето 1950 г. — дождливое, 1966 г. — сухое. В открытой части оз. Пено летом 1961 г. цветность была равна 40°, окисляемость — 10.6 мг О<sub>2</sub>/л, рН — 8.20.

В Верхневолжском водохранилище малая цветность свойственна водам открытых участков. Сильно окрашенные воды характерны для протоков и ряда рек, впадающих в водохранилище. У бейшлота цветность воды в течение года колеблется от 50 до 90°, а в самом водохранилище — от 22 до 225° (табл. 34). Определяющее значение притоков в поступлении большего или меньшего количества цветных вод проявляется и ниже по течению Волги. При этом обычно воды левых притоков богаче окрашенным органическим веществом, чем правых.

#### ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Согласно М. А. Фортунатову (1971б), крайние значения цветности в Иваньковском плесе водохранилища составляют 26 и 165°, в среднем 66°. У г. Калинина выше устья Тверцы средняя цветность равна 51° при крайних значениях 10 и 124°.

Т а б л и ц а 35  
ПОКАЗАТЕЛИ СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Приголки и плесы водохранилища	Весна		Лето		Осень		Зима	
	мин. — макс.	среднее	мин. — макс.	среднее	мин. — макс.	среднее	мин. — макс.	среднее
	Цветность, град.							
Волга, у пос. Мигалово	50—90	65	45—70	50	17—35	23	15—25	20
Тверца, 5—7 км от устья	75—140	110	60—115	80	33—57	45	32—50	40
Орша } от устья	210—320	245	83—350	460	120—200	460	—	—
Созь }	120—170	450	85—150	115	77—100	90	—	—
Волжский плес	58—110	85	41—85	68	33—49	40	23—26	25
Иваньковский плес	60—101	80	53—77	65	41—58	50	31—32	31
Шопинский плес	60—90	75	58—80	65	40—56	50	—	30
Среднее для водохранилища	60—101 (80 проб)	80	50—77 (105 проб)	65	37—54 (46 проб)	45	28—30 (29 проб)	30
Окисляемость перманганатная, мг O <sub>2</sub> /л								
Волга	42.7—47.6	44.8	4.4—46.9	42.1	4.1—11.5	7.8	2.7—3.2	3.0
Тверца	17.2—22.9	20.6	20.4—20.8	20.6	—	17.4	20.4—21.3	20.8
Орша	42.6—55.0	48.8	25.8—55.0	41.7	—	44.4	—	—
Созь	25.5—28.7	27.1	22.0—26.2	24.1	—	22.9	—	—
Волжский плес	13.1—19.2	17.4	11.5—19.8	15.8	9.8—13.8	11.5	7.9—8.8	8.4
Иваньковский плес	13.3—19.2	16.5	14.2—19.3	16.3	10.2—15.8	12.6	8.2—8.5	8.4
Шопинский плес	12.8—18.5	15.5	16.4—22.6	19.5	12.3—15.3	14.0	—	—
Среднее для водохранилища	13.3—18.3 (56 проб)	16.4	13.5—19.7 (70 проб)	16.4	10.7—15.0 (46 проб)	12.4	8.0—8.4 (28 проб)	8.2
БПК <sub>5</sub> , мг O <sub>2</sub> /л								
Волга	1.01—1.34	1.12	0.98—1.10	1.04	0.67—1.01	0.81	—	—
Тверца	0.72—2.20	1.44	1.13—1.82	1.48	0.77—1.26	1.01	—	—
Орша	1.82—2.13	1.99	—	1.64	—	—	—	—
Созь	—	2.21	—	—	—	—	—	—
Волжский плес	1.37—2.18	1.89	1.45—1.74	1.60	1.54—1.71	1.62	—	—
Иваньковский плес	1.38—3.16	2.27	1.37—2.49	1.93	1.18—1.28	1.23	—	—
Шопинский плес	3.36—4.45	3.97	—	5.52	1.85—2.28	2.07	—	—
Среднее для водохранилища	1.37—2.59 (35 проб)	2.16	1.42—2.79 (41 проб)	2.11	1.46—1.58 (10 проб)	1.52	—	—

Окисляемость воды Ивановского плеса в феврале—марте 1957 и 1958 гг. в среднем составляла 14.0 мг О/л при цветности 55° (Трифенова, 1960).

Ниже (табл. 35) приведены данные по некоторым показателям содержания органического вещества в натуральной воде водохранилища по материалам А. А. Былинкиной. Максимальные значения цветности наблюдались в годы с высоким половодьем и в 1974 г. со средней водностью, но с резко выраженным вторым пиком половодья в мае. Летом отмечена отчетливая тенденция к снижению цветности по сравнению с весной. Осенью и особенно зимой цветность воды резко снижается в связи с заполнением водохранилища меженными речными водами.

Судя по перманганатной окисляемости, летом во всех плесах содержание органического вещества возрастало, очевидно, вследствие фотосинтетической деятельности фитопланктона. Наименьшие значения перманганатной окисляемости наблюдались зимой в период предполоводной сработки водохранилища. Бихроматная окисляемость воды весной в среднем равна 36.5 мг О/л. Летом в Ивановском и Шошинском плесах ее значения увеличились соответственно до 40.9 и 61.9 мг О/л. Осенью и зимой бихроматная окисляемость в среднем для водохранилища составляла 35.4 и 24.0 мг О/л.

Величина отношения органического углерода (по бихроматной окисляемости) к органическому азоту весной в Волге и Тверце, а также в Волюжском и Ивановском плесах колебалась от 20 до 23. Летом как в притоках, так и в водохранилище оно понизилось, особенно в Волюжском плесе (15), что, по-видимому, обусловлено влиянием сточных вод, содержащих значительное количество органического N. Осенью по мере снижения интенсивности фотосинтеза отношение C : N увеличилось до 17—19.

Величина БПК<sub>5</sub> как в Волюжском, так и в Ивановском плесах обычно не превышала 2.0 мг О<sub>2</sub>/л. В период массового развития фитопланктона БПК<sub>5</sub> возрастало особенно значительно в Шошинском плесе.

Величины отношения БПК<sub>5</sub> к кислороду перманганатной окисляемости, дающие представление о содержании в воде нестойкого органического вещества (Скопинцев, 1950), в воде Волги и Тверцы весной и летом были меньше 0.10. В Волюжском и Ивановском плесах они возрастали до 0.10—0.14, а в Шошинском (более продуктивном) — до 0.3. Эти данные косвенно свидетельствуют об относительно небольшом содержании нестойкого органического вещества в исследованных водах.

#### УГЛИЧСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Цветность воды колеблется от 15 до 100°, в среднем составляет 50° (Фортунатов, 1971б), что меньше средней цветности в Ивановском водохранилище. Принято считать, что снижение цветности воды в водоемах обусловлено разбавлением менее окрашенными водами, частичным выцветанием под воздействием солнечного коротковолнового излучения, сорбцией окрашенных гумусовых соединений на осаждающихся взвешенных частицах, а также их агрегацией с последующим осаждением и разложением в результате жизнедеятельности микроорганизмов и возможно химического окисления.

Влияние названных факторов на снижение цветности, и следовательно на уменьшение содержания органического вещества, проявляется и в других водохранилищах Волги.

Средняя величина окисляемости и цветности воды на 10 станциях русловой части Угличского водохранилища колебалась соответственно от 11.9 до 18.1 мг О/л и от 44 до 100°. Средняя окисляемость была равна 14.6 мг О/л, средняя цветность — 63° (Трифенова, 1961).

#### РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

**Ц в е т н о с т ь.** В открытых участках водохранилища крайние значения равны 20 и 230°. Ниже (табл. 36, 37) приведены результаты определения цветности в водах отдельных плесов (Фортунатов, 1959, 1975).



Таблица 36

СРЕДНЯЯ ЦВЕТНОСТЬ (ГРАД.) ВОД ОТДЕЛЬНЫХ ПЛЕСОВ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА 1953—1957 гг.

Волжский выше с. Глебово	Моложский	Шекснинский	Главный			
			западная часть	северная часть	центральная часть	приплотинный участок
(70) 48±2	(110) 105±4	(64) 92±4	(94) 64±2	(53) 66±2	(200) 57±1	(35) 52±2

Примечание. Шекснинский плес до создания Шекснинского водохранилища. Окисляемость воды Моложского плеса в среднем равна 16,6 мг О/л, отношение цветности к окисляемости — 6,3. Цифры в скобках — число определений.

Таблица 37

СРЕДНЯЯ ЦВЕТНОСТЬ (ГРАД.) ВОД ОТДЕЛЬНЫХ ПЛЕСОВ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗА 1950—1965 гг.

Волжский выше с. Глебово	Моложский	Шекснинский	Главный		
			западная часть	центральная часть	приплотинный участок
(221) 51	(284) 85	(143) 70	(260) 57	(257) 45	(241) 51

Примечание. Цифры в скобках — число определений.

Наибольшая цветность характерна для вод Моложского плеса, наименьшая — для Волжского плеса, что соответствует более высокой цветности вод р. Мологи по сравнению с цветностью Волги (табл. 36).

Весьма показательно уменьшение цветности водных масс отдельных плесов на пути их перемещения через водохранилище к плотине.

Органический углерод и окисляемость. Нами приведены (табл. 38) средние результаты определений органического углерода, окисляемости и для сравнения цветности воды в плесах Рыбинского водо-

Таблица 38

СРЕДНИЕ ВЕЛИЧИНЫ СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА,  
ОКИСЛЯЕМОСТИ И ЦВЕТНОСТИ В ОТДЕЛЬНЫХ ПЛЕСАХ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В МАЛОВОДНЫЙ 1964 г.  
И МНОГОВОДНЫЕ 1956—1966 гг.

Плес	Органиче- ский угле- род, мг/л	Окисляе- мость, мг О/л		Цветность, град.	Плес	Органиче- ский угле- род, мг/л	Окисляе- мость, мг О/л		Цветность, град.
		перман- ганатная	бихро- матная				перман- ганатная	бихро- матная	
1964 г.					1965—1966 гг.				
Волжский	9.0	9.7	24.8	36 (12)	Волжский	13.0	10.9	34.4	53 (5)
Моложский	11.4	13.0	29.2	65 (19)	Моложский	—	—	—	—
Шекснинский	10.6	12.1	27.8	46 (11)	Шекснинский	11.8	11.3	31.2	59 (7)
Главный	10.4	11.0	27.2	39 (33)	Главный	13.0	13.5	35.4	42 (11)

Примечание. Цветность определена после фильтрации через неплотный бумажный фильтр. Цифры в скобках — число определений для всех показателей органического вещества.

хранилища в маловодный и многоводные годы (Скопинцев, Бакулина, 1966; Скопинцев и др., 1971).

Органический углерод определялся по методу сжигания в сухих остатках от упаривания воды при 60° (Крылова, 1957). Специально проведенное сопоставление этого метода с методом определения органического углерода непосредственно в самой воде (Алекин и др., 1973) показало, что потеря органического вещества при упаривании воды Рыбинского водохранилища колеблется от 0 до 17% и в среднем составляет 13% (Скопинцев, Бакулина, 1974).

II в данном случае значения всех показателей органического вещества были выше в многоводные годы. Величины кислорода перманганатной окисляемости и органического углерода с учетом поправки на улетучивание практически одинаковы (табл. 38). Таким образом, по перманганатной окисляемости в воде Волги и ее водохранилищах можно получить приблизительное представление о содержании в ней органического углерода.

Здесь уместно напомнить о том, что между цветностью и окисляемостью, а также цветностью и органическим углеродом нет прямо пропорциональной зависимости: отклонение тем больше, чем выше цветность воды.

Средние величины отношений кислорода перманганатной окисляемости к кислороду бихроматной окисляемости колебались от 35 до 40%. Средние величины отношения кислорода бихроматной окисляемости к органическому углероду (т. е. величины кислородного эквивалента — кэ) в ноябре 1965 г. колебались от 2.4 до 2.9. То же наблюдалось и осенью 1964 г.

Однако в течение всех сезонов 1964 г. величины отношений кислорода бихроматной окисляемости к органическому углероду колебались значительно — от 2.1 до 3.0. Эти различия величин кислородного эквивалента дают основание полагать, что состав органического вещества исследованных

Т а б л и ц а 39  
ПОКАЗАТЕЛИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ВОДЫ  
И ВЗВЕСЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
в 1972 И 1973 гг.

Месяц	Цветность, град.	Количество взвесей на су- хой вес, мг/л	С органический		Бихроматная окисляемость взвесей, мг О/л (ХПК)	БПК <sub>20</sub> взвесей, мг О <sub>2</sub> /л	Углерод лабильной фракции взвесей, %
			общее содержание, мг/л	взвешенный, % от общего			
1972 г.							
V	35	20.2	12.5	18.4	6.20	1.90	3.7
VI	35	5.8	9.4	8.9	2.26	0.72	2.3
VII	35	8.8	10.5	12.5	3.60	0.88	3.9
VIII	40	4.8	8.7	8.3	2.20	0.76	2.0
IX	40	4.6	8.7	12.6	3.00	1.08	4.4
X	40	14.8	11.0	25.7	6.40	1.44	8.9
XI	35	44.8	17.6	41.0	15.0	0.91	2.5
XII	35	5.2	8.2	12.0	2.40	0.23	1.2
1973 г.							
III	30	1.4	8.1	3.6	0.57	0.06	0.4
IV	30	2.0	8.9	5.5	0.87	0.12	0.8
V	25	9.2	10.7	15.7	4.00	0.65	2.5
VI	25	5.8	8.9	8.1	1.80	0.32	1.4
VII	25	7.2	8.7	12.3	2.41	0.44	2.2
VIII	25	9.8	8.5	15.4	3.54	0.47	2.0
IX	30	13.6	9.8	22.2	5.65	0.87	3.4
X	45	44.0	17.6	50.0	15.10	1.26	4.2
Отношение максималь- ных величин к мини- мальным	1.8	32	2.2	14	26	32	22

вод в течение года не остается постоянным: оно содержало больше восстановленных соединений в конце зимы.

**Биохимическое потребление кислорода (БПК).** Определение БПК<sub>5</sub> в двух точках Рыбинского водохранилища дало следующие величины: 1) 0.78 мг O<sub>2</sub>/л (Главный плес) при цветности воды 50° и ее окисляемости 11.8 мг O/л; 2) 1.74 мг O/л (Шекснинский плес) при цветности 55° и окисляемости 13.2 мг O/л (Скопинцев, Бакулина, 1974). Величины отношений БПК<sub>5</sub> к кислороду окисляемости меньше 0.2, что характерно для природных вод, содержащих относительно стойкое органическое вещество гумусовой природы даже при высоком его содержании (Скопинцев, 1950).

**Органический азот (N).** Средне-взвешенное содержание органического азота в воде всего водохранилища равно 0.85 мг N/л при крайних значениях 0.10 и 2.36 мг N/л. По отношению к содержанию общего азота на долю органического приходится 70%. Максимальное содержание органического N (в среднем 85% от общего) наблюдается летом, минимальное — весной; в это время его количество в среднем составляет 45% от общего N, а остальные 55% приходятся на минеральные соединения азота (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972).

Отношение органических C : N в водах Волжского, Моложского, Шекснинского и Главного плесов осенью 1965 г. было соответственно равно 10.4—20.0 и 10.0—13.6; самое широкое отношение характерно для вод Моложского плеса.

**Характеристика органического вещества взвешенных частиц.** Результаты изучения степени лабильности органического вещества взвешенных частиц в воде Рыбинского водохранилища представлены в табл. 39, 40. Содержание углерода лабильной фракции

Таблица 40

ПОКАЗАТЕЛИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ВОДЫ И ВЗВЕСЕЙ МОЛОЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА в 1972 и 1973 гг.

Дата	Цветность, град.	Количество взвесей на сухой вес, мг/л	С органический		Бихроматная окисляемость взвесей, мг O/л (ХПК)	БПК <sub>50</sub> взвесей, мг O <sub>2</sub> /л	Углерод лабильной фракции взвесей, %
			общее содержание, мг/л	взвешенный, % от общего			
1972 г.							
V	45	12.0	15.2	10.4	4.20	0.97	2.4
VI	40	10.2	12.8	11.1	4.36	1.18	3.0
VII	40	12.6	14.2	15.7	6.00	2.00	5.2
VIII	40	14.0	13.0	16.6	6.75	2.34	5.8
IX	30	6.4	10.2	10.2	3.46	0.89	2.6
X	30	7.2	11.2	8.7	3.10	0.80	2.3
XI	30	10.8	10.5	14.1	3.62	1.08	4.2
XII	25	3.8	9.3	9.8	2.02	0.49	2.4
1973 г.							
III	25	1.2	8.9	2.8	0.70	0.17	0.7
IV	40	2.8	12.5	5.5	1.72	0.37	1.2
V	45	8.8	16.5	9.0	4.02	0.94	2.1
VI	40	6.0	12.2	5.7	1.98	0.39	1.1
VII	35	11.2	13.0	12.4	4.80	1.34	3.5
VIII	30	9.6	10.7	12.3	3.93	1.02	3.2
IX	25	4.0	9.5	5.6	1.68	0.32	1.1
X	25	4.6	9.9	7.4	2.15	0.64	2.2
Отношение максимальных величин к минимальным	1.8	12	1.8	5.9	9.7	14.0	8.3

Примечание. Данные приведены по материалам Ю. В. Ларионова и Б. А. Скопинцева.

органического вещества во взвесах в процентах от общего его содержания в воде (x) рассчитано по формуле:

$$x = \frac{C \text{ орг. взвесей}}{C \text{ орг. общий}} \times \frac{\text{БПК}_{20} \text{ взвесей}}{\text{ХПК взвесей}},$$

где С орг. общий — общее содержание органического углерода в воде, БПК<sub>20</sub> — биохимическое потребление за 20 суток при 20°, ХПК — бихроматная окисляемость, мг О/л.

Приведенные материалы дают представление о колебаниях концентраций исследованных характеристик по сезонам года. Особенно велики они для взвесей и для всех показателей содержащегося в них органического вещества в центральной части водохранилища. Это относится не только к абсолютным, но и к таким относительным величинам как взвешенный углерод в процентах от общего и относительное содержание во взвесах лабильной фракции органического вещества.

ГОРЬКОВСКОЕ  
ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Согласно М. А. Фортунатову (1975), для открытых плесов этого водохранилища характерна значительно меньшая степень сезонного изменения цветности воды, чем в Ивановском и Рыбинском водохранилищах, за исключением участков, прилегающих к устью левых притоков. Средние данные приведены выше (табл. 41).

Характерно, что средняя цветность в нижней части Горьковского водохранилища практически такая же, что и у г. Калинина, в Волжском плесе и в приплотинном участке Рыбинского водохранилища. Очевидно, в Горьковском водохранилище, как и в Рыбинском, поступление окрашенного органического вещества с водами притоков практически компенсирует его уменьшение за счет указанных выше факторов.

КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

По Н. Н. Гусевой, средняя за 1960—1970 гг. цветность воды колебалась от 28 до 47° (в среднем 37°), окисляемость — от 5.8—6.6 в маловодные 1964 и 1967 гг. до 10.5 мг О/л в многоводный 1966 г., когда цветность воды была наибольшей (Скопинцев, 1976).

В течение года обычно наблюдалось два максимума перманганатной окисляемости — весной и осенью (менее выраженный). Минимальная величина отмечалась летом.

Бихроматная окисляемость в нижней части водохранилища колебалась от 30 до 40 мг О/л, летом достигала 50—60 мг О/л. В начальном и конечном пунктах водохранилища за 1966—1970 гг. значения цветности равнялись 41 и 36°, перманганатной окисляемости — 9.6 и 8.3 мг О/л, бихроматной окисляемости — 31.6 и 23.9 мг О/л.

Повышенные значения всех показателей органического вещества были получены в 1976 г., более многоводном по сравнению с 1975 г. (табл. 42). Убыль цветности воды и перманганатной окисляемости от верхних участков водохранилища к нижним связана с постепенным осаждением взвешенных в воде частиц, о чем свидетельствует увеличение прозрачности воды по направлению к плотине, а также с выцветанием окрашенных гумусовых веществ.

Т а б л и ц а 41

СРЕДНЯЯ ЦВЕТНОСТЬ ВОДЫ  
ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА, град.

Участок	I	II
Верхняя часть — район Ярославля (1947—1963 гг.)	114	56
Средняя часть — район Кинешмы (1955—1965 гг.)	55	48
Нижняя часть (1956—1964 гг.)	84	50

П р и м е ч а н и е. I — число определений, II — цветность.

Таблица 42

ПРОЗРАЧНОСТЬ, ЦВЕТНОСТЬ И ОКИСЛЯЕМОСТЬ ВОДЫ  
В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (СРЕДНИЕ ВЕЛИЧИНЫ  
С МАЯ ПО ОКТЯБРЬ) (по материалам С. И. Третьяковой)

Плес	Прозрач- ность, м		Цветность, град.		Окисляемость, мг О/л				ПО : БО, %	
					перманганат- ная		бихроматная			
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Волжский	0.70	0.67	44	60	10.0	10.8	32.6	45.6	30	25
Волго-Камский	0.66	0.71	38	53	8.4	9.6	34.0	47.9	25	20
Тетюшский	0.89	0.89	37	56	8.1	9.8	36.5	47.3	22	21
Ундорский	1.09	0.93	36	48	7.9	9.2	32.5	42.3	24	22
Ульяновский	1.31	1.07	37	50	8.1	8.9	29.4	42.2	28	21
Новодевиченский	1.30	1.02	33	47	8.1	8.9	32.2	38.6	25	23
Приплотинный	1.61	7.32	33	39	8.2	8.8	31.2	43.5	27	20
Черемшанский залив	1.05	0.86	37	45	7.8	8.1	31.9	42.8	25	19

Примечание. I — 1975 г., II — 1976 г.

Относительно малая изменчивость бихроматной окисляемости по всему водохранилищу, очевидно, вызвана значительным продуцированием фитопланктона. Как известно (Скопинцев, 1950), некоторые лабильные органические соединения и органическое вещество планктонного происхождения окисляются перманганатом в меньшей степени, нежели окрашенные гумусовые вещества. В таком случае отношение перманганатной окисляемости к бихроматной меньше 35—40%, что и наблюдается в воде Куйбышевского водохранилища.

#### САРАТОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Перманганатная окисляемость в воде р. Волги до образования Саратовского водохранилища составляла от 7.4 до 10.8 мг О/л, в среднем 8.5 мг О/л (Сиденко, 1976). В первые годы становления этого водохранилища значения окисляемости были выше.

	Перманганатная окисляемость	Бихроматная окисляемость
VIII 1968	11.4	—
VIII 1969	11.7	38.1
IX 1970	11.3	27.4
IX 1971	10.7	37.6

В августе 1971 г. бихроматная окисляемость на русле Саратовского водохранилища составляла от 32.9 до 38.1 мг О/л (Сиденко, 1973).

#### ВОЛГОГРАДСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

До создания Саратовского водохранилища бихроматная окисляемость в русловой части от г. Сызрани до Волгоградской плотины изменялась с 37.9 до 25.4 мг О/л (Марголина, 1967). У Куйбышевской плотины она равнялась в июле 1965 г. 31.7, а в июне 1966 г. 27.9 мг О/л (Скопинцев и др., 1972).

Согласно В. И. Сиденко (1971), проследившей сезонное изменение перманганатной окисляемости воды, в зимние месяцы ее величины были наименьшие — 8.4—10 мг О/л. Окисляемость увеличилась в мае—июне до 11.0—12.0 мг О/л. В первую половину лета она снижалась и снова возрастала в августе—первой половине сентября до  $13.0 \pm 0.5$  мг О/л. В последние месяцы года наблюдалось ее снижение до  $< 10$  мг О/л. Первый подъем

окисляемости обусловлен поступлением в водохранилище паводочных вод, второй — максимальным развитием фитопланктона; эта закономерность наблюдалась и в последующие годы (Сиденко, 1976). Средняя годовая величина перманганатной окисляемости воды в 1959 г. (до создания водохранилища) равнялась 9.5 мг О/л, а в 1960—1968 гг. (в самом водохранилище) она изменялась от 7.4 до 10.0 мг О/л.

Средние величины окисляемости в последующие годы приведены ниже.

	Перманганатная окисляемость	Бихроматная окисляемость
1969 г.	10.5	30.4
1970 г.	11.1	36.6
1971 г.	11.7	36.3
1972 г.	8.5	29.5

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ ВОЛГИ И ЕЕ ВОДОХРАНИЛИЩ

Для познания гидрохимического режима рек большое значение имеют исследования, проводимые на всем их протяжении в сжатые сроки и в разные сезоны. Такие работы на Волге были осуществлены в маловодный 1954 г. и многоводный 1955 г. (Зенин, Васильева, 1961; Зенин, 1965).

Ниже приведены результаты наблюдений, куда вошли исследования Института биологии внутренних вод АН СССР за июнь 1966 г. и июль 1969 г. (Скопинцев и др., 1972) (табл. 43, 44).

Как видно, значения цветности за 1966 и 1969 гг. и величины перманганатной и бихроматной окисляемости, определенные в 1966 г., не выходят за пределы показателей в тех же пунктах в 1954 и 1955 гг. Если же по органическому углероду в пробах воды за 1966 и 1969 гг. рассчитать перманганатную окисляемость, то сделанный выше вывод о близости исследованных показателей органического вещества можно отнести к 1969 г. Таким образом, за 15 лет (с 1954 г.) содержание органического вещества в воде Волги в указанных пунктах заметно не изменилось. Согласно А. А. Зенину (1965), годовой сток органического вещества с водами Волги в Каспийское море в 1957—1961 гг. вполне сравним со стоком, вычисленным им для 1954 и 1955 гг., и С. В. Бруевичем и Н. И. Аничковой (1941) — для 1937 и 1938 гг.

Однако непосредственно ниже крупных городов в 1966 и 1969 гг. отмечалось некоторое повышение содержания в воде органического вещества по сравнению с наблюдавшимся у Горьковской плотины. У Куйбышевской плотины концентрация органического вещества заметно снижалась (табл. 44).

Характерно, что в 1966 г. величины кислородного эквивалента были более высокими в пробах воды, взятых ниже городов, а также в устьях некоторых притоков, чем в других пунктах. Очевидно, это обусловлено меньшей степенью окисленности (большей степенью восстановленности) органического вещества этих вод, что и характерно для большинства исследованных сточных вод. Следует отметить, что наибольшее отклонение содержания органического углерода в сухих остатках от валового углерода найдено в водах Волги ниже некоторых городов и в водах притоков. Вероятно, эти воды содержали больше летучих органических соединений. Обращают на себя внимание небольшие величины БПК<sub>5</sub> по всей трассе судоходного фарватера: они одного порядка, хотя и имеется некоторое повышение БПК<sub>5</sub> ниже ряда городов. Наименьшие величины БПК<sub>5</sub> (< 1.0 мг О<sub>2</sub>/л) наблюдались в низовьях Волги. Результаты определения БПК<sub>5</sub> (20°), выполненные А. П. Остапеней и Н. В. Дубко (1975) в натуральной воде в июне—июле 1972 г. на фарватере от Чебоксар до Черного Яра, мало отличались от приведенных выше для июля 1969 г. Средние величины соответственно составляли 1.4 ± 0.7 мг О<sub>2</sub>/л (при крайних значениях от 0.49 до 2.61 мг О<sub>2</sub>/л) и 1.3 ± 0.5 мг О<sub>2</sub>/л. На основании этих определений цитированные авторы также приходят к выводу о том, что воды Волги в период наблюдений были сравнительно слабо загрязнены легко окисляемым органическим веществом.

Таблица 43

## ПОКАЗАТЕЛИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ ВОЛГИ

Дата	Рыбинское водохрани- лище, Шумово	Ярос- лавль	Горьковская плотина	Балахна	Кстово	Казань	Камское устье	Куйбышев- ская плотина	Саратов	Волгоград	Астрахань
Цветность, град.											
VI 1954	—	56	60	—	—	—	52	43	36	36	38
IX 1954	—	47	47	—	—	—	49	40	38	26	—
X 1954	—	71	89	—	—	—	97	52	51	39	34
IX 1955	—	61	69	—	—	—	40	50	50	45	—
VI 1966	60	50	45	45	48	45	—	40	—	—	—
VII 1969	47	41	63	62	63	58	—	35	35	32	25
Окисляемость перманганатная, мг O/l											
VI 1954	—	11.2	11.1	—	—	—	11.3	10.3	10.0	8.2	8.3
IX 1954	—	12.4	12.4	—	—	—	11.4	9.5	10.2	7.7	—
X 1954	—	12.9	13.2	—	—	—	13.0	10.7	9.2	8.5	6.9
IX 1955	—	12.3	12.1	—	—	—	10.7	8.4	8.1	8.1	—
VI 1966	14.1	12.5	10.6	13.8	10.9	10.6	—	10.1	—	—	—
Окисляемость бихроматная, мг O/l											
VI 1954	—	53.1	38.2	—	—	—	—	23.1	25.5	22.6	19.5
IX 1954	—	27.1	36.8	—	—	—	—	23.2	23.6	21.5	—
X 1954	—	35.3	34.0	—	—	—	27.1	26.7	23.2	21.4	19.5
IX 1955	—	33.1	33.4	—	—	—	31.6	20.7	23.2	27.4	—
VI 1966	32.8	31.2	34.5	54.2	27.9	31.2	28.7	—	25.2	—	—
Органический углерод в сухом остатке, мг/л											
VI 1966	12.1	9.2	11.0	13.0	12.7	12.0	—	9.7	—	—	—
VII 1969	10.0	9.8	9.9	11.7	11.6	12.9	—	9.1	10.0	7.8	7.1
Органический углерод валовой, мг/л											
VII 1969	10.3	10.4	10.2	11.8	11.9	15.0	—	10.0	10.9	8.5	7.2
БПК <sub>5</sub> , мг O <sub>2</sub> /л											
VII 1969	1.2	—	1.3	1.9	—	1.3	—	—	0.8	0.9	0.8

Примечание. Экспедиция в 1954 и 1955 гг. началась в Ярославле, в 1966 г. и 1969 г. — в Рыбинском водохранилище. Пробы воды брались на несколько километров выше плотины и ниже городов, в 1954 и 1955 г. — у г. Куйбышева.

Т а б л и ц а 44

ПОКАЗАТЕЛИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ ВОЛГИ ВНИЗ ПО ЕЕ ТЕЧЕНИЮ, % ОТ ИХ СОДЕРЖАНИЯ В НАЧАЛЬНЫХ ПУНКТАХ

Дата	Раднское водохранилище, Шуморопо	Яро-славль	Горьковская плотина	Балахна	Кстово	Казань	Камское устье	Куйбышевская плотина	Саратов	Волгоград	Астрахань
VI 1954	—	100	107	—	—	—	93	77	64	64	68
IX 1954	—	100	100	—	—	—	104	85	81	55	—
X 1954	—	100	126	—	—	—	137	73	72	55	48
IX 1955	—	100	113	—	—	—	65	82	82	74	—
VI 1966	100	83	75	75	78	75	—	67	—	—	—
VII 1969	100	87	134	131	134	123	—	74	74	68	53
Цветность, град.											
VI 1954	—	100	99	—	—	—	100	92	89	73	74
IX 1954	—	100	100	—	—	—	92	76	82	62	—
X 1954	—	100	102	—	—	—	100	83	71	66	53
IX 1955	—	100	98	—	—	—	87	68	66	66	—
VI 1966	100	89	75	98	77	75	—	72	—	—	—
Окисляемость перманганатная, мг О/л											
VI 1954	—	100	72	—	—	—	—	43	48	42	37
IX 1954	—	100	135	—	—	—	100	85	87	79	—
X 1954	—	100	96	—	—	—	89	75	66	61	54
IX 1955	—	100	101	—	—	—	87	62	76	83	—
VI 1966	100	95	105	165	85	95	—	—	—	—	—
Окисляемость бихроматная, мг О/л											
VII 1969	100	101	99	114	116	145	—	97	105	83	70
Органический углерод валовой, мг /л											
VII 1969	100	—	108	158	—	108	—	—	67	75	67
БПК <sub>5</sub> , мг О <sub>2</sub> /л											



При этом они обращают внимание на то, что работы проводились после мощной промывки русла весенним паводком в период, когда расход воды в Волге был выше летнего меженного. Результаты определения БПК<sub>5</sub> (20°), выполненные А. П. Остапеней и Н. В. Дубко в натуральной воде в июне—июле 1972 г. на фарватере от Чебоксар до Черного Яра, мало отличались от приведенных выше для июля 1969 г. Средние величины соответственно составляли  $1.4 \pm 0.7$  мг О<sub>2</sub>/л (при крайних значениях от 0.49 до 2.61 мг О<sub>2</sub>/л) и  $1.3 \pm 0.5$  мг О<sub>2</sub>/л. На основании этих определений эти авторы также приходят к выводу о том, что воды р. Волги в период наблюдений были сравнительно слабо загрязнены легко окисляемым органическим веществом. При этом они обращают внимание на то, что работы проводились после мощной промывки русла весенним паводком в период, когда расход воды в р. Волге был выше летнего меженного. По-видимому, необходимо проводить это определение не только в натуральной воде, но и при разных ее разведениях для проверки возможности наличия токсических соединений. Результаты такого сравнительного определения БПК<sub>5</sub>, проведенного на сточных водах в 1968 г., отличались от среднего на 2—20%, в среднем на 9%. БПК<sub>5</sub> в этих водах колебалось от 21 до 391 мг О<sub>2</sub>/л. Влияние сточных вод, поступающих из городских и промышленных коллекторов, проявляется в значительно большей степени в прибрежных участках, в зоне их выпусков. По трассе судоходного фарватера в этом плане имеет определенное значение и водный транспорт.

Общая тенденция к убыли содержания органического вещества в воде Волги вниз по ее течению была констатирована А. А. Зениным (1965) по цветности и окисляемости. То же имело место и в экспедициях 1966 и 1969 гг., когда помимо названных показателей был определен и органический углерод. Содержание органического углерода в сухом остатке на 80-м километре ниже Астрахани в июле 1969 г. возросло от 7.1 до 7.4 мг/л, а в главном протоке Астраханского заповедника (на 150-м километре ниже Астрахани) его содержание равнялось 7.7 мг/л. Здесь, очевидно, уже сказывалось влияние имеющихся в низовьях Волги больших зарослей водных растений.

По Волге проведен ряд экспедиций, в которых на общем фоне гидробиологических исследований изучалась микрофлора водной массы и донных отложений. Все приводимые ниже характеристики микробиологических процессов получены после осуществления основных работ по реконструкции Волги, что не дает возможности сравнить ее современное состояние с исходным.

### ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ВОДЕ

Волжские водохранилища по величине первичной продукции, общему содержанию органического вещества и скорости его минерализации могут быть отнесены к водоемам мезотрофного типа, и лишь Ивановское и трасса будущего Чебоксарского водохранилища имеют более высокий уровень трофии.

В среднем общее количество бактерий, определяемых методом прямого подсчета на мембранных фильтрах под микроскопом (Разумов, 1932), для всей Волги равно 1—3 млн в 1 мл. Крайние величины колеблются от 0.6 на наиболее чистых участках Рыбинского водохранилища до 10 млн/мл в зарослях высшей водной растительности в Ивановском водохранилище и дельтовых водоемах Волги (Горбунов, 1963).

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 мкг С/л), которые содержатся в воде. Экспериментально показано, что водные бактерии исключительно интенсивно размножаются на натуральной воде с естественным содержанием питательных веществ (Романенко, Никифорова, 1974). До настоящего времени изучались в основном микроорганизмы, растущие на питательных средах с большим содержанием органического вещества. Исследование развития бактерий на средах, близких по составу к натуральной воде, имеет чрезвычайное значение для развития водной микробиологии и для понимания процессов, происходящих в водоемах. На средах, обедненных органическим веществом (среда Горбенко), развиваются формы, которые до недавнего времени считались редкими. Некоторые виды бактерий представлены на рис. 30.

Доказано, что численность бактерий, учтенных методом титров на средах, близких по составу к натуральной воде (Melchiori-Santoliny, Cafarelli, 1967; Романенко, 1974), приближается к результатам прямого подсчета на мембранных фильтрах. При этом было установлено, что если органическое вещество в воде из водоема разрушить мощным потоком ультрафиолета

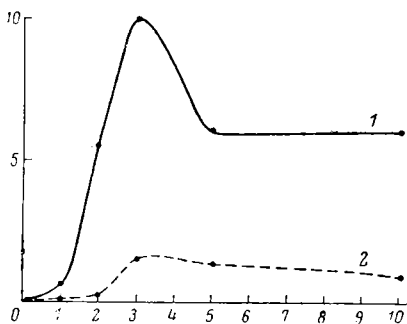


Рис. 31. Развитие бактерий на воде, органическое вещество которой разрушено ультрафиолетом.

1 — контроль (натуральная вода из Волги с содержанием органического вещества 13 мг С/л, освобожденная от бактериальных клеток, 2 — та же вода, облученная ультрафиолетом (лампа ПРК-2, мощность 375 вт) в течение 24 ч. По оси ординат — численность бактерий, млн/мл, по оси абсцисс — сутки.

(Armstrong et al., 1966), то водные бактерии развиваются на остаточных количествах питательных веществ. Это еще раз подтверждает мнение, что для своей жизнедеятельности они могут использовать чрезвычайно низкие концентрации органического вещества в окружающей среде. По-видимому, подавляющее большинство бактерий в водоемах являются олигокарбофильными или находятся в олигокарбофильной стадии. Количество бактерий при росте на такой среде достигает несколько сот тысяч в 1 мл (рис. 31).

Общее количество бактерий в воде волжских водохранилищ теснейшим образом связано с содержанием органико-минеральных частиц. В подледный период, когда большая часть органико-минеральных частиц оседает, количество бактерий резко уменьшается. Летом коэффициент корреляции между количеством бактерий и содержанием взвешенных веществ равен 0.7—0.9 (Ивагин, 1973), что свидетельствует о наличии тесной связи между этими показателями.

В 1970 и 1972 гг. сотрудниками лаборатории микробиологии Института биологии внутренних вод АН СССР проведено 5 рейсов по Волге от Калинина до Астрахани. Наименьшее количество бактерий (1.2 млн/мл) обнаружено на участке Волги выше г. Калинина и в Рыбинском водохранилище (табл. 45).

Таблица 45!

ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ВОДЕ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ, МЛН/МЛ

Район наблюдений	V, X 1970	1972 г.			Среднее за 2 года
		V, VI	VIII, IX	X	
Выше Калинина	—	1.3	1.2	2.0	1.2
Иваньковское	3.1	3.1	2.1	—	2.8
Угличское	2.2	2.3	1.5	—	2.0
Рыбинское	2.1	1.7	1.2	1.3	1.6
Горьковское	2.5	1.9	1.6	1.2	1.8
Балахна—Чебоксары	2.9	2.6	2.7	1.8	2.5
Куйбышевское	2.6	2.4	2.1	1.6	2.2
Саратовское	2.0	2.2	1.6	0.8	1.9
Волгоградское	2.5	2.3	1.7	1.2	1.9
Волгоград—Астрахань	3.6	2.1	2.1	1.7	2.4
Среднее за рейс:	2.6	2.2	1.8	1.4	2.0

Максимальные средние количества бактерий наблюдаются в наиболее продуктивных районах Волги: в Иваньковском водохранилище, которое по показателям первичной и вторичной продукции может быть отнесено к умеренно евтрофным водоемам (2.8 млн/мл), и в районе Балахна—Чебоксары (2.5 млн/мл). Средняя численность бактерий по всем 5 рейсам равна 2 млн/мл.

Содержание бактерий в каждом водохранилище изменяется от года к году и от сезона к сезону. Четко эти изменения могут быть выявлены лишь при стандартных постоянных наблюдениях. Многолетние данные по динамике

численности имеются лишь по двум водохранилищам Волги — Рыбинскому и Куйбышевскому, за ряд лет — по трассе будущего Чебоксарского водохранилища. Регулярные анализы в Рыбинском водохранилище были начаты в 1954 г.; пробы отбирались на 6 стандартных станциях (рис. 32) через каждые 15 дней, начиная с мая по ноябрь, от вскрытия до ледостава в среднем в течение 180 дней. Ряд наблюдений в Куйбышевском водохранилище по продолжительности примерно в два раза короче.

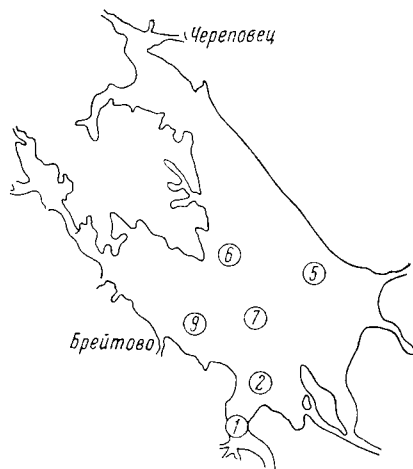


Рис. 32. Расположение стандартных станций на Рыбинском водохранилище.

Средняя величина численности бактерий в Рыбинском водохранилище за 20 лет составляла 1.4 млн/мл с колебаниями от 0.6 до 3 млн/мл (рис. 33), что связано с рядом факторов и прежде всего с уровнем воды. Хотя прямой корреляционной зависимости между численностью бактерий и высотой уровня нет, но в 17 случаях из 20 изменение количества бактерий имеет тот же знак, что и изменение уровня воды. В годы с высоким уровнем, которые характеризуются обильными осадками и высоким половодьем, количество бактерий, как правило, выше. Особенно сильно возрастает численность в годы с высоким уровнем воды, следующие после маловодных лет, когда заливается летовавшая прибрежная зона водоема, заросшая наземной растительностью. При очень низком уровне воды в течение трех лет (с 1971 по 1973 г.) общее количество бактерий в 1973 г. достигло наименьших за десятилетие величин. При высоком уровне в 1974 г. количество их резко возросло. Сезонная динамика численности бактерий изменяется по годам. Чаще всего наибольшее количество бактерий отмечается в половодье, в некоторые годы максимум численности наблюдается осенью, иногда отдельные ее вспышки бывают летом — в июле—августе. В течение года наименьшее количество бактерий в волжских водохранилищах бывает зимой подо льдом, когда оседают взвешенные частицы, заканчивается разрушение основной массы фито-

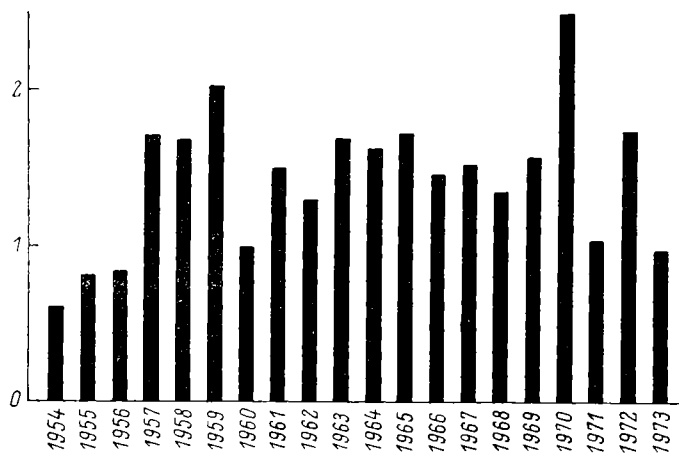


Рис. 33. Средние величины численности бактерий в Рыбинском водохранилище. Наблюдения проводились через каждые 15 дней с мая по ноябрь на 6 стандартных станциях. По оси ординат — численность бактерий млн/мл, по оси абсцисс — годы.

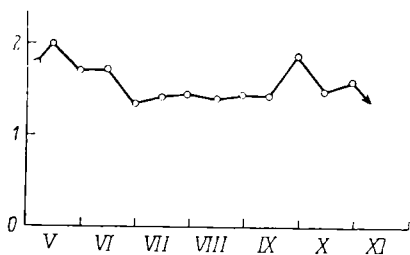


Рис. 34. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в течение вегетационного периода по осредненным данным за 13 лет.

По оси ординат — численность бактерий, млн/мл, по оси абсцисс — месяцы.

и зоопланктона и нет ветрового перемешивания воды. В этот период количество бактерий снижается до 1—0.6 млн/мл. Несколько больше бактерий в середине лета — 1.2—1.3 млн/мл (рис. 34). Таким образом, в течение года наблюдаются два минимума (зимой и летом) и два максимума (весной и осенью) численности бактерий. Различие средних сезонных величин численности бактерий статистически достоверно. Большая численность бактерий весной определяется чисто механическими причинами: смывом с суши во время половодья. Осенью количество бактерий повышается в результате прироста при распаде органического вещества и вследствие обогащения воды взвесями при взмучивании донных отложений. Очень вероятно, что большую роль играет и понижение температуры. Как правило, в водоемах с низкой температурой количество бактерий относительно большое, в то время как в тропических водоемах, несмотря на высокую скорость размножения бактерий, численность их невелика.

Количество бактерий наиболее стабильно летом во время интенсивно протекающих биологических процессов. Это свидетельствует об исключительной сбалансированности размножения и элиминации микроорганизмов в этот период. Лишь в евтрофных водоемах наблюдаются резкие изменения численности бактерий за короткие промежутки времени.

Особняком стоят водоемы низовья дельты Волги. Здесь в протоках, ериках и полях численность бактерий достигает иногда 10 млн/мл воды и выше, особенно весной (Горбунов, 1963). Такие насыщенные микроорганизмами воды приводят к резкому потреблению кислорода и зимой подо льдом, в результате чего возникают заморные явления.

## ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ

Продукция бактериальной биомассы определяется количеством бактерий, размерами клеток и скоростью размножения. В свою очередь эти параметры зависят от множества факторов, из них важнейшие: содержание органического вещества, температура, pH. Каждый из указанных микробиологических параметров может быть определен с точностью  $\pm 100\%$ .

## ВРЕМЯ ГЕНЕРАЦИИ БАКТЕРИЙ

Время, за которое происходит удвоение количества 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 при температуре воды 0—2° оно выражается величинами порядка 50—90—150 ч, а зимой достигает нескольких сот часов.

Время генерации, определенное по всей системе волжских водохранилищ в двух рейсах в 1970 г., изменялось от 12 до 76 ч (Кудрявцев, 1973). Анализы были проведены параллельно прямым подсчетом и по гетеротрофной ассимиляции CO<sub>2</sub> (табл. 46). При этом результаты, полученные разными способами, в среднем весьма близки.

Рис. 35. Сезонная динамика интенсивности размножения бактерий и температуры воды в Рыбинском водохранилище в 1968 г.

По оси ординат: слева — температура воды (1), справа — число генераций бактерий в сутки (2), по оси абсцисс — месяцы.

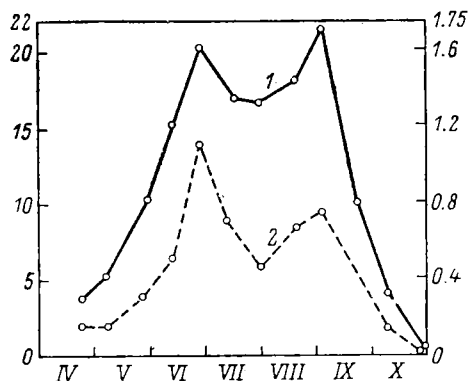


Таблица 46

ВРЕМЯ ГЕНЕРАЦИИ ОБЩЕГО КОЛИЧЕСТВА БАКТЕРИЙ (ч) В 1970 г.

Район наблюдений	Май—июнь		Сентябрь—октябрь			
	а	б	а/б	а	б	а/б
Водохранилище:						
Иваньковское	39.5	28.3	1.4	46.7	29.9	1.5
Угличское	33.2	21.5	1.5	48.4	49.1	1.0
Рыбинское	22.8	13.8	1.5	34.3	28.8	1.2
Горьковское	14.8	9.7	1.5	35.9	68.4	0.5
Трасса будущего Чебоксарского	22.4	9.4	2.4	61.0	33.0	1.8
Куйбышевское	22.8	23.4	0.9	76.4	36.0	2.1
Саратовское	24.5	12.9	1.9	63.8	54.0	1.2
Волгоградское	20.4	25.6	0.8	58.4	29.3	1.5
Волгоград—Астрахань	51.5	23.9	2.1	44.7	29.5	1.5
Среднее:	28.0	18.7	1.5	52.2	39.8	1.3

Примечание. а — по численности бактерий, б — по гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

Динамика размножения бактерий в течение вегетационного периода теснейшим образом согласуется с изменениями температуры воды (рис. 35). Для многих волжских водохранилищ средняя величина времени удвоения численности бактерий за вегетационный период  $g=48$  ч.

Интенсивно идущие процессы размножения в теплый период уравновешиваются медленно протекающими процессами весной и осенью. За 180 дней (с мая по ноябрь) биомасса бактерий возобновляется 90 раз. При равных температурных условиях бактерии быстрее размножаются там, где больше содержится органического вещества (в зарослях высшей водной растительности, в «пятнах» разлагающихся водорослей, в слое температурного скачка).

## БИОМАССА БАКТЕРИЙ

Размеры бактериальных клеток в открытых частях волжских водохранилищ повсеместно выражаются близкими величинами: длина 1.2—2.0 мкм, ширина 0.3—0.5 мкм. Следовательно, объем клеток равен 0.2—0.5 мкм<sup>3</sup>. Лишь в зарослях водной растительности, да в сточных водах их размеры в 2—4 раза больше.

В целом для Волги 1 млрд бактерий соответствует примерно 1.0—0.5 мг сырой биомассы. При среднем содержании микроорганизмов 1.5—2.0 млн/мл биомасса их равна 0.8—2 мг/л. При средней глубине большинства водохранилищ 5—7 м в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> содержится 7—15 г бактерий. Примечательно, что их биомасса не уступает биомассе самых массовых видов других организмов летом, а зимой намного превосходит ее (табл. 47). Лишь изредка

Таблица 47

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ВЕЛИЧИНЫ  
СЫРОЙ БИОМАССЫ БАКТЕРИЙ  
И ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ В ВОДЕ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА,  
г/м<sup>2</sup>

	Лето	Зима
Водоросли	10—20	<0.1
Зоопланктон	3—6	<0.1
Бактерии	3—10	2—4

наблюдается развитие водорослей и в зимний период (Кузьмин, Балонов, 1974), зоопланктона же зимой мало (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

## ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИЙ

В течение вегетационного периода в Волге редко наблюдается резкое увеличение или уменьшение численности бактерий. В то же время в самый теплый период, когда температура воды достигает 18—22°, они возобновляются

ежесуточно, а иногда и чаще. Из этого следует, что сколько производится бактерий в сутки, столько же их элиминируется. Вероятно, значительная часть бактерий отмирает и лизируется.

Наиболее подробно продукция бактериальной биомассы изучена в Рыбинском водохранилище. Здесь в стандартных суточных рейсах проводился анализ интенсивности гетеротрофной ассимиляции CO<sub>2</sub>, по которой рассчитывалась продукция бактерий (Кузнецов и др., 1966). При расчетах принято, что при развитии бактерий на натуральной воде гетеротрофная ассимиляция CO<sub>2</sub> составляет 6% от прироста биомассы (Романенко, 1964). Наиболее низкие значения ассимиляции отмечены в ноябре при температуре 0.3°—0.051 мкг С в 1 л за сутки. Максимальные величины ассимиляции совпадали с максимальным прогревом воды в водохранилище: 26 июня и 4 сентября соответственно 3.38 и 2.41 мкг С/л в сутки (табл. 48).

Таблица 48

БАКТЕРИАЛЬНАЯ АССИМИЛЯЦИЯ CO<sub>2</sub> В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ  
В 1968 г., мкг С/л в сутки

	6 V	29 V	12 VI	26 VI	16 VII
Коприно	0.34	1.23	2.40	4.82	2.15
Молога	0.31	1.13	2.20	2.43	1.80
Измайлово	0.13	0.63	1.52	2.28	1.88
Средний Двор	0.22	0.72	0.74	4.25	1.51
Наволоки	0.30	0.56	1.99	3.22	1.65
Брейтово	0.43	1.08	0.35	3.24	1.02
Средняя	0.29	0.89	1.53	3.38	1.67
Средняя температура, °С	5.2	10.1	15.1	20.2	17.0
Продукция бактериальной биомассы, мкг С/л в сутки	4.8	14.8	25.6	56.4	27.9

Таблица 48 (продолжение)

	1 VIII	19 VIII	4 IX	8 X	1 XI	Средняя
Коприно	2.51	2.73	3.56	0.46	0.080	2.03
Молога	1.32	3.30	3.37	0.48	0.064	1.64
Измайлово	0.77	1.19	2.31	0.75	—	1.15
Средний Двор	0.81	1.76	1.46	0.48	0.048	1.20
Наволоки	1.19	1.90	1.54	0.41	0.036	1.28
Брейтово	1.43	1.05	1.81	0.33	0.028	1.08
Средняя	1.34	1.99	2.41	0.48	0.051	—
Средняя температура, °С	18.0	18.1	21.6	9.9	0.3	—
Продукция бактериальной биомассы, мкг С/л в сутки	22.4	33.2	40.2	8.0	0.9	—

В течение вегетационного периода в результате темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  в волжских водохранилищах образуется около 1—2 г  $\text{C}/\text{м}^2$  органического вещества. Оно синтезируется гетеротрофными и частично хемосинтезирующими бактериями из углекислоты и поэтому может быть отнесено к первичной продукции органического вещества.

По осредненным величинам гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  произведен расчет продукции бактериальной биомассы (табл. 49). Летом она колебалась

Таблица 49

ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ  
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ С МАЯ ПО НОЯБРЬ

Год	Количество дней наблюдения	Продукция биомассы С		Потребление кислорода на дыхание планктона		Деструкция органического вещества, г С на 1 м <sup>2</sup>	Коэффициент $K_2$
		на весь водоем, т	под 1 м <sup>2</sup> , г	под 1 м <sup>2</sup> , г $\text{O}_2$	на 1 г бактериальной продукции		
1964	140	117 000	33	—	—	—	—
1965	158	231 000	55	341	5.7	116	0.47
1966	151	174 000	39	570	14.6	214	0.18
1967	150	117 000	28	400	14.3	150	0.19
1968	187	87 000	21	170	8.1	64	0.33
1969	184	143 000	35	300	8.6	113	0.31
1970	184	99 000	24	245	10.2	92	0.26
1971	180	124 000	30	187	7.2	70	0.37
1972	184	128 000	36	408	11.3	153	0.24
1973	180	139 000	42	250	6.0	94	0.45
Среднее:	170	136 000	34	316	9.6	118	0.31

от 0.9 до 56.4 мкг  $\text{C}/\text{л}$  в сутки. Продукция бактериальной биомассы во всем водохранилище за 187 дней равна 86900 т С или 21 г С под 1 м<sup>2</sup>. Чаще всего эта величина составляет  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  от первичной продукции органического вещества в результате фотосинтеза фитопланктона, но синтез ее осуществляется как за счет автохтонного, так и за счет аллохтонного органического вещества.

По данным за 10 лет (с 1964 по 1973 г.) установлено, что в среднем за 170 дней вегетационного периода в Рыбинском водохранилище образуется 136 000 т С бактериальной биомассы или 34 г С под 1 м<sup>2</sup> (табл. 49). При этом расходуется 316 г кислорода на 1 м<sup>2</sup> водоема.<sup>1</sup>

Под воздействием 136 000 т С бактериальной биомассы в этом водохранилище разрушается 440 000 т С органического вещества автохтонного и аллохтонного происхождения. Из сопоставления этих величин были рассчитаны коэффициенты  $K_2$ . В пробах натуральной воды они колеблются от 0.2 до 0.5, составляя в среднем 0.31. Данные величины соответствуют тем, которые были получены многими исследователями при работе с чистыми культурами бактерий, где все параметры можно было проанализировать с большей точностью. Это лишний раз доказывает возможность использования гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  для определения примерных величин продукции бактериальной биомассы в водоемах в противоположность мнению Овербека (Overbeck, Daley, 1973). При этом обеспечивается точность такая же, как при многих микробиологических анализах. Для расчетов продукции бактериальной массы можно использовать и величины потребления кислорода на дыхание (табл. 49). На 1 мг С бактериальной биомассы потребляется в среднем 9.6 мг  $\text{O}_2$ . Эта величина близка к той, которая была получена в экспериментах (Беляцкая-Потаенко, 1962).

<sup>1</sup> Принято, что основную массу кислорода потребляют микроорганизмы.



Зимой при температуре воды 0.1—0.2° гетеротрофная ассимиляция в волжских водохранилищах равна 0.1 мкг С/л в сутки, следовательно продукция биомассы бактерий равна 1.6 мкг С/л в сутки. Следует иметь в виду, что зимние данные весьма приближенны.

Продукция бактериальной биомассы на трассе строящегося Чебоксарского водохранилища в разные годы колеблется от 32 до 68 г С под 1 м<sup>2</sup> за год (табл. 50), а П/Б коэффициенты — от 47 до 86 (Тарасова, 1974), что в общем согласуется с величинами П/Б в других водохранилищах. Этот участок реки подвергся евтрофированию, поэтому и продукция бактерий здесь несколько больше.

Т а б л и ц а 50

ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ И ГОДОВЫЕ П/Б КОЭФФИЦИЕНТЫ В ВОЛГЕ НА ТРАССЕ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (по: Тарасова, 1974)

Показатель	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1971 г.	1972 г.	Среднее
Сухая биомасса бактерий, г/м <sup>2</sup>	2.01	1.47	1.38	1.35	1.44	1.53
Годовая продукция, г С/м <sup>2</sup>	68	67	55	46	32	54
Годовые П/Б коэффициенты	63	86	74	64	47	67

В 1972 г. в трех рейсах по Волге от г. Калинина до Астрахани были произведены анализы гетеротрофной ассимиляции СО<sub>2</sub>, по которым и была рассчитана продукция бактерий.

В среднем для Волги от Калинина до Астрахани продукция бактерий равна 55 мкг С в 1 л воды за сутки (табл. 51). Легко рассчитать, что это соот-

Т а б л и ц а 51

ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ В ВОЛГЕ В 1972 г., мкг С/л в сутки

Участок или водохранилище					Участок или водохранилище				
	Май—июнь	Август—сентябрь	Октябрь	Средний		Май—июнь	Август—сентябрь	Октябрь	Средний
Выше г. Калинина	43	38	—	40	Куйбышевское	37	114	35	62
Иваньковское	128	149	—	136	Саратовское	20	47	45	33
Угличское	25	52	—	36	Волгоградское	45	66	52	54
Рыбинское	18	47	10	25	Волгоград—Астрахань	39	71	67	59
Горьковское	40	45	37	41	Средняя за рейс:	45	69	45	55
Балахна—Чебоксары	47	73	67	62					

ветствует 0.7 мг сырой биомассы или 0.7 · 10<sup>9</sup> бактериальных клеток в 1 л за сутки, что хорошо согласуется с данными прямых наблюдений за скоростью их прироста. Подобно численности наиболее высокая продукция микроорганизмов отмечена в Иваньковском водохранилище (136 мкг С/л в сутки), затем на участке Балахна—Чебоксары и в Куйбышевском водохранилище (62 мкг С/л), самая низкая величина (25 мкг С/л в сутки) наблюдалась в Рыбинском водохранилище.

Таким образом, 1/3 общего количества растворенного органического вещества при разрушении переходит в бактериальную биомассу. Это чрезвычайно важное обстоятельство; значительная часть трудноусвояемых гумусоподобных веществ превращается в легкоусвояемые углеводно-белковые комплексы бактериальных тел, которые могут использоваться беспозвоночными. Последние далее используются другими животными или снова бактериями. В такой многоступенчатости процессов деструкции заложена

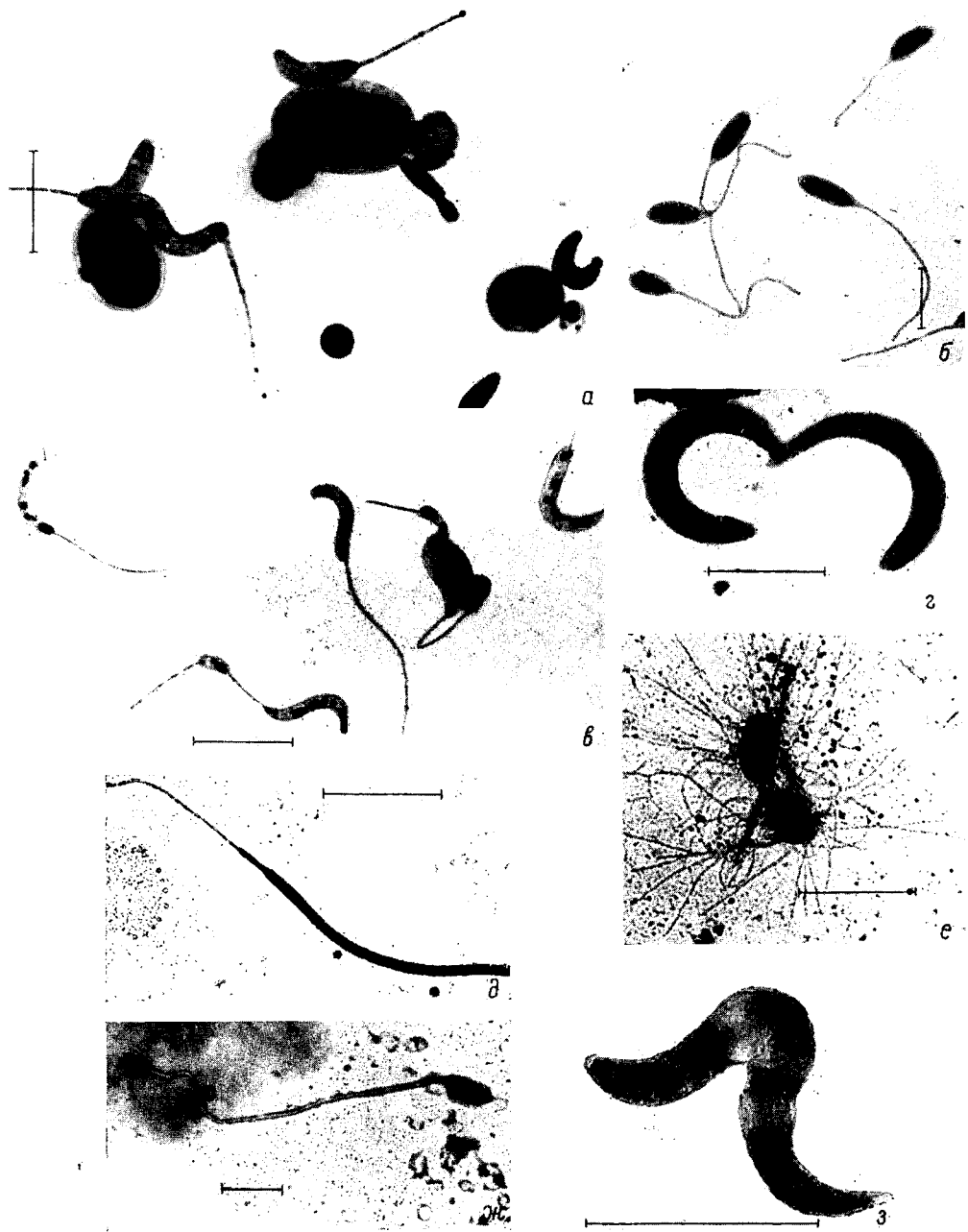


Рис. 30. Некоторые формы бактерий в воде волжских водохранилищ.

а, в — вибриноподобные, б, д — различные виды *Caulobacter*, г — *Microcyclops* sp., е — клетки с фимбриями, ж — *Nurhromicrobium* sp., з — *Spirillum* sp. Масштаб 1 мкм. Фот. под электронным микроскопом «Тесла» Н. А. Лаптевой. Препараты контрастированы ФВК.

определенная «целесообразность», выгодная для всего многообразия существ, так как позволяет им постепенно подключаться к общему, растянутому по времени, «пиршеству».

Бактериальная биомасса в свою очередь подвергается процессам минерализации: автолиз, вторичное потребление бактериями, выедание и т. п. Отдельные порции углерода могут многократно переходить из окисленных в восстановленные до уровня биологических структур, общая же энергетическая ценность энергии от продуктов фотосинтеза в процессе их минерализации до углекислоты и воды неизменно идет с постоянным ее понижением.

### ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

Количество бактерий в донных отложениях выше на 3 порядка, чем в воде. Если в воде их содержится 1—3 млн на 1 мл, то в илах 1—3 млрд на 1 г. В зависимости от окислительно-восстановительных (ОВ) условий в донных отложениях преобладает аэробная или анаэробная микрофлора. В волжских водохранилищах величины  $\text{rH}_2$  илов колеблются от 8 до 18, т. е. от глубоководноанаэробных до умеренно анаэробных условий. В донных отложениях с такими ОВ потенциалами могут развиваться сульфатредуцирующие, денитрифицирующие, метабразующие бактерии. В самых поверхностных слоях ила — на границе фаз вода—ил много аэробных бактерий, по всей вероятности, микроаэрофилов, под воздействием которых и происходят процессы минерализации свежесоздающихся частиц органического вещества. В донных отложениях всегда присутствуют жирные летучие кислоты (муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, валериановая, капроновая) в количестве 0.003—0.1% от сухого веса ила (Романенко, 1962; Монакова, 1977), которые в процессе метанового брожения разрушаются с выделением метана и углекислоты.

Общее количество бактерий можно учесть, приготовив болтушку из ила и профильтровав небольшое количество ее через мембранный фильтр, на котором и производится микроскопирование (Кузнецов, Романенко, 1963), или приготовив препараты из микронавесок ила на предметном стекле (В. И. Романенко, В. А. Романенко, 1971).

Первые анализы численности бактерий в грунтах Рыбинского водохранилища были проведены Ю. И. Сорокиным (1958б). Наибольшее количество бактерий в период становления водохранилища находилось в серых илах устьевых участков рек — около 2 млрд на 1 г (табл. 52). Меньше их было в тех же районах в торфянистых илах — около 0.48 млрд в 1 г, еще меньше в незаиленных почвах в открытых частях водохранилища и в торфяниках открытых частей.

Т а б л и ц а 52

КОЛИЧЕСТВО МИКРООРГАНИЗМОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (в 1 г сырого грунта) в 1954 г.

	Общее количество бактерий, млрд	Количество бактерий, вырастающих на МПА, млн	Количество грибов на среде с сахарозой и лимоннокислым кальцием, тыс.	Потери при прокаливании ила, % от сухого веса
Серые илы устьевых участков рек	1.99	1.95	12.8	13.9
Торфянистые илы устьевых участков рек	0.48	0.48	4.5	35.5
Торфянистые илы открытого плеса	0.06	0.10	0.2	52.1
Незаиленные почвы открытого плеса	0.13	0.12	1.6	7.9



Рис. 36. Динамика численности бактерий в донных отложениях Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг.

Каждая точка — средние данные по 6 станциям. По оси ординат — численность бактерий, млрд/г сырого веса, по оси абсцисс — месяцы.

Количество сапрофитных бактерий в этот период было в тысячу раз меньше общего количества микроорганизмов.

В этом водохранилище наблюдается уменьшение числа бактерий в зимний период (до 0.5—0.7 млрд в 1 г ила) и возрастание в 2—3 раза во время максимального прогрева воды (рис. 36) (В. И. Романенко, В. А. Романенко, 1975). Подробная съемка численности бактерий в грунтах Волгоградского водохранилища была произведена в августе 1969 г. Н. Е. Ярушек (1971). Здесь, как и в Рыбинском водохранилище, максимальное количество бактерий находится в серых илах и значительно меньше в песках разного состава (табл. 53). Содержание сапрофитов, растущих на МПА, в илах на 3—4 порядка меньше общего количества микроорганизмов. Большому содержанию бактерий в илах соответствует обычно большее потребление грунтами кислорода из слоя воды над илом. Чрезвычайная изменчивость обеих величин и недостаточное количество анализов не позволяют дать количественное выражение этой зависимости.

Таблица 53

ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ И САПРОФИТОВ, ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА ГРУНТАМИ В ВОЛГОГРАДСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ, АВГУСТ 1969 г.

Характер грунта	Число анализов	Общее количество бактерий, млрд в 1 г сырого грунта		
		минимальное	максимальное	среднеарифметическое
Серый ил	16	0.84	4.22	2.20±0.41
Глина	13	0.35	3.14	1.17±0.50
Песок с наплком	9	0.048	0.62	0.31±0.27
Мелкий песок	5	0.038	0.79	0.40±0.42
Средний песок	4	0.034	0.91	0.24±0.37
Крупный песок	13	0.011	1.26	0.29±0.10

Таблица 53 (продолжение)

Характер грунта	Количество сапрофитов, вырастающих на МПА, млн в 1 г сырого грунта			Потребление кислорода грунтами из воды, мг O <sub>2</sub> на 1 м <sup>2</sup> за сутки		
	минимальное	максимальное	среднеарифметическое	минимальное	максимальное	среднеарифметическое
Сырой ил	0.058	0.90	0.24±0.074	220	820	560±67
Глина	0.008	0.60	0.15±0.115	320	700	400±59
Песок с наплком	0.010	0.40	0.07±0.111	140	998	446±124
Мелкий песок	0.002	0.08	0.03±0.041	230	450	340±118
Средний песок	0.014	0.05	0.03±0.032	170	430	340±324
Крупный песок	0.008	0.08	0.03±0.016	140	650	345±106

Таблица 54

ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО БАКТЕРИЙ В ГРУНТАХ ВОЛГИ  
В 1972 г., млрд в 1 г

Район наблюдений	Май—июнь	Август—сентябрь	Октябрь	Среднее
Волга выше г. Калинина	0.9	1.0	—	1.0
Ниже г. Калинина	1.0	1.2	—	1.1
Угличская ГЭС	1.9	2.0	—	2.0
Ниже Ярославля	1.5	2.1	1.8	1.8
Юрвец	1.6	1.2	1.2	1.3
У Горьковской ГЭС	—	2.4	2.1	2.3
Камское устье	1.0	1.1	0.9	1.0
Ниже Ульяновска	1.5	2.1	1.8	1.8
Тольятти	1.2	1.4	1.2	1.3
Ниже Камышина	1.0	0.9	1.0	1.0
У Волгоградской ГЭС	—	1.5	1.9	1.1
Ниже Астрахани—Оля	0.5	0.9	—	0.7

В 1972 г. были собраны грунты в разных водохранилищах Волги. Количество бактерий в илах колебалось в пределах 0.5—2.4 млрд в 1 г сырого ила (табл. 54).

### САПРОФИТНЫЕ БАКТЕРИИ

Количество бактерий, растущих на мясо-пептонных средах, согласуется с обилием легкоусвояемых органических веществ и служит хорошим и высокочувствительным индикатором их содержания в воде. Все приведенные ниже данные получены на МПА при засевах глубинным способом в пластинки МПА при подсчете колоний на 10-й день инкубирования (Никифорова, Романенко, 1972).

В Рыбинском водохранилище средняя численность сапрофитных бактерий по результатам, полученным на 6 станциях за 9 лет с частотой анализа через каждые 15 дней с мая по ноябрь, равна 273 в 1 мл. Из этого следует, что вода в Рыбинском водохранилище весьма чистая. Об этом же свидетельствует отношение количества сапрофитов к общему количеству бактерий, которое равно в среднем 0.019%. В загрязненных водах оно в 10 раз больше (0.2%).

Таблица 55

СОДЕРЖАНИЕ САПРОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ В РЯДЕ ПУНКТОВ ВОЛГИ,  
ОКТАБРЬ 1962 г.

Пункт отбора проб	Сапрофиты, тыс./мл	Общее количество бактерий, млн/мл	% сапрофитов от общего коли- чества
Выше г. Калинина (в 3 км)	1.87	1.36	0.14
Волга в черте города	1.50	1.21	0.12
Ниже г. Калинина (в р. Тьмака)	157.0	3.76	4.18
В р. Тверце	3.75	2.12	0.18
В 10 км ниже г. Калинина	8.90	1.37	0.65
В р. Шоше	0.92	1.45	0.06
У г. Конаково	3.35	1.67	0.20
Кимры	0.70	1.33	0.05
р. Кашинка	8.90	1.52	0.58
У г. Углича	0.63	1.15	0.05
Рыбинск	1.60	0.86	0.19
р. Которосль у Ярославля	52.0	2.75	1.91
Ниже Ярославля у с. Некрасовского	12.8	2.38	0.54

Таблица 56

СРЕДНЕЕ КОЛИЧЕСТВО САПРОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ  
В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ

	Сапрофиты, тыс./мл	Общее количе- ство бактерий, млн/мл	% сапрофитов от общего коли- чества	Литературный источник
Иваньковское	2.0	2.0	0.10	} Марголина, 1967
Угличское	1.7	1.8	0.10	
Рыбинское	0.27	1.4	0.019	Романенко, 19716
Горьковское	1.7	4.5	0.03	Кузнецов, 1959
Трасса будущего Че- боксарского	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

На участке Волги от Калинина до Ярославля численность сапрофитных бактерий изменяется в десятки и сотни раз, тогда как общее количество бактерий по прямому подсчету — в 2—3 раза (Марголина, 1966). Отношение сапрофитов к общему количеству бактерий колеблется от 0.05 до 4.18% (табл. 55).

Такого же порядка величины наблюдаются по всей Волге (табл. 56). У населенных пунктов в маленьких речках, куда попадают бытовые стоки, количество сапрофитов заметно выше — от 2 до 200 тыс. в 1 мл воды.

Ниже всех крупных населенных пунктов тянется шлейф из сапрофитных бактерий, чаще всего он прижимается к тому берегу, на котором находится город. Содержание их через 3—5 км заметно уменьшается, а через 10 км стабилизируется в результате процессов самоочищения и соответствует величинам, характерным для всей водной массы данного участка. По судоходной трассе сапрофитных бактерий, как правило, меньше, чем у берегов.

В целом для Волги численность сапрофитных бактерий (табл. 56) соответствует наблюдавшейся в водоемах мезотрофного типа. Количес-титр весьма изменчив: от 5—10 в Рыбинском водохранилище до 0.1—1.0 в районах Ярославля и Горького, на отдельных участках достигает величин 0.01—0.05.

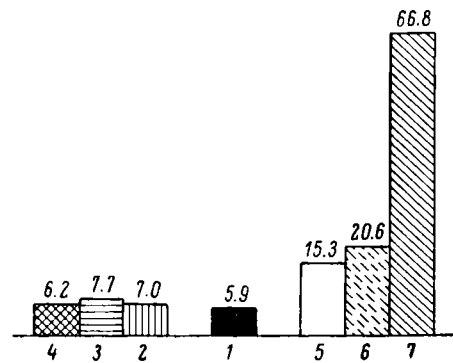
## ТЕМНОВАЯ АССИМИЛЯЦИЯ CO<sub>2</sub>

После того как Стиман-Нильсен (Stemann-Nielsen, 1952) применил радиоактивный углерод C<sup>14</sup> для определения первичной продукции органического вещества фитопланктона в море, появилась надежда, что таким же способом удастся измерить интенсивность процессов хемосинтеза в природе. В 1953 г. С. И. Кузнецов (1955) определил фотосинтез и ассимиляцию CO<sub>2</sub> в темноте на озерах Белом, Глубоком, Байкале и др. В результате было доказано, что ассимиляция CO<sub>2</sub> в темноте выражается ничтожными величинами — порядка 0.08—0.1 мкг С/л в сутки. В процессе хемосинтеза образуется малое количество органического вещества в противоположность мнению некоторых исследователей, которые считали, что автотрофные бактерии являются чуть ли не основным источником питания зоопланктона.

Большая серия исследований по интенсивности хемосинтеза в воде и донных отложениях волжских водохранилищ принадлежит Ю. И. Сорокину (1955а, 1955б, 19616 и др.), ряд анализов провел В. И. Романенко (1959). Во всех этих работах величины ассимиляции CO<sub>2</sub> приняты за хемосинтез. Позднее было выяснено, что при добавках в пробы воды с натуральными биоценозами радиоактивного углерода в составе карбонатов (NaC<sup>14</sup>O<sub>3</sub>) ассимиляция его осуществляется в реакциях Вуда и Веркмана гетеротрофными организмами, в основном бактериями.

Рис. 37. Стимуляция темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  при добавке минеральных и органических веществ.

1 — контроль (натуральная вода без добавок), 2 — хлористый аммоний (стимуляция нитрификаторов), 3 — водород (стимуляция водородокисляющих бактерий), 4 — тиосульфат (стимуляция тионовых бактерий), 5 — глюкоза, 6 — крахмал, 7 — пептон (стимуляция гетеротрофных бактерий). Вещества добавлялись в количестве нескольких миллиграммов на 1 л. Цифры над столбиками — ассимиляция  $\text{CO}_2$ , мкг С/л в сутки.



Доказательством этого послужили эксперименты, в которых было показано, что при стимулировании развития гетеротрофных и хемосинтезирующих микроорганизмов в пробах воды и ила с натуральными микробиоценозами путем добавок органических и специфических минеральных веществ (Романенко, 1963) резкое усиление ассимиляции  $\text{CO}_2$  происходит при внесении органических веществ (рис. 37). В дальнейшем было показано, что между приростом биомассы гетеротрофных бактерий и ассимиляцией  $\text{CO}_2$  в водоемах имеется пропорциональность (Романенко, 1964). На 100 мг С биомассы у этих бактерий ассимилируется около 6 мкг С/ $\text{CO}_2$  (Сорокин, 1961в; Романенко, 1964). В расчете на единицу потребленного бактериями кислорода ассимилируется весьма постоянное количество углерода  $\text{CO}_2$ : на 1 мг  $\text{O}_2$  около 7 мкг С= $\text{CO}_2$ .

Такое соотношение наблюдается как в чистых культурах гетеротрофных бактерий при развитии на белковых средах, так и в водоемах (табл. 57),

Т а б л и ц а 57

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПОТРЕБЛЕНИЕМ  $\text{O}_2$  И АССИМИЛЯЦИЕЙ  $\text{CO}_2$  МИКРОФЛОРОЙ ВОД ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И ДОНА, 1965

Водохранилище и станция	Потреблено $\text{O}_2$ , мг/л в сутки	Ассимиляция С- $\text{CO}_2$ , мкг/л в сутки	Ассимилировано С- $\text{CO}_2$ , мкг/мг потребленного $\text{O}_2$
Рыбинское	0.32	2.31	7.22
Горьковское:			
у Ярославля	0.39	2.26	5.79
у Костромы	0.49	2.86	5.84
у Кинешмы	0.43	3.51	8.16
у Юрьевца	0.39	2.85	7.31
Куйбышевское:			
у Шеланги	0.53	4.57	8.62
у Ульяновска	1.10	6.30	5.73
Волга ниже г. Куйбышева	0.42	5.58	13.28
Карповское	2.01	12.05	6.00
Дон ниже г. Калача	1.10	8.30	7.55
Цимлянское	1.09	9.55	8.76
Среднее:	—	—	7.60

что лишний раз подтверждает положение о преобладании гетеротрофных процессов ассимиляции  $\text{CO}_2$  в темноте над автотрофными. У хемосинтезирующих аэробных организмов это соотношение намного выше. В то же время путем посевов на селективные питательные среды легко показать, что в воде, особенно в придонных слоях волжских водохранилищ, всегда находятся хемосинтезирующие организмы: чаще всего водородокисляющие, метанокисляющие, тионовые, нитрификаторы.

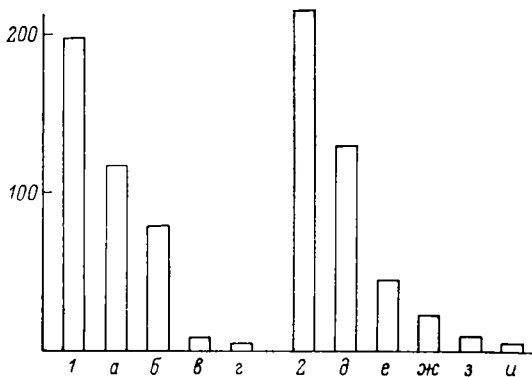


Рис. 38. Элементы баланса органического вещества в Рыбинском водохранилище в расчете на единицу площади.

1 — общее поступление органического вещества; а — с водосборной площади, б — валовая продукция фитопланктона, в — продукция высшей водной растительности, г — бактериальная ассимиляция  $\text{CO}_2$ ; 2 — общий расход органического вещества; д — деструкция в толще воды летом, е — сброс органического вещества через плотину, ж — деструкция за счет аэробных процессов в донных отложениях летом, з — деструкция в воде зимой, и — деструкция за счет аэробных процессов в донных отложениях зимой. По оси ординат — органическое вещество, г  $\text{C}/\text{m}^2$  за год.

Несомненно, что часть углекислоты может быть ассимилирована в темноте и другими организмами — фитопланктоном и зоопланктоном. Но ассимиляция  $\text{CO}_2$  в процессе бактериального синтеза преобладает над ассимиляцией другими организмами подобно тому как бактериальное потребление кислорода в водоемах на деструкционные процессы намного превышает использование его другими организмами. Лишь в редких случаях в местах, где скапливается водород, сероводород, аммиак и нитриты, могут идти процессы хемосинтеза, но отделить их в водоемах от гетеротрофной ассимиляции чаще всего не представляется возможным.

Таким образом, темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  в большинстве водоемов есть величина суммарная, состоящая из ассимиляции  $\text{CO}_2$  гетеротрофными и хемосинтезирующими организмами, с большим преобладанием гетеротрофной ассимиляции.

В воде волжских водохранилищ величины темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  летом варьируют от 2 до 6 мкг  $\text{C}=\text{CO}_2$  в 1 л воды за сутки (табл. 57).

## ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Основная деятельность бактерий в водоемах проявляется в разрушении огромных масс органического вещества автохтонного и аллохтонного происхождения. Этапы этого процесса в зависимости от физико-химических факторов, температуры, окислительно-восстановительного потенциала, видового состава бактерий весьма разнообразны. Общую суммарную деятельность микроорганизмов можно оценить по интенсивности потребления ими кислорода на дыхание. Последнее прямо пропорционально деструкции органического вещества. Деструкцию осуществляет вся масса живых существ, населяющих водную толщу и грунты. Используя метку  $\text{C}^{14}$  у автотрофных организмов и наблюдая затем выделение  $\text{C}^{14}\text{O}_2$ , Романенко (1971в) удалось показать, что за сутки в Рыбинском водохранилище в результате дыхания фитопланктона разрушается около 20% органического вещества первичной продукции. Это первый этап деструкции. В первом приближении вопрос о доле участия в деструкционном процессе отдельных преобладающих в водоемах организмов может быть решен путем разделения их по размеру с помощью фильтрации через фильтры с различным диаметром пор и с последующим определением интенсивности дыхания. В таких экспериментах показано, что кислород и  $\text{CO}_2$  в темноте потребляются в основном бактериями (Романенко, Добрынин, 1973).

Основная масса органического вещества поступает в водоем с водосборной площади, меньшее количество образуется в процессе фотосинтеза фитопланктоном; расходуется оно в основном в процессе бактериальной деструкции и сброса в нижний бьеф (рис. 38).



От года к году количество органического вещества, которое разрушается в водоеме, и первичная продукция его в процессе фотосинтеза изменяются более чем в 3 раза.

Отличительная черта волжских водохранилищ — постоянство деструкции органического вещества во всей толще воды. Это следствие небольших глубин и перемешивания воды под действием ветра (Рыбинское, Куйбышевское) или течения в водоемах руслового типа (Саратовское, Волгоградское). Лишь в отдельные краткие периоды наблюдается температурная стратификация и тогда возникают вертикальные градиенты деструкции.

В наиболее продуктивных участках Волги и в водохранилищах (Иваньковское, трасса будущего Чебоксарского) за вегетационный период образуется 170—198 г С органического вещества водорослей, а разрушается 315—240 г С под 1 м<sup>2</sup> (табл. 58). В наименее продуктивном Рыбинском водохранилище синтезируется 76, а разрушается 129 г С органического вещества под 1 м<sup>2</sup> площади. В целом для Волги баланс органического вещества в водной среде отрицательный: образуется 2 338 000 т С, разрушается 4 266 000 т С.

Таблица 58

СУММАРНЫЕ ДАННЫЕ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

	Продукция фитопланктона		Деструкция органического вещества		Литературный источник
	т на весь водоем	г С под 1 м <sup>2</sup>	т С на весь водоем	г С под 1 м <sup>2</sup>	
Иваньковское	56 000	170	52 000	160	Пырпина, 1966
Угличское	31 000 *	123 *	36 000 *	144 *	
Рыбинское	346 000	76	587 000	129	Романенко, 1971а Сорокин и др., 1959 Тарасова, 1974
Горьковское	178 000	112	294 000	185	
Трасса будущего Чебоксарского	450 000	198	546 000	240	
Куйбышевское	683 000	127	1 693 000	315	Иватин, 1970 Герасимова, 1973 Дзюбан, 1975
Саратовское	201 000	110	375 000	205	
Волгоградское	393 000	126	683 000	219	Далечина, 1971б
Итого по Волге	2 338 000	ср. 130	4 266 000	ср. 200	

Примечание. Звездочкой отмечены цифры, полученные путем интерполяции по данным выше- и нижележащих водохранилищ.

В балансе не учтены данные по первичной продукции макрофитов, которая, по данным В. А. Экзерцева и И. В. Довбни (1974), составляет небольшую величину (около 30 000 т С), а также деструкция органического вещества в донных отложениях, по которой сведений мало. Недостаточно изучены продукция и деструкция веществ зимой, в подледный период.

При температуре 0.1—0.2° процессы разрушения протекают, но очень медленно. Например, в Рыбинском водохранилище при длительном экспонировании склянок подо льдом величины потребления кислорода микроорганизмами равны 0.03—0.06 мг О<sub>2</sub>/л в сутки. За 5 месяцев (с декабря по апрель включительно) это составит 42 000 т С органического вещества, менее 10% от деструкции за вегетационный период с мая по ноябрь. По многолетним наблюдениям над изменением уровня деструкционных процессов в Рыбинском водохранилище, в одном водохранилище от года к году в воде разрушается от 64 до 214 г С органического вещества в расчете на 1 м<sup>2</sup> поверхности, в среднем 118 г С.

Потребление кислорода донными отложениями в системе волжских водохранилищ также составляет значительную долю в деструкционных процессах. Выше (табл. 53) были приведены данные (Ярушек, 1971) по по-

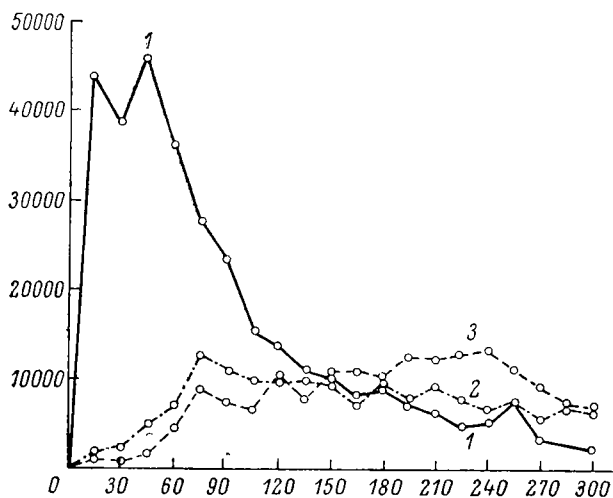


Рис. 39. Выделение  $C^{14}O_2$ , образовавшейся при разрушении меченого  $C^{14}$  органического вещества в донных отложениях в зависимости от времени и глубины, на которой было помещено органическое вещество в колонках или в стеклянных трубках.

1 — с глубины 0,5 см, 2 — 10 см, 3 — с глубины 20 см. По оси ординат — радиоактивность  $C^{14}O_2$  имп./мин., по оси абсцисс — дни от начала опыта.

треблению кислорода грунтами в Волгоградском водохранилище: от 340 до 560 мг  $O_2$  на 1 м<sup>2</sup> площади за сутки. Такого же порядка результаты были получены для Рыбинского водохранилища. Анализы потребления кислорода грунтами в Куйбышевском водохранилище (Иватин, 1973) дали такие же величины (табл. 59).

Т а б л и ц а 59

ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ЗА СЧЕТ АЭРОБНЫХ ПРОЦЕССОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА, 1972 г.

Показатель	11—16 V	6—13 VI	4—12 VII	3—11 VIII	6—13 IX	1—8 X
Среднесуточное потребление $O_2$ , мг/м <sup>2</sup>	170	410	250	220	220	230
То же на весь водоем, т $O_2$	840	2110	1430	1260	1090	1160
Деструкция органического вещества на весь водоем, т С/сутки	320	790	540	470	410	440

С мая по ноябрь в Куйбышевском водохранилище разрушается за счет поглощения кислорода грунтами около 78 000 т С органического вещества.

В среднем в иловых отложениях за счет аэробных процессов разрушается 10—25% органического вещества, разрушаемого в толще воды.

Анализы, проведенные с помощью меченых  $C^{14}$  органических веществ, которые закладывались на разные глубины в колонки ила (В. И. Романенко, В. А. Романенко, 1969), показали, что образующаяся при разложении их  $CO_2$  выделяется постепенно в придонном слое воды. С поверхностных слоев (0,5—1 см) углекислота выделяется быстро (рис. 39), с глубины 10—20 см процесс выделения  $C^{14}O_2$  идет значительно медленнее. В опытах, где меченые водоросли были заложены на глубину 70—80 см, первые порции ее были обнаружены в слое воды над илом лишь спустя 3 месяца. Затем выделение ее шло медленно равными порциями.

В столбе воды над илом улавливается суммарное количество углекислоты, образовавшейся в аэробных и анаэробных процессах. Попытка разграничить количество органического вещества, разрушаемого в илах за счет того или другого процесса (Романенко, Кузнецов, 1972), показала, что в донных отло-

жениях Рыбинского водохранилища за счет анаэробных процессов разрушается столько же органического вещества, сколько и за счет аэробных. Суммарная величина деструкции в донных отложениях всех волжских водохранилищ соответствует примерно 1 000 000 т С органического вещества за вегетационный период.

## ИНТЕНСИВНОСТЬ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ КРУГОВОРОТА АЗОТА И СЕРЫ

Изученность процессов круговорота отдельных элементов в воде и в донных отложениях Волги различна. Целая серия исследований проведена по редукции сульфатов в донных отложениях, но совсем слабо изучена интенсивность фиксации азота, нитрификация и пр.

В воде и в илах волжских водохранилищ всегда присутствуют азотфиксирующие бактерии. В воде повсеместно встречается *Azotobacter*, но при посевах он вырастает лишь из 1 или 2 разведений. В значительно большем количестве *Azotobacter* находится в обрастаниях на водных растениях, а также в поверхностном слое илов — 1—5 тыс. на 1 г. Повсеместно в колонках ила на глубине 20—30 см встречается *Cl. pasteurianum*. Количество его иногда достигает 300 000 на 1 г ила (Салманов, 1966).

Основную роль в фиксации азота в воде играют синезеленые водоросли — *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*. Интенсивность фиксации молекулярного азота при анализе ацетиленовым методом в период массового цветения воды синезелеными водорослями в Рыбинском водохранилище (Саралов, 1975) достигает 40 мг N<sub>2</sub> на 1 м<sup>2</sup> за сутки. Примерно столько же фиксируется азота в основном *Cl. pasteurianum* в донных отложениях.

Повсеместно в илах всех водохранилищ присутствуют сульфатредуцирующие бактерии. В зависимости от характера ила при посевах на элективных средах их вырастает от нескольких единиц до нескольких десятков тысяч на 1 г. Содержание сульфатов в грунтах верхневолжских водохранилищ равно 30—150 мг SO<sub>4</sub>/л, в Куйбышевском водохранилище их больше 100—400 мг. Количество сульфидов колеблется от 5—10 до 300 мг/л, и лишь в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища в первые годы после залития водой достигало 1000—2000 нм Н<sub>2</sub>S/л (Сорокин, 1960).

Интенсивность редукции сульфатов в Волге (Кравцов, Сорокин, 1959; Сорокин, 1960, 1961в) колеблется летом чаще всего в пределах 0.01—0.02 мг Н<sub>2</sub>S на 1 л ила за сутки. Из всех водохранилищ Волги наиболее интенсивно эти процессы протекают в Куйбышевском водохранилище, где достаточно высокая первичная продукция, повышенное содержание сульфатов и богатые органическими веществами донные отложения способствуют развитию десульфурierenden бактерий. В высокопродуктивном Черемшанском заливе в первые годы после образования водохранилища (в 1958 г.) редукция сульфатов достигала 2—3 мг Н<sub>2</sub>S в 1 мл ила за сутки.

В наиболее глубоких местах водохранилища, где накапливается органическое вещество, интенсивно идут процессы образования метана. Количество метанобразующих бактерий составляет несколько сот, а иногда десятки тысяч на 1 г (Романенко, 1966). В Рыбинском водохранилище в первые годы после залития образование метана шло настолько интенсивно, что со дна поднимались громадные глыбы торфа и образовывались небольшие плавающие острова, которые мешали судоходству.

Зимой подо льдом в таких местах скапливались громадные пузыри метана, постепенно вокруг них развивались метанокисляющие бактерии. В результате потребления кислорода на окисление газа возможно явление «перевернутого дна», когда в поверхностных слоях воды у льда кислорода было меньше, чем у дна.

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

## ФИТОПЛАНКТОН

Литературные данные о фитопланктоне рек до образования водохранилищ и в первые годы их существования довольно скудны. В связи с этим для многих водохранилищ генезис фитопланктона неизвестен.

Современное состояние фитопланктона изучено лучше, но далеко недостаточно.

## ИСТОК ВОЛГИ

Высокая цветность воды и низкое значение рН в истоке Волги обуславливают своеобразие видового состава водорослей, среди которых преобладают эвгленовые (*Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *Euglena oxyuris* и др.) и вольвоксовые (*Volvox polychlamys*).<sup>1</sup> Представители других отделов малообильны (рис. 42, ст. 1).

Планктон верхневолжских озер (Малый Верхит, Большой Верхит) представлен озерно-прудовым комплексом с преобладанием видов из порядков *Chlorococcales*, *Euglenales*, *Zygnematales*, *Nostocales*. В летний сезон в озерах обильно развиваются синезеленые водоросли (рис. 42, ст. 3, 4), среди которых преобладает *Aphanizomenon flos-aquae*.

## ВЕРХНЕВОЛЖСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Водоохранилище включает цепь подпертых озер, фитопланктон которых своеобразен по составу и биомассе.

Оз. С т е р ж. В летний сезон озеро цветет диатомовыми и синезелеными водорослями, которые развиваются примерно в равном численном соотношении (рис. 42, ст. 5—7). Среди диатомей по всему озеру преобладает *Melosira granulata* с максимальной биомассой 6.9 г/м<sup>3</sup>. На разных станциях ей сопутствуют *Stephanodiscus astraea*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria crotonensis*. Иная картина наблюдается в распределении синезеленых водорослей, где ядро превалирующих видов неизменно (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi*, *A. lemmermannii*).

Оз. В с е л у г много беднее вышележащего оз. Стерж и по биомассе (рис. 42, ст. 8, 9) и по видовому разнообразию. Основные преобладающие формы те же, что и в оз. Стерж, но структура планктонных фитоценозов

<sup>1</sup> Авторы видов указаны в систематическом списке водорослей (см. «Приложение»). Некоторые типичные для планктона Волги виды водорослей представлены на рис. 40, 41.

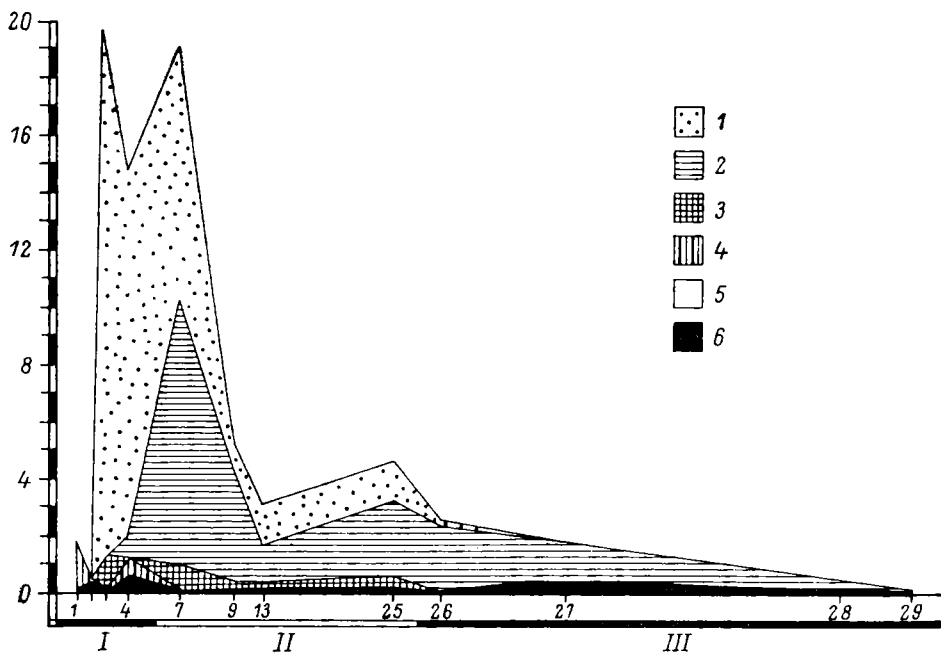


Рис. 42. Распределение средней за период наблюдения (1964, 1966 гг.) биомассы фитопланктона в водоемах верховья Волги.

1 — синезеленые, 2 — диатомовые, 3 — пиррофитовые, 4 — эвгленовые, 5 — зеленые, 6 — различные отделы водорослей с очень малой биомассой. По оси ординат — биомасса, г/м<sup>3</sup>, по оси абсцисс — номера станций (объяснения в тексте) и участки: I — исток Волги, II — Верхневолжское водохранилище, III — р. Волга от Селижарова до Зубцова.

монодоминантна: по всему озеру безраздельно господствует *Melosira granulata* с максимальной биомассой до 5.2 г/м<sup>3</sup>.

Оз. П е н о по общей биомассе водорослей беднейшее в каскаде озер Верхневолжского водохранилища (рис. 42, ст. 10—13). Видовой состав планктона мало отличается от такового озер Стерж и Вселуг, но соотношение преобладающих форм иное: *Anabaena scheremetievi*, *A. lemmermannii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melosira granulata*.

Оз. В о л г о. Фитопланктон много разнообразнее такового вышележащих озер. Особенно богато представлены видами зеленые и диатомовые водоросли. Основной фон летнего планктона создают диатомовые (рис. 42, с. 14—25) с доминированием термофильной *Melosira granulata* (до 5.9 г/м<sup>3</sup>), которую в начале летнего сезона сопровождают *M. islandica*, *M. ambigua* и *Stephanodiscus binderanus*, а позднее *M. italica* и *Fragilaria crotonensis*.

Среди синезеленых преобладает *Aphanizomenon flos-aquae* (до 2.3 г/м<sup>3</sup>), содоминантом которого является *Anabaena flos-aquae*, не встречающаяся в вышележащих озерах. Помимо этих видов довольно обильно представлены *A. scheremetievi* (0.8) и *Coelosphaerium dubium* (0.7 г/м<sup>3</sup>). Интересная особенность планктона всех рассмотренных озер — почти полное отсутствие криптоноад.

Обследование некоторых наиболее крупных притоков Верхневолжского водохранилища (пр. Кудь, Мостовлянка, Ореховка, Жукопа и Леменка) показало, что состав водорослей в них довольно разнообразен (30—50 таксонов в пробе), но биомасса фитопланктона, исключая Ореховку и Жукопу, очень низка (0.1—0.8 г/м<sup>3</sup>).

В р. О р е х о в к е биомасса достигает 2.5 г/м<sup>3</sup>, а в р. Ж у к о п е зарегистрировано цветение воды (7.6 г/м<sup>3</sup>), вызванное развитием альфа-мезосапробной водоросли *Euglena proxima* (7.1 г/м<sup>3</sup>).

Фитопланктон Верхневолжского водохранилища, поступающий в Волгу, быстро трансформируется (рис. 42, ст. 26—29). Особенно резко меняется

состав и биомасса синезеленых водорослей. У пос. Селижарово (ст. 26) их биомасса уменьшалась в 5 раз, а к г. Зубцову (ст. 29) они почти полностью выпадали из планктона. Биомасса диатомовых водорослей снижается более плавно, однако к Зубцову и их обилие существенно сокращается.

Резкое обеднение фитопланктона Волги ниже Верхневолжского водохранилища объясняется, с одной стороны, тем, что в реку поступают озерные фитоценозы, не приспособленные к речным условиям, а с другой — порожистым характером этого участка реки, где многие нежные формы разрушаются.

Обследованные притоки Волги как до порогов (рр. Большая и Малая Коша), так и ниже их (р. Вазуза и ее притоки) бедны фитопланктоном (биомасса 0.1—0.4 г/м<sup>3</sup>) и, по всей вероятности, не в состоянии влиять скольконибудь существенно на биомассу водорослей в Волге. Это подтверждают и данные Н. А. Левшиной и М. М. Телитченко (1971), относящиеся к р. Вазузе и Волге у г. Зубцова.

Ниже г. Зубцова начинает формироваться реофильный фитопланктон, который поступает в Ивановское водохранилище с биомассой около 3 г/м<sup>3</sup>.

#### ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В реке до образования водохранилища массу фитопланктона весной и осенью создавали диатомовые и зеленые водоросли, среди которых преобладали *Melosira italica*, *Asterionella gracillima*, *Fragilaria virescens*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Pediastrum duples*, *P. boryanum*.

В летний сезон доминировали диатомовые водоросли, но уже в сопровождении синезеленых, основная масса которых, по данным С. П. Строганова и Н. Г. Захарова (1927), поступала из Верхневолжского водохранилища при сбросах воды, обусловленных потребностью проведения судов через пороги. Однако численность синезеленых уже к устью р. Шоши заметно снижалась. Ниже по течению на глубоководном участке формировался новый планктон.

Основной фон фитопланктона Волги от Калинина до Савелова создавали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, f. *flos-aquae*, *M. pulverea* и виды рода *Anabaena*, численность которых к концу участка увеличивалась особенно заметно.

Фитопланктон р. Шоши по численности был много беднее волжского, но не уступал ему в разнообразии. Основное отличие заключалось в наборе доминирующих видов. Весной в Шоше преобладали *Synedra acus*, *Dinobryon divergens*, *Asterionella gracillima* и *Synura uvella*, летом — *D. divergens*, *Pandorina morum*, *Oscillatoria limosa* и виды *Anabaena*. Осенью обилие зеленых и синезеленых водорослей сокращалось, в заметном количестве встречались только золотистые (*Synura uvella*, *D. divergens*) и диатомовые (*Fragilaria virescens*, *Synedra ulna*, *Melosira varians*).

В первый же год после зарегулирования (1937 г.) началась мощная перестройка планктона по всему водохранилищу. По видовому составу, набору доминирующих видов и обилию водорослей резко обособились три плеса — Волжский, Ивановский, Шошинский.

Если ранее участку Волги до устья р. Шоши был свойствен диатомовый планктон даже в период сброса цветущей синезелеными водорослями воды из Верхневолжского водохранилища, то после зарегулирования в течение всего летнего сезона стали преобладать зеленые и синезеленые водоросли.

Еще более существенная перестройка произошла в Ивановском плесе, где развитие *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* стало вызывать цветение воды. Помимо этого здесь резко возросло обилие диатомовых водорослей, в то время как обилие зеленых существенно снизилось.

Фитопланктон Шошинского плеса изменился в меньшей степени. Численное развитие всех групп водорослей было по-прежнему невелико, но на общем фоне малообильных синезеленых и диатомовых несколько возросла роль

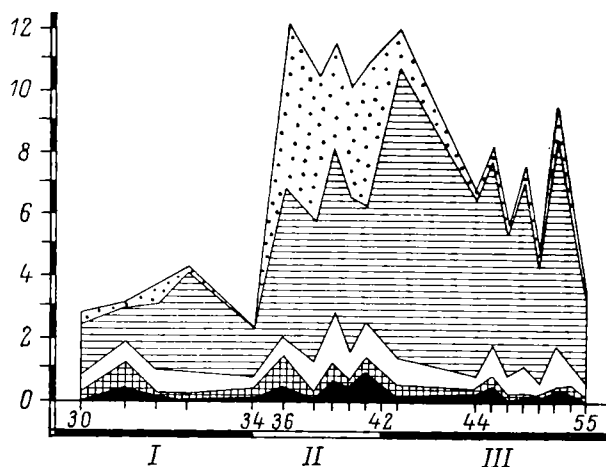


Рис. 43. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Иваньковском водохранилище.

Плесы: I — Волжский, II — Шошинский, III — Иваньковский. Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

пирофитовых (*Glenodinium*), эвгленовых (*Trachelomonas*) и золотистых (*Dinobryon*) водорослей.

По водохранилищу в целом в первые два года его существования на первом месте по численности стояли синезеленые водоросли, из которых в цветении воды принимали участие пять видов: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flos-aquae*, *A. spiroides*, *A. inaequalis*. Однако мощность цветения, судя по численности клеток, приведенной в работе Е. С. Неизвестной-Жадиной (1941), была небольшой.

Более поздние исследования показали, что в наборе доминирующих видов произошли изменения, а общая биомасса фитопланктона в период летнего максимума достигала 20—45 г/м<sup>3</sup> (Буторина, 1961). Отмечалось увеличение разнообразия зеленых водорослей (с 40—89 до 109 таксонов) в сравнении с наблюдавшимся в 1937—1938 гг. и особенно в 1913—1915 гг. Причем особенно заметно возросли число видов и обилие представителей порядка *Chlorococcales*. В планктоне стали преобладать ранее не встречавшиеся или встречавшиеся единично *Stephanodiscus hantzschii*, *St. binderanus*, *Nitzschia acicularis*, *Aphanothece clathrata*, *Lyngbya limnetica* и др.

Помимо этого, резко обозначилась индивидуальность плесов, причем в Шошинском началось летнее цветение воды синезелеными водорослями, по интенсивности превосходящее таковое в Иваньковском плесе.

В последующие годы существенных отличий в биомассе фитопланктона и периодичности его развития не наблюдалось (Девяткин, 1970, 1973; Девяткин, Барина, 1973; Кузьмин, 1974; Кузьмин, Девяткин, 1975). Средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища в 1955 г. была 4.2 г/м<sup>3</sup>, в 1956-м 7.6, в 1958-м 4.5, в 1970-м 5.6, в 1972 г. 6.8 г/м<sup>3</sup>.

По-прежнему в весенний и осенний сезоны в планктоне доминировали диатомовые при значительном участии зеленых, пирофитовых и эвгленовых водорослей (рис. 43). Однако состав преобладающих видов диатомей стал иным. Ранней весной (начало мая) во всех плесах водохранилища преобладал *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus*, достигавший наибольшего развития в Волжском (3.1 г/м<sup>3</sup>) и Иваньковском (6.3 г/м<sup>3</sup>) плесах. Позднее (первая декада июня) он уступил лидерство *Melosira italica*, которая интенсивнее развивалась в Шошинском (до 6.3 г/м<sup>3</sup>) и Иваньковском (до 20.8 г/м<sup>3</sup>) плесах. Этому виду на разных станциях сопутствовали *St. tenuis* (3.3 г/м<sup>3</sup>), *St. bin-*

*deranus* (1.3), *M. islandica* (1.3), *M. granulata* (1.0), *Pandorina charcoviensis* (2.6), *Pediastrum boryanum* (1.4), *Peridinium cinctum* (1.0 г/м<sup>3</sup>).

В летний сезон в Волжском и Иваньковском плесах продолжала преобладать *Melosira italica* при значительном участии *M. granulata*, *Stephanodiscus subtilis*, *St. tenuis*. Из синезеленых водорослей в Волжском плесе была довольно обильна *Anabaena scheremetievi* (1.8 г/м<sup>3</sup>), в Иваньковском — *Microcystis viridis* (1.4 г/м<sup>3</sup>), однако общая биомасса синезеленых была небольшой. Даже в 1972 г. с аномально высокой температурой воды максимальная биомасса синезеленых водорослей не превышала 2.9 г/м<sup>3</sup>, а средняя по станциям Иваньковского плеса в летние месяцы составляла всего 0.58—0.75 г/м<sup>3</sup>, в то время как биомасса диатомей была много выше — 4.0—6.8 г/м<sup>3</sup>.

Иная картина наблюдалась в Шопинском плесе (рис. 43, ст. 36—42), где в летний сезон наряду с обильно представленными диатомеями (*M. italica* — 6.3 г/м<sup>3</sup>, *St. tenuis* — 3.4, *M. granulata* — 1.0 г/м<sup>3</sup>) не менее обильно развивались и синезеленые водоросли (*M. viridis* — 5.5 г/м<sup>3</sup>, *Coelosphaerium dubium* — 5.3, *Aphanizomenon flos-aquae* — 3.0 г/м<sup>3</sup>), причем общая биомасса синезеленых была близка таковой диатомей (6.4 и 7.6 г/м<sup>3</sup> соответственно).

В 1967 г. вступила в строй Конаковская ГРЭС, влияние подогретых вод которой наиболее отчетливо проявлялось в меженный период и наблюдалось только в Мошковичском заливе и в прилегающих к нему мелководных участках (Девяткин, 1970, 1973; Кузьмин, Девяткин, 1975). Оно выражалось в увеличении биомассы фитопланктона (в 1.5—3 раза летом и в 5—10 раз зимой) и в возрастании видового разнообразия (с 292 до 352 таксонов) в сравнении с наблюдавшимися в районе водозабора. Особенно заметно увеличилось обилие и число планктонных форм синезеленых, криптомонадных и эвгленовых водорослей и бентосных диатомей.

К характерным особенностям фитопланктона Иваньковского водохранилища на современном этапе помимо довольно высокого видового разнообразия относится одновременное и обильное развитие водорослей из 7 систематических отделов (рис. 43). Планктон водохранилища, особенно в Шопинском и Иваньковском плесах, сочетает в себе речные и прудовые виды с высокой интенсивностью развития. Характерна одновершинная с максимумом в июле—августе кривая динамики биомассы фитопланктона.

Все это, а также обильное развитие хлорококковых водорослей являются признаком эвтрофирования водоема, а мощная ранневесенняя вегетация *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus* (показатели  $\alpha$ -мезосапробности) свидетельствует о дополнительном поступлении с площади водосбора растворенного органического вещества.

#### УГЛИЧСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Фитопланктон Угличского водохранилища наиболее полно был изучен в 1954—1956 гг. Л. Г. Буториной (1966): найдено 168 таксонов водорослей, из которых 74 относились к зеленым, 63 — к диатомовым.

Подавляющее большинство видов и все массовые формы оказались тождественными фитопланктону Иваньковского водохранилища. Сходной является и картина сезонной периодичности развития с одним пиком, приходящимся, как правило, на середину лета. В течение всего вегетационного периода в планктоне численно преобладают диатомовые в сопровождении зеленых водорослей. Общая биомасса фитопланктона, довольно высокая в верховье водохранилища, постепенно падает к плотине ГЭС, параллельно уменьшается и видовое разнообразие.

По данным К. А. Гусевой (1956), А. Д. Приймаченко (1960), Л. Г. Буториной (1966), фитопланктон Угличского водохранилища формируется за счет биофондов Иваньковского, сохраняя тот же видовой состав и количественное соотношение отдельных групп. В таком почти неизменном составе фитопланктон поступает и в Рыбинское водохранилище. Более поздние исследования изменили эти представления (Кузьмин, 1974).



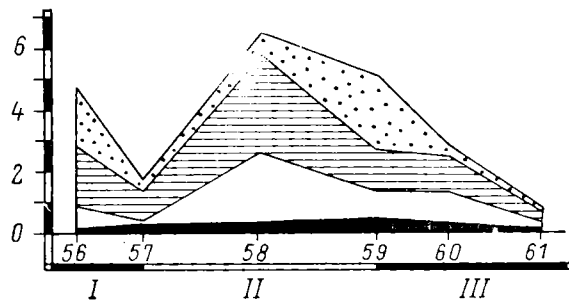


Рис. 44. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Угличском водохранилище.

I — речной участок, II — Нерлинский плес, III — приплотинный участок. Остальные обозначения те же, что на рис. 42.

Фитопланктон верхнего, речного, участка Угличского водохранилища действительно имеет много общих элементов с фитопланктоном Иваньковского, однако трансформация фитопланктона даже в период половодья идет быстро, структура его к устью р. Медведицы (через 60 км) меняется, при этом биомасса и видовое разнообразие резко снижаются (рис. 44, ст. 57). Ниже до с. Прилуки (ст. 58—59) формируется новый, качественно отличающийся планктон, биомасса которого увеличивается более чем вдвое в сравнении с речным участком. На фитопланктон Нерлинского плеса большое влияние оказывают притоки, особенно Медведица, Нерль, Жабня и Кашинка.

В приплотинном плесе, где боковая приточность очень мала, обилие фитопланктона снижается (рис. 44, ст. 60, 61), уменьшается видовое разнообразие, однако в структуре еще сохраняется сходство с Нерлинским плесом, но уже не наблюдается ничего общего с фитопланктоном Иваньковского водохранилища, в частности существенно отличается сезонная динамика вегетации. В отличие от Иваньковского для Угличского водохранилища характерны два мощных пика развития водорослей: весенний (общая биомасса 6.3 г/м<sup>3</sup>) с преобладанием диатомовых (5.3) и зеленых (0.85) и летний (общая биомасса 7.2) с доминированием синезеленых (2.9), зеленых (2.2) и диатомовых (1.8 г/м<sup>3</sup>) водорослей.

В весенний сезон во всех плесах доминируют *Melosira italica* (2.3—11.3 г/м<sup>3</sup>) и *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus* (2.0—5.6), которым сопутствуют *Diatoma elongatum* (0.3—0.8), *Synedra ulna* (0.3—1.0), *M. ambigua* (0.4—0.7), а в Нерлинском плесе — *Eudorina elegans* (до 4.1 г/м<sup>3</sup>).

После раннелетней депрессии (июнь) начинается интенсивное развитие всех групп фитопланктона. Особенно существенно увеличивается биомасса синезеленых и зеленых водорослей. В середине летнего сезона в речном участке преобладают *Microcystis aeruginosa* (2.4 г/м<sup>3</sup>), *M. viridis* (2.7), *Melosira italica* (2.0), в Нерлинском плесе — *Microcystis aeruginosa* (9.4) и *Pediastrum duplex* (2.1 г/м<sup>3</sup>). Биомасса водорослей приплотинного плеса намного меньше, фитопланктон однообразнее по составу, и только два вида несколько выделяются по обилию — *P. duplex* (2.9) и *Melosira granulata* (1.6 г/м<sup>3</sup>).

К осени (начиная с первой декады сентября) биомасса фитопланктона снижается, заканчивают вегетацию золотистые, пирофитовые и эвгленовые водоросли, а обилие представителей остальных систематических отделов уменьшается.

В настоящее время фитопланктон Угличского водохранилища стабилизировался и находится, по-видимому, в климаксовой фазе развития. В 1970—1972 гг. в сравнении с 1954—1956 гг. средняя биомасса фитопланктона снизилась вдвое (с 8.1 до 4.0 г/м<sup>3</sup>), резко стала проявляться индивидуальность плесов, из которых более продуктивным стал Нерлинский (5.4 г/м<sup>3</sup>). Биомасса речного участка и приплотинного плеса в среднем за вегетационный период составляла соответственно 3.3 и 1.9 г/м<sup>3</sup>.

О фитопланктоне Рыбинского водохранилища в первый год его наполнения в литературе имеется только сообщение Д. А. Ласточкина (1947) об обильном развитии пиячек в прибрежной зоне и о цветении воды синезелеными в летний период. Первые исследования фитопланктона проведены Е. И. Киселевой (1954) и Е. Н. Преображенской (1960) в 1946—1949 гг. Впоследствии изучение фитопланктона было продолжено сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР (Гусева, 1956, 1958, 1959; Приймаченко, 1959а; Кузьмин, Елизарова, 1967; Кузьмин, 1971, 1972, 1974; Балонов, Кузьмин, 1973а, 1973б; Балонов, 1974, 1975; Кузьмин, Балонов, 1974).

В фитопланктоне Волги, Мологи и Шексны до образования водохранилища по числу видов преобладали зеленые водоросли, среди которых значительного обилия достигали *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Dictyosphaerium pulchellum* и некоторые др. Среди диатомовых преобладали виды рода *Melosira*, а также *Asterionella formosa*. Из синезеленых чаще и обильнее встречались *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi*, *Microcystis pulverea*. По численности преобладали водоросли в сопровождении зеленых и только в летний сезон заметную роль играли синезеленые, не достигая, однако, большого обилия (Дексбах, 1921; Грезе, 1928; Есырева, 1945).

После образования водохранилища численность зеленых несколько возросла, но на фоне резкого увеличения обилия синезеленых и диатомовых водорослей они отодвинулись на третье место. Комплекс доминирующих видов, по данным Е. И. Киселевой (1954), существенно изменился и стал малочисленнее: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena lemmermannii*, *Melosira italica* v. *italica* et v. *tenuissima*, *M. granulata*, *M. binderana* (= *St. binderanus*). Это подтверждается и работами К. А. Гусевой (1956).

Флористические исследования показали, что комплекс доминирующих видов водорослей Рыбинского водохранилища на современном этапе обогатился новыми видами (Кузьмин, 1972). Увеличились разнообразие и обилие зеленых, золотистых, желтозеленых (в основном виды рода *Tribonema*), пиррофитовых (род *Cryptomonas*) и эвгленовых (род *Trachelomonas*) водорослей.

Естественно, что видовое разнообразие фитопланктона различных участков одного из крупнейших по площади водоемов неодинаково. Однако состав доминирующих видов во всех плесах сходен. В первой половине весеннего сезона по всему водохранилищу безраздельно господствует *Melosira islandica*, позже появляется *M. italica*, *Asterionella formosa*, *St. binderanus*, *St. tenuis*. Летом развитие этих видов снижается и основной фон создают *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *M. viridis* в сопровождении *Melosira italica* и *St. subtilis*. Синезеленые держатся в планктоне до глубокой осени и исчезают только перед ледоставом. Осенний комплекс преобладающих видов остается таким же, что и весной.

Сезонная динамика биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище характеризуется тремя пиками, два из которых (весенний и осенний) обусловлены развитием диатомовых, третий (летний) — диатомовых и синезеленых; самое мощное развитие — весеннее, а затем летнее и осеннее.

Наименьшая биомасса фитопланктона (0.7—1.8 г/м<sup>3</sup>) до сих пор в Главном плесе. В сравнении с 1953—1955 гг. роль синезеленых здесь уменьшилась, а диатомовых и зеленых возросла (Гусева, 1956). Иная картина наблюдается в других плесах, где год от года развитие синезеленых водорослей увеличивается. Если в 1953—1955 гг. биомасса синезеленых в среднем для этих плесов едва достигала 0.1 г/м<sup>3</sup>, то в настоящее время она возросла до 1.6 г/м<sup>3</sup>. Увеличилась и общая биомасса фитопланктона: в Шекснинском плесе она составляет 1.5—2.9 г/м<sup>3</sup>, в Моложском — 1.7—3.0 г/м<sup>3</sup>.

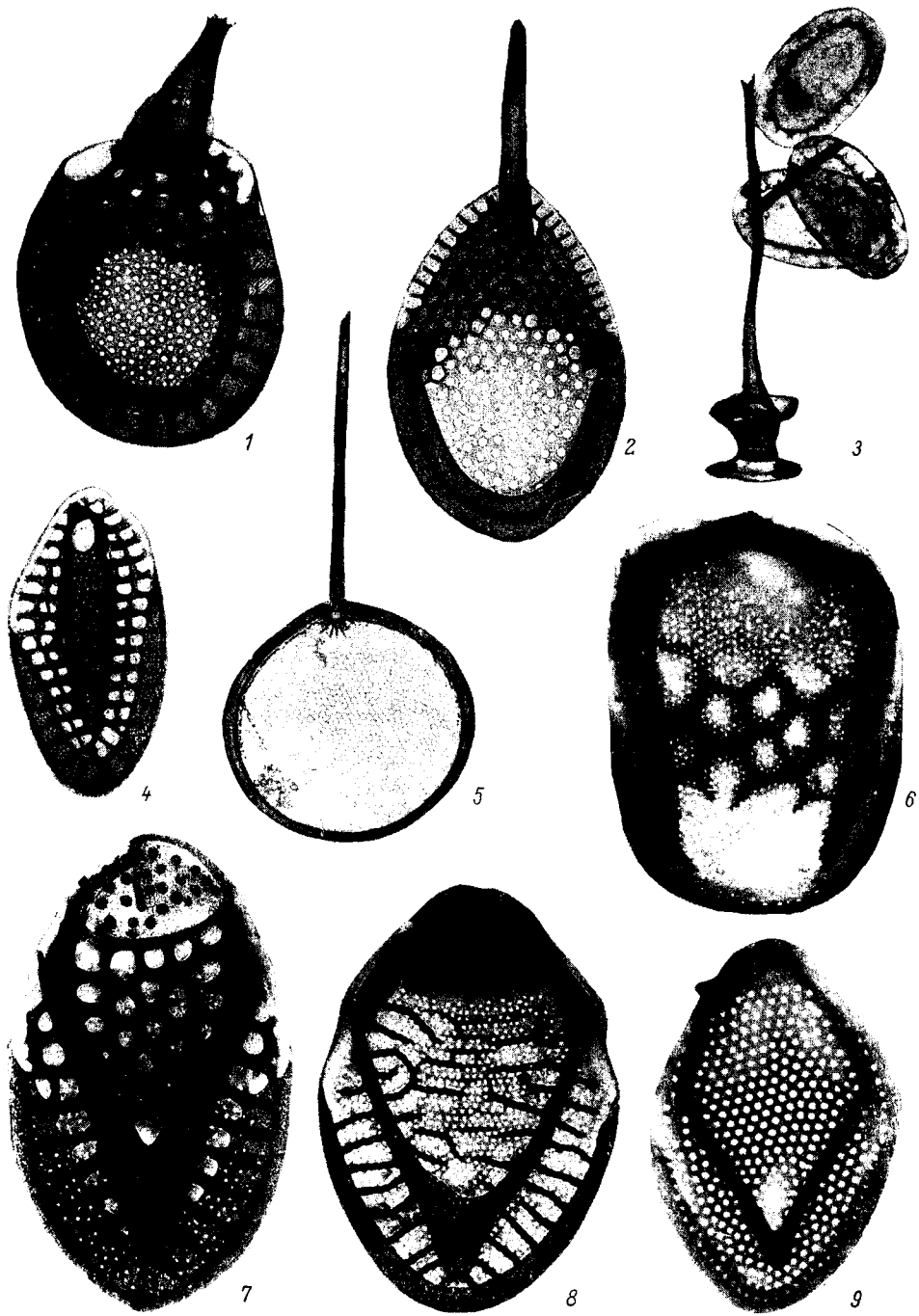
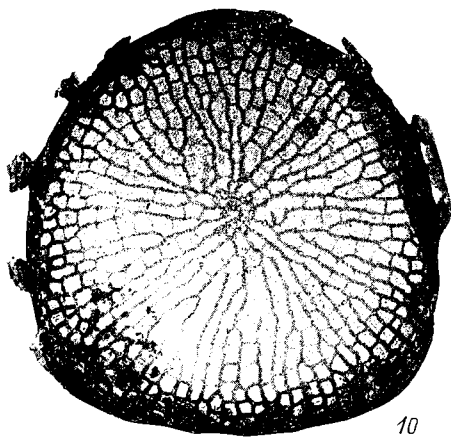
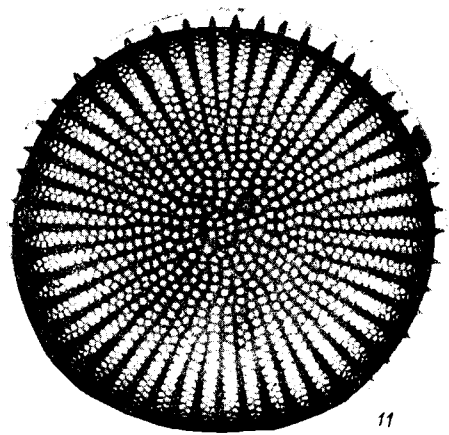


Рис. 40. Типичные для планктона Волги формы золотистых водорослей.

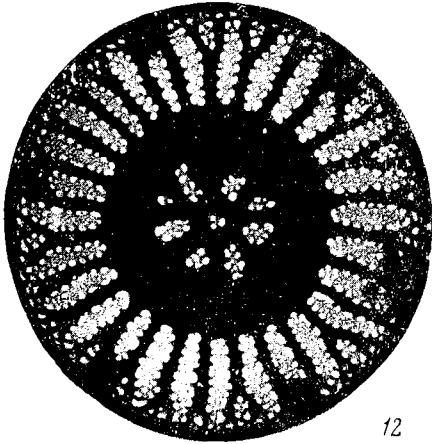
1 — *Synura uvella* Korsch., 2 — *S. spinosa* Korsch., 3 — *Chrysophaerelle brevispina* Korsch., 4 — *Synura petersenii* Korsch., 5 — *S. splendida* Korsch., 6 — *Mallomonas punctifera* Korsch., 7 — *M. crassiguata* (Asmund) Fott., 8 — *M. acaroides* Perty emend Fott., 9 — *M. tonsurata* Teiling. Масштаб 1 мкм.  
Фот. под электронным микроскопом И. М. Балонова.



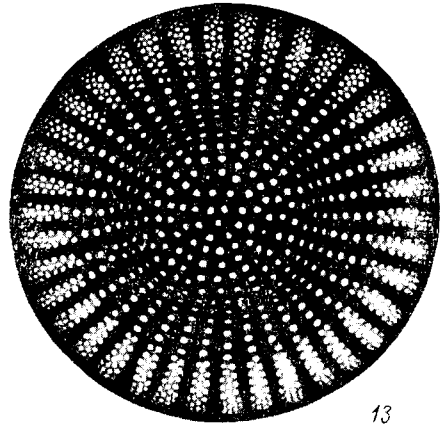
10



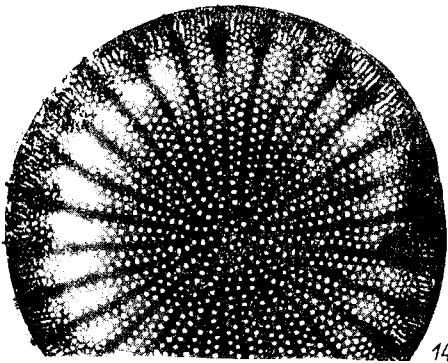
11



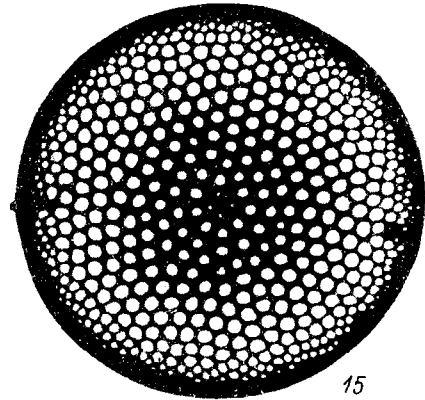
12



13



14



15

Рис. 41. Типичные для планктона Волги формы диатомовых водорослей

10 — *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. (= *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge), 11 — *S. involutus* Hohn et Hellerman, 12 — *Cyclotella pseudostelligera* Hust., 13 — *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., 14 — *S. tenuis* Hust., 15 — *Thalassiosira incerta* Makar. Масштаб: 10 — 1 мкм, 11 — 15 — 5 мкм. Фот. под электронным микроскопом С. И. Генкала.

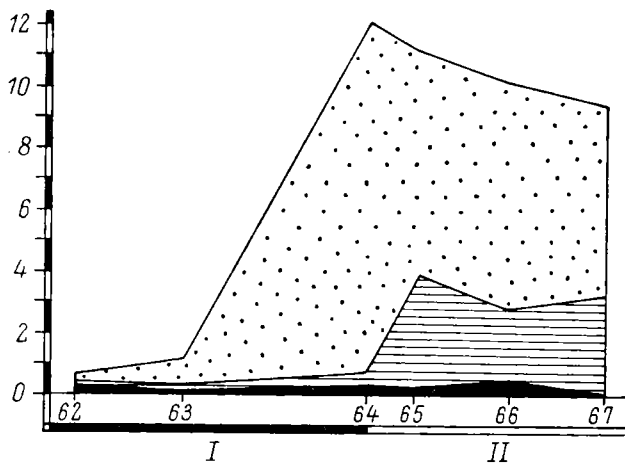


Рис. 45. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Участки: I — речной, II — озерный. Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

Особенно резко увеличилась биомасса фитопланктона в Волжском плесе — с 1.5 до 6.5 г/м<sup>3</sup>. Причем, если синезеленые водоросли в период максимального развития у Коприна (рис. 45, ст. 65) в 1953—1955 гг. составляли 0.2 г/м<sup>3</sup> или 13% общей биомассы, то сейчас они вызывают довольно сильное цветение воды (26 г/м<sup>3</sup>) — 95% общей биомассы фитопланктона.

В Волжском плесе по составу, биомассе и сезонной периодичности развития водорослей выделяются речной (от Угличской плотины до пос. Волга — рис. 45, ст. 62—64) и озерный (до шлюза у пос. Переборы — ст. 65—67) участки. Происходит полная трансформация фитопланктона Угличского водохранилища и становление нового, характеризующегося высокой численностью синезеленых и диатомовых водорослей (рис. 45), с преобладанием, особенно в озерном участке, некоторых видов, не свойственных этому водохранилищу. Комплекс доминантных видов речного участка составляют *Fragilaria capucina* (2.2 г/м<sup>3</sup>), *Melosira italica* subsp. *subarctica* (1.3), *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus* (1.2), озерного — *Melosira islandica* (26.4), *St. binderanus* (16.1), *Coelosphaerium dubium* (13.1), *Microcystis aeruginosa* f. *sphaerodictyoides* (20.7 г/м<sup>3</sup>).

#### ГОРЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В летнем распределении биомассы фитопланктона на этом участке Волги до образования водохранилища наблюдалась четко выраженная мозаичность. Наиболее бедным планктон Волги был выше впадения р. Шексны (4.7 г/м<sup>3</sup>). Ниже Рыбинска происходило его обогащение (11.00 г/м<sup>3</sup>), и этот уровень сохранялся до Ярославля. Вниз по течению биомасса планктона резко снижалась (2.8 г/м<sup>3</sup> у Которосли) и увеличивалась только после Кипешмы (19.6 г/м<sup>3</sup>).

Весь участок Волги от Кипешмы до Городца характеризовался высокой биомассой фитопланктона (9.7—17.4 г/м<sup>3</sup>), который по составу отличался от фитопланктона вышележащего участка. Комплекс доминировавших в 1935—1938 гг. видов состоял из *Melosira italica*, *M. granulata*, *Microcystis pulverea* f. *incerta*, *Anabaena spiroides* f. *crassa*, *Dictyosphaerium pulchellum* (Есырева, 1945).

Примечательно, что преобладавшие в реке виды синезеленых водорослей в современных условиях водохранилища встречаются единично. Установлено, что в первые два года после зарегулирования реки в составе доминирующих

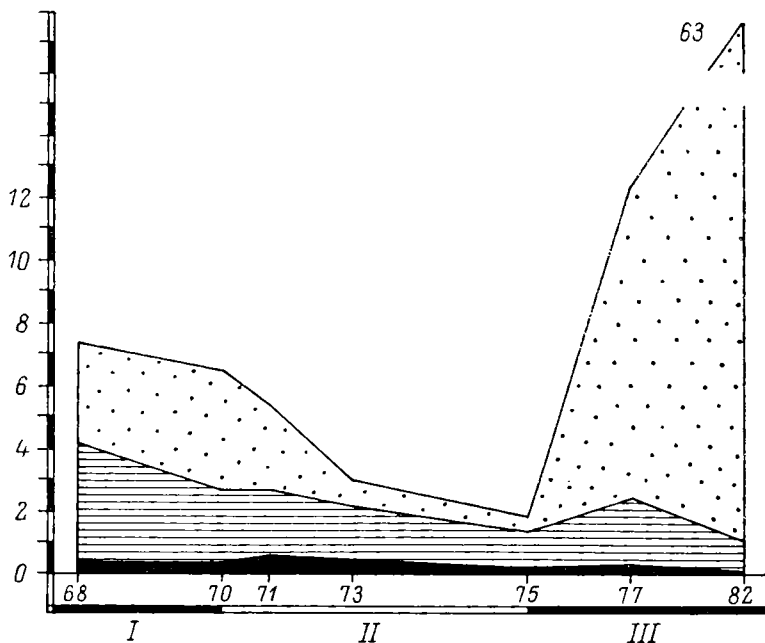


Рис. 46. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Горьковском водохранилище.

Участки: I — верхний, II — средний, III — нижний (предплотинный). Остальные обозначения те же, что на рис. 42.

видов произошли существенные изменения (Приймаченко, 1961, 1966а, 1966б). Среди синезеленых стали превалировать *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, а среди диатомей наряду с прежними доминантами (*Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*) стали в большем количестве развиваться *St. binderanus* (= *M. binderana*) и *St. astraea*. Из хлорококковых были обильны *Dictyosphaerium pulchellum* и *Coelastrum microporum*, из *Ulothrichales* с биомассой до  $2.4 \text{ г/м}^3$  развивались *Ulothrix tenuissima* и *U. aequalis*. При определении двух последних видов, по-видимому, произошла ошибка. По всей вероятности, в материале А. Д. Приймаченко встречалась диатомовая водоросль *St. subtilis* (v. Goor) A. Cl. (Кузьмин и др., 1970).

Биомасса фитопланктона в первый год существования водохранилища была низкой и составляла в среднем за вегетационный период  $0.72 \text{ г/м}^3$ , а на втором году она увеличилась до  $2.9 \text{ г/м}^3$ . В сезонном аспекте развитие водорослей было двувершинным: весенний пик развития диатомовых, летний — с участием диатомовых, зеленых и синезеленых.

Развитие всех групп фитопланктона (исключая эвгленовых) в водохранилище оказалось много слабее, чем в незарегулированной реке. Особенно резко снизилась роль синезеленых в фитоценозах летом (с 90 до 24%), при этом средняя для водохранилища биомасса фитопланктона в летний период даже на 2-м году его существования была почти в 2.5 раза ниже, чем в реке до зарегулирования ( $4.7$  и  $11.4 \text{ г/м}^3$  соответственно).

В современных условиях по продуктивности и структуре планктонных фитоценозов в водохранилище выделяются три участка: 1) верхний (от Рыбинска до Ярославля), находящийся под непосредственным влиянием транзитного планктона Рыбинского водохранилища; 2) средний (от Ярославля до Юрьевца), где происходит изменение фитопланктона Рыбинского водохранилища и формирование новых фитоценозов; 3) нижний (до плотины ГЭС), характеризующийся озерным режимом (рис. 46).

В сезонном аспекте развитие водорослей трехвершинное, однако высота пиков в зависимости от климатических условий года заметно меняется.

В 1970 г. наиболее богатым по биомассе был весенний планктон (28.3 г/м<sup>3</sup>), в 1972 г. — летний (34 г/м<sup>3</sup>).

Различно сезонное развитие водорослей и по участкам. В наиболее продуктивном 1972 г. в весенний сезон из Рыбинского водохранилища поступал очень богатый диатомовый планктон с биомассой 46 г/м<sup>3</sup>. За Ярославлем он резко беднел, и у Кинешмы его общая биомасса равнялась 1.7 г/м<sup>3</sup>. В озерном участке происходило нарастание биомассы, к плотине ГЭС она достигала 11.8 г/м<sup>3</sup>. Основным доминирующим видом фитопланктона весеннего сезона была *Melosira islandica*, биомасса которой в верхнем участке достигала 39.7 г/м<sup>3</sup>, в среднем 11.7, в нижнем 9.4 г/м<sup>3</sup>.

Иное распределение наблюдалось в летний сезон. Из Рыбинского водохранилища поступал не очень богатый фитопланктон (7.7 г/м<sup>3</sup>) с преобладанием синезеленых водорослей (6 г/м<sup>3</sup>). Интересно, что после Рыбинской плотины *Aphanizomenon flos-aquae* быстро выпадал из планктона, и уже к Ярославлю лидерство переходило к видам рода *Microcystis* (*M. pulvereae* f. *incerta* — 5 г/м<sup>3</sup>, *M. aeruginosa* f. *aeruginosa* — 3.3 г/м<sup>3</sup>). На среднем участке водохранилища (Ярославль—Кинешма) биомасса всех синезеленых водорослей снижалась, а диатомовых и зеленых — увеличивалась. Среди зеленых преобладали *Melosira italica* и *Dictyosphaerium pulhellum*. В конце участка, на траверзе устья р. Елнать, вновь наблюдалось увеличение развития синезеленых *Coelosphaerium dubium*, *A. flos-aquae* и *M. aeruginosa*. В нижнем озеровидном участке диатомовые и зеленые водоросли почти исчезали из планктона, уступая мощнейшему развитию представителей рода *Microcystis*.

В 1972 г. в связи с исключительно теплой погодой до поздней осени в планктоне продолжали вегетировать синезеленые водоросли (*Coelosphaerium dubium*, *Microcystis pulvereae*), которые даже в октябре в верхнем и нижнем участках преобладали над диатомовыми. И только в конце вегетационного периода (ноябрь) по всему водохранилищу стали превалировать диатомовые водоросли (*Stephano discus binderanus*, *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, *Fragilaria capucina*).

При сопоставлении данных за 1969—1972 гг. с результатами предыдущих исследований развития фитопланктона в поверхностном горизонте в летний период видно, что продуктивность водохранилища на современном этапе возросла (в 1936 г. 11.4, в 1957-м 4.7, в 1972 г. 34 г/м<sup>3</sup>). Не менее отчетливо это проявляется и при сопоставлении осредненных за вегетационный сезон данных по средневзвешенной биомассе (в 1956 г. 0.7, в 1957-м 2.9, в 1970-м 8.0, в 1972 г. 11.7 г/м<sup>3</sup>).

#### ВОЛГА НА УЧАСТКЕ СТРОЯЩЕГОСЯ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение фитопланктона этого участка Волги проводилось Р. М. Павлиновой (1930) и В. И. Есыревой (1931, 1935, 1945). В дальнейшем А. Д. Приймаченко (1965, 1966а, 1966б) отметила изменения, происшедшие в фитопланктоне реки после сооружения Горьковского водохранилища. В последние годы появились работы, посвященные детальному исследованию флоры водорослей, распределению биомассы (Есырева и др., 1968а, 1968б, 1973; Кузьмин, 1974) и прогнозированию альгологического режима будущего Чебоксарского водохранилища (Кузьмин, Охалкин, 1975).

Трасса строящегося Чебоксарского водохранилища по видовому составу фитопланктона и распределению его биомассы разделяется на два основных участка: верхний (от плотины Горьковской ГЭС до устья р. Оки) и нижний (от р. Оки до Чебоксар).

Верхний участок до образования Горьковского водохранилища, по данным Р. М. Павлиновой (1930), характеризовался преимущественным развитием диатомовых (*Melosira italica*, *M. granulata*, *M. distans*, *Asterionella formosa*, *A. gracillima*), которым сопутствовали эвгленовые (в основном виды рода *Trachelomonas*) и зеленые водоросли (*Pediastrum*, *Dictyosphaerium*,

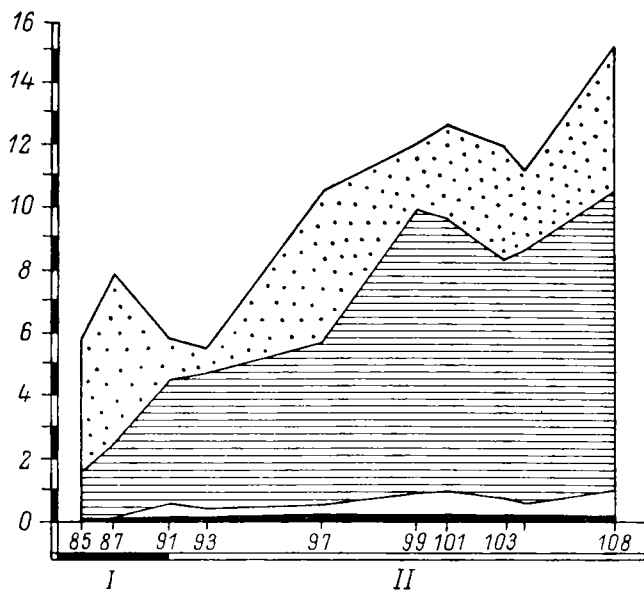


Рис. 47. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона на участке строящегося Чебоксарского водохранилища.

Участки: I — верхний, II — нижний. Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

*Ankistrodesmus*, *Crucigenia*, *Coelostrum*). Синезеленые развивались весьма слабо. Из них только виды рода *Anabaena* встречались чаще. Общая биомасса фитопланктона также была невелика и в среднем за вегетационный период 1926 г. составляла  $0.7 \text{ г/м}^3$ , а в августе 1927 г.  $1.0 \text{ г/м}^3$ .

Исследования В. И. Есыревой (1945), проведенные после ввода в строй Балахнинского бумажного комбината, показали, что продуктивность этого участка по крайней мере в летний период резко возросла. Так, в августе 1935 г. максимальная биомасса фитопланктона на некоторых станциях достигала  $3.3 \text{ г/м}^3$ , в июле 1936 г.  $19.6$ , в июле 1937 г.  $16.4 \text{ г/м}^3$ . При этом отмечались обильное развитие *Melosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus* и возросшая роль в планктоне (до 62%) синезеленых водорослей (*Microcystis pulverea* f. *incerta*, *Coelosphaerium kuetzingianum*, виды рода *Anabaena*). Общая биомасса фитопланктона к устью р. Оки существенно снижается.

После образования Горьковского водохранилища структура фитопланктона нижележащего участка реки изменилась. В течение всего вегетационного периода в планктоне стали преобладать диатомовые водоросли, биомасса которых даже в летний сезон не опускалась ниже 65% от общей, а среди синезеленых произошла перегруппировка доминантных видов: на первое место вышли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium*. Разнообразие и обилие зеленых водорослей увеличились, а эвгленовые почти выпали из планктона.

В 1969—1972 гг. в планктоне практически развивались только две группы водорослей — диатомовые и синезеленые, причем их состав и обилие до г. Балахны (рис. 47, ст. 87) определялись попусками воды из Горьковского водохранилища (Кузьмин, 1974; Кузьмин, Охалкин, 1975). В районе Балахны обилие планктона возрастает, особенно интенсивно развиваются синезеленые, которые, однако, к устью Оки быстро выпадают из планктона. Состав доминирующих синезеленых водорослей в сравнении с 1956—1957 гг. не изменился, а среди преобладающих видов диатомовых появились новые, ранее здесь не отмечавшиеся: *Stephanodiscus subtilis*, *St. tenuis*, *St. hantzschii* v. *pusillus*.



Участок Волги от устья Оки до Чебоксар находится под большим влиянием как самой Оки, так и более мелких притоков (рр. Керженец, Сура, Ветлуга и др.), обогащающих Волгу биогенными соединениями. Впервые Р. М. Павлиновой (1930) на этом участке была подмечена неоднородность планктона вдоль левого и правого берегов Волги.

В 1926—1927 гг. фитопланктон Волги и Оки не смешивался до г. Васильсурска. В целом за вегетационный период оба потока характеризовались преимущественным развитием диатомовых водорослей, которым сопутствовали эвгленовые и зеленые, причем обилие всех групп фитопланктона вдоль правого берега (окский поток) было выше. Помимо этого, для окского потока характерно и большее видовое разнообразие хлорококковых и диатомовых водорослей. Из последних наиболее показательным являлся *Stephanodiscus hantzschii*, отсутствовавший в волжском потоке.

Биомасса фитопланктона, по данным Р. М. Павлиновой (1930), была невысокой (1—2 г/м<sup>3</sup>) и имела тенденцию к повышению вниз по реке (до 3.2 г/м<sup>3</sup> у Васильсурска). А. Д. Приймаченко (1959б) в августе 1957 г. также отмечалось увеличение биомассы фитопланктона с 4.8 выше Оки до 18.6 г/м<sup>3</sup> у Чебоксар. Существенное увеличение продуктивности водорослей имело место в зоне смешения вод притоков с волжской водой.

Фитопланктон этого участка на современном этапе исключительно разнообразен. Зарегистрировано 329 планктонных и литоральных видов, из которых 175 принадлежат зеленым, 70 — диатомовым, 36 — синезеленым водорослям.

В составе и соотношении преобладающих видов фитопланктона произошли некоторые изменения, более существенные из которых наблюдались среди диатомовых водорослей. Ценозообразующая роль в планктоне видов рода *Stephanodiscus* стала выше, чем *Melosira*. Наряду с *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus*, *St. binderanus*, *St. astraea* et *formae* интенсивно развивались *St. subtilis* (5.7 г/м<sup>3</sup>) и *St. tenuis* (11.8 г/м<sup>3</sup>).

Эвгленовые водоросли стали малочисленнее (отмечались спорадически), зато количество пиррофитовых (в основном видов рода *Cryptomonas*) заметно увеличилось. Роль зеленых возросла по сравнению с 1926—1927 и 1956—1957 гг., особенно вдоль правого берега по окскому потоку. Синезеленые в планктоне встречались чаще, что безусловно связано с усилившимся цветением воды в Горьковском водохранилище.

С 1969 по 1972 г. комплекс доминировавших видов не оставался постоянным. Наибольшей биомассы в разные годы достигали *Coelosphaerium dubium* (28.6 г/м<sup>3</sup>), *Microcystis aeruginosa* (9.6), *Aphanizomenon flos-aquae* (5.6), *M. pulverea* (3.7) и *Coelosphaerium kuetzingianum* (2.8 г/м<sup>3</sup>).

Распределение фитопланктона на участке от р. Оки до Чебоксар необыкновенно пятнистое, рядом расположенные станции различались по биомассе в 9 раз. Такая мозаичность связана с мощной вспышкой развития водорослей в зоне смешения водных масс различного генезиса: окской с волжской и их вод с притоками. В целом же для участка характерно нарастание биомассы к Чебоксарам (рис. 47).

Биомасса фитопланктона всего участка в сравнении с наблюдавшейся в предыдущие годы несколько увеличилась. В среднем за 1969—1971 гг. она достигала 10 г/м<sup>3</sup>, а в более теплый 1972 г. — 11.5 г/м<sup>3</sup>. Предельная из зарегистрированных биомасса для диатомовых составляла 57.1 г/м<sup>3</sup>, для синезеленых — 18.9, для зеленых — 2.5 г/м<sup>3</sup>.

#### КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Гидробиологические исследования фитопланктона реки до образования водохранилища не проводились. Некоторые флористические сведения содержатся в работах И. А. Киселева (1948) и А. Д. Приймаченко (1959б).

По данным А. А. Кузнецовой (1957, 1961), проводившей наблюдения у г. Куйбышева (несколько ниже рассматриваемого нами участка), в течение

всего вегетационного периода доминировали диатомовые водоросли, составлявшие около 95% биомассы. Биомасса фитопланктона с августа 1951 г. по июль 1954 г. равнялась в среднем 7.9, за вегетационный период 10.4 г/м<sup>3</sup>.

В первые годы после образования водохранилища его фитопланктон всесторонне изучался Л. М. Мороховец (1959), А. Д. Приймаченко (1959, 1960, 1966а, 1966б), В. Г. Стройкиной (1960, 1963), А. И. Кузьмичевым и В. Г. Стройкиной (1964, 1965), И. Л. Пыриной (1966). В составе фитопланктона зарегистрировано 220 таксонов с характерным преобладанием зеленых водорослей (110) над диатомовыми (50) и синезелеными (28) (Стройкина, 1963).

Сезонная периодичность развития водорослей была та же, что во всей Волге. Весной и осенью вегетировали диатомовые с преобладанием *Melosira italica* v. *italica* et v. *tenuissima*, *M. granulata*, *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus astraea*. В конце весеннего сезона активно вступали в вегетацию зеленые водоросли *Dictyosphaerium pulchellum*, *Pediastrum duplex*, *Coelastrum microporum*, *Ankistrodesmus angustus*. Они же преобладали над другими зелеными в летнем и раннеосеннем планктоне и существенно не менялись в период 1956—1959 гг.

Что касается комплекса синезеленых в летний сезон, то в первый год после зарегулирования он был таким же, как в реке, т. е. по всей акватории преобладали *Microcystis aeruginosa* в сопровождении *Aphanizomenon flos-aquae* и видов рода *Anabaena*, а на втором году лидерство полностью перешло к *Aphanizomenon flos-aquae*.

В работах Л. В. Мороховец (1959) и И. Л. Пыриной (1966) приведена средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в основных плесах водохранилища. С учетом этих данных картина формирования фитопланктона выглядит следующим образом.

В первый год после образования водохранилища более богатым был речной участок (от Чебоксар до устья р. Камы), где в течение всего вегетационного периода преобладали диатомовые водоросли (5.6 г/м<sup>3</sup> — среднее за май—октябрь), составлявшие более 90% биомассы. В озерной части фитопланктон был беден (1.5 г/м<sup>3</sup>), а перед самой плотиной биомасса его возрастала до 44.3 г/м<sup>3</sup> за счет мощного развития синезеленых водорослей, достигавших в августе в поверхностном горизонте некоторых станций 96 г/м<sup>3</sup>.

Среднесвзвешенная по длине водохранилища биомасса составляла за вегетационный период 1956 г. 8.0 г/м<sup>3</sup>, т. е. в сравнении с таковой в незарегулированной реке (10.4 г/м<sup>3</sup>) стала несколько ниже. В последующие годы, по данным А. Д. Приймаченко и В. Г. Стройкиной, интенсивность цветения воды синезелеными уменьшилась. Подтверждением этому служат приводимые И. Л. Пыриной средние данные для вегетационного периода 1958 г. — 1.5 г/м<sup>3</sup>.

Общее разнообразие и соотношение основных групп фитопланктона мало изменились за прошедшие годы, как и ядро преобладающих видов. Однако появились новые формы, ранее не отмечавшиеся или встречавшиеся единично: *Melosira islandica* (12.9 г/м<sup>3</sup>), *Stephanodiscus tenuis* (4.9), *M. ambigua* (3.5), *St. subtilis* (2.5), *Cryptomonas ovata* (1.7), *Ceratium hirundinella* (0.9 г/м<sup>3</sup>). Помимо этого, в целом по акватории водохранилища вновь возросла роль *Microcystis aeruginosa*, который достигал большей биомассы, чем *Aphanizomenon flos-aquae* (14.6 и 8.2 г/м<sup>3</sup> соответственно), и вегетировал дольше.

В распределении средней за вегетационный период биомассы фитопланктона по водохранилищу в сравнении с первыми годами его существования также нет отличий. Как и в первые годы, наиболее богатый планктон с наибольшим содержанием синезеленых развивался в речной части водохранилища (рис. 48, ст. 109—112). В озерном участке он был беднее и только у плотины (Березовский створ, ст. 119—121) биомасса увеличивалась за счет летних цветений синезелеными.

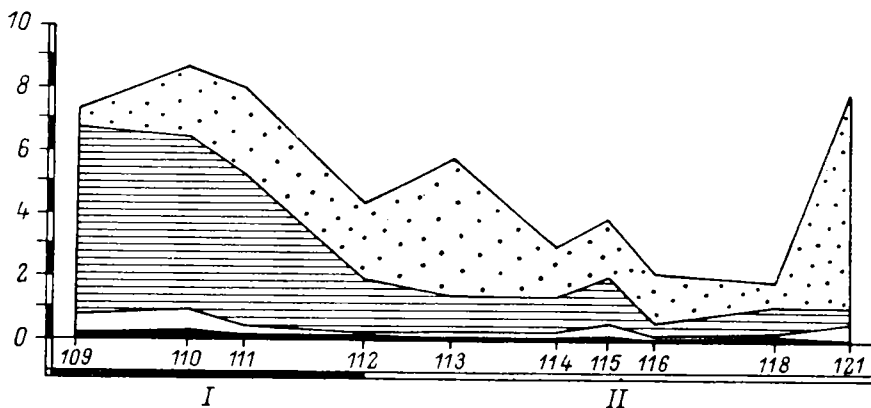


Рис. 48. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Куйбышевском водохранилище.

Участки: I — речной, II — озерный. Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

В силу особенностей распределения господствующих ветров левобережная часть водохранилища по камскому потоку и в настоящее время богаче синезелеными. Сама же Кама приносит диатомовый планктон с высоким видовым разнообразием и невысоким обилием. Влияние Камы вдоль левого берега прослеживается вплоть до плотины, иллюстрацией чему служит распределение *Thalassiosira incerta* — вида, характерного лишь для камского потока (Макарова и др., 1976).

В зависимости от климатических условий года меняется интенсивность развития водорослей, особенно синезеленых, зеленых и пиррофитовых. Диатомовые водоросли, обитающие в водохранилище, индифферентны к колебаниям температур в пределах, присущих данной климатической области. Биомасса диатомовых в среднем за вегетационный сезон в холодном 1970 г. и сухом и теплом 1972-м была одного порядка — 2.2—2.9 г/м<sup>3</sup>. Биомасса синезеленых в 1972 г. увеличилась в 6 раз (0.3—1.8 г/м<sup>3</sup>), зеленых — в 3 раза (0.1—0.3), пиррофитовых — уменьшилась (0.3—0.2 г/м<sup>3</sup>).

Общая биомасса фитопланктона Куйбышевского водохранилища в 1970 г. составляла 2.8, в 1972-м 5.2 г/м<sup>3</sup>, т. е. значительно превышала биомассу фитопланктона в 1958 г. — 1.5 г/м<sup>3</sup>.

#### САРАТОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Фитопланктону Волги у Саратова посвящена обширная флористическая литература, однако в ней отсутствуют данные по биомассе водорослей. В общих чертах планктон Волги в 1900 годах характеризовался видовым преобладанием зеленых над диатомовыми и обилием эвгленовых, пиррофитовых и золотистых водорослей. Однако, по визуальной оценке, численно преобладали диатомеи с доминантами *Melosira italica*, *M. granulata*, *M. distans*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Asterionella gracillima*, *A. formosa*. Синезеленые развивались менее интенсивно, но в устьях подпертых рек и в заливах вызвали небольшое цветение воды (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, виды рода *Anabaena*). Значительно обильнее, чем синезеленые, в русле Волги развивались зеленые водоросли: *Volvox*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Chlamydomonas*, *Pediastrum*, *Scenedesmus* (Болохонцев, 1902, 1903; Шутов, 1922).

По данным И. А. Киселева (1948), в 1939—1940 гг. эти виды были также обильны, но к ним добавились *Gloeocapsa limnetica*, *Microcystis pulverea*, *Dictyosphaerium pulchellum*.

После образования Куйбышевского водохранилища на участке незарегулированной реки вплоть до Волгограда существенных изменений в со-

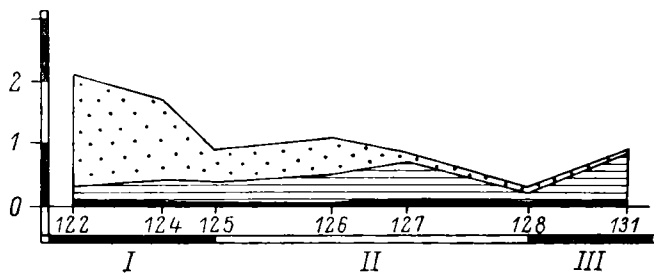


Рис. 49. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Саратовском водохранилище.

Участки: I — верхний, II — средний, III — нижний (предплотинный). Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

стве превалирующих видов не произошло (Приймаченко, 1966а, 1966б; Стройкина, 1962). К ним только прибавились *Stephanodiscus astraea* и *Cyclotella meneghiniana*. По-прежнему в планктоне преобладали диатомовые водоросли в сопровождении зеленых, и лишь в летний сезон сильно сказывалось влияние Куйбышевского водохранилища, из которого поступали синезеленые водоросли. Несмотря на это, общая биомасса фитопланктона у г. Куйбышева не превышала  $1 \text{ г/м}^3$ , в то время как в 1951—1954 гг. она достигала  $10.4 \text{ г/м}^3$  (Кузнецова, 1961).

Для фитопланктона Саратовского водохранилища характерно численное преобладание диатомовых водорослей над синезелеными не только в среднем за вегетационный период, но и в августе, когда наиболее интенсивно развиваются синезеленые. Однако климатические особенности года могут существенно изменять картину, что наблюдалось в 1972 г., когда весь каскад водохранилищ был охвачен мощным цветением воды синезелеными, время вегетации которых из-за аномально теплой осени растянулось на весь сентябрь (рис. 49). Обычно же диатомовые дают два пика развития (весенний и летний), высота и соотношение которых зависят от водности года и связанной с ней проточности водоема (Кузьмин, 1974).

По данным Н. А. Герасимовой (1973), биомасса фитопланктона Саратовского водохранилища от первого к четвертому году после его наполнения увеличивалась. В первые годы средняя за вегетационный период биомасса не превышала  $0.9 \text{ г/м}^3$ , а в 1972 г. она равнялась  $1.3 \text{ г/м}^3$ . Это отличие существенное, если учесть, что Саратовское водохранилище по фитопланктону беднейшее в каскаде.

Помимо некоторого возрастания продуктивности в ходе экологической сукцессии молодого водохранилища, в нем менялся и видовой состав. Вызывает особый интерес смена доминантных видов диатомовых водорослей, которые в порядке убывания обилия располагались следующим образом: *Stephanodiscus subtilis*, *Melosira islandica*, *M. granulata*, *M. italica*, *M. ambigua*, *St. astraea*, *St. hantzschii* v. *pusillus*. Среди синезеленых, особенно в 1972 г., большего обилия, нежели *Aphanizomenon flos-aquae*, достигал *Microcystis aeruginosa* (до  $8 \text{ г/м}^3$ ).

#### ВОЛГОГРАДСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Согласно данным А. Д. Приймаченко (1959б, 1966а, 1966б), до образования водохранилища видовой состав фитопланктона был таким же, как в вышележащем участке реки. По мере удаления от Куйбышевского водохранилища восстанавливался речной комплекс и увеличивалось видовое разнообразие. Параллельно шло нарастание биомассы, которая к Волгограду увеличивалась в 4—7 раз и достигала  $7 \text{ г/м}^3$ .

После образования водохранилища уже на первых этапах формирования отмечено появление новых видов, особенно из родов *Anabaena*, *Oscillatoria*,

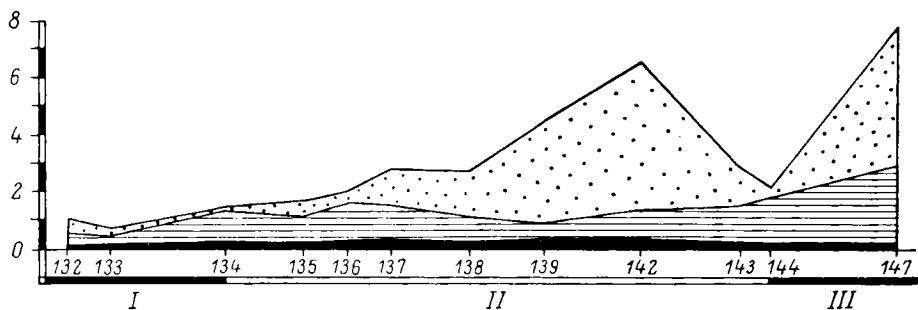


Рис. 50. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в Волгоградском водохранилище.

Участки: I — верхний, II — средний, III — нижний (предплотинный). Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

*Spirulina*. Наряду с этим сильно снизилось разнообразие золотистых, эвгленовых, желтозеленых, пиррофитовых и зеленых водорослей (Климова, 1964, 1966).

С 1963 по 1966 г. наблюдалось снижение видового разнообразия основных отделов водорослей, планктон по составу приближался к речному. Однако от последнего по распределению биомассы он резко отличался. Если в реке биомасса фитопланктона к Волгограду нарастала, то в условиях водохранилища происходило обеднение планктона почти в 3 раза — с 2.91 до 1.0 г/м<sup>3</sup> (Далечина, 1971а).

После создания Саратовского водохранилища такой закономерности в распределении биомассы не наблюдалось. Биомасса фитопланктона нарастает к плотине с характерным снижением у Приморска (рис. 50, ст. 144). Диатомовые по-прежнему дают два пика, приходящихся на май, период обильного развития *Melosira islandica*, *Stephanodiscus astraea*, *M. italica*, и июль, когда доминируют *St. subtilis* и *M. granulata*.

Синезеленые наиболее многочисленны в августе, причем в верховье водохранилища (рис. 50, ст. 132—135) и перед плотиной (ст. 145—147) доминирует *Microcystis aeruginosa*, а в средней части водохранилища — *Aphanizomenon flos-aquae*. Осенью происходит снижение биомассы сначала резкое за счет выпадения синезеленых, а затем плавное по мере угасания развития диатомей (Кузьмин, 1974).

Продуктивность Волгоградского водохранилища по фитопланктону стабилизировалась еще до образования Саратовского водохранилища, и средние за вегетационный сезон величины биомассы изменялись по годам не более чем в 2 раза (1.3—2.5 г/м<sup>3</sup>). В последующие за образованием Саратовского водохранилища годы в структуре планктонных фитоценозов наблюдались изменения, которые выражались в нарастании биомассы к плотине, в формировании типичных лимнофильных комплексов и в значительных колебаниях обилия фитопланктона по годам (в 1970 г. 0.3, в 1972-м 3.1 г/м<sup>3</sup>). Помимо этого, Волгоградское водохранилище на современном этапе отличается от других водохранилищ каскада и самым низким видовым разнообразием — 155 таксонов. Особенно мало нами найдено планктонных видов среди зеленых (67) и синезеленых водорослей (17 таксонов).

#### НИЗОВЬЕ ВОЛГИ

Литература, посвященная фитопланктону нижнего незарегулированного течения Волги и ее дельты, обширна. Ретроспективная оценка и обобщение опубликованных данных сделаны Л. Н. Волошко (1971, 1972). После ревизии флористических списков и устранения синонимии оказалось, что до зарегулирования Волги в ее нижнем течении и в водоемах дельты встречалось

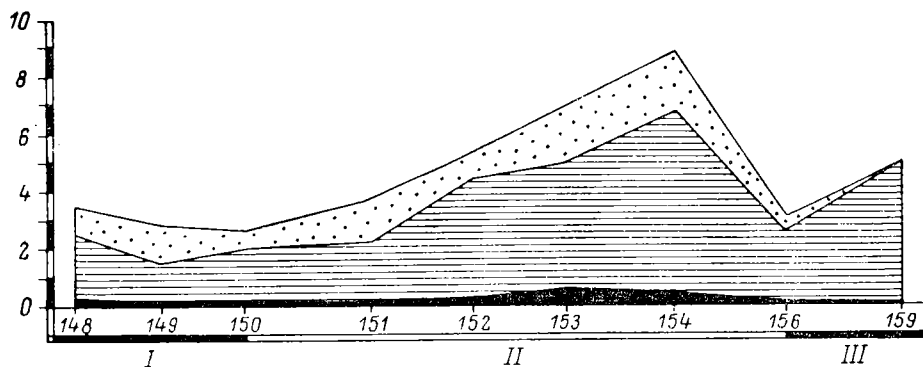


Рис. 51. Распределение средней за вегетационный период 1972 г. биомассы фитопланктона в низовье Волги.

Участки: I — верхний, II — средний, III — нижний (дельтовый). Остальные обозначения те же, что и на рис. 42.

358 действительных таксонов водорослей, включая бентосные формы. По видовому составу разнообразнее диатомовые (166 таксонов), немногим меньше (144 таксона) встречалось зеленых водорослей, крайне мало было найдено синезеленых — 26 таксонов (7%).

Л. Н. Волошко зарегистрировано 287 таксонов, причем 151 вид и разновидность приводятся для низовья Волги впервые. Это говорит о том, что после завершения строительства всех водохранилищ каскада структура водорослевых ценозов претерпела кардинальную перестройку.

В низовье Волги найдено 179 планктонных видов, из которых 79 относятся к зеленым (69 — хлорококковые), 58 — к диатомовым, 17 — к синезеленым. Состав синезеленых водорослей сходен с таковым Волгоградского водохранилища, а видов зеленых и диатомовых водорослей найдено больше. Причем увеличение видового разнообразия начинало ощутимо сказываться только ниже Ветлянки (рис. 51, ст. 152).

В незарегулированной части Волги, как и в большинстве волжских водохранилищ, в среднем за вегетационный сезон в планктоне преобладают диатомовые водоросли, однако их весеннее развитие начинается раньше, и максимальная биомасса обычно регистрируется в первой половине мая (6.3 г/м<sup>3</sup> в среднем для участка). В июне их количество несколько снижается, но в июле возрастает и остается довольно высоким на протяжении всего лета (в 1969 г. 2.4, в 1972-м 3.8 г/м<sup>3</sup>). Осеннего пика развития, как правило, не наблюдается.

Доминантом весеннего планктона обычно является *Melosira islandica*, биомасса которой в некоторые годы достигает 10 г/м<sup>3</sup>. Состав и соотношение сопутствующих видов изменяется по годам. Из них ежегодно в значительных количествах развиваются *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus*, *St. tenuis*, *St. astraea* v. *minutulus*, *St. sublilis*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*. Они же обильно встречаются и в летний сезон, но основной фон создает *Melosira italica* (до 11 г/м<sup>3</sup>). Осенью (октябрь) интенсивность развития диатомовых резко снижается. Комплекс преобладающих видов в это время составляет *M. islandica* (0.4 г/м<sup>3</sup>), *Thalassiosira incerta* (0.3), *Stephanodiscus astraea* (0.3 г/м<sup>3</sup>).

Сезонное развитие зеленых и синезеленых водорослей сходно. Представители обоих отделов появляются еще ранней весной, но максимального обилия достигают только в августе, причем наиболее интенсивное их развитие наблюдается на участке Еногаевка—Замьяны (рис. 51, ст. 153—154). Среди зеленых водорослей только *Pandorina morum* достигает значительной биомассы (1.3 г/м<sup>3</sup>), сопутствующие же ей виды (*Eudorina elegans*, *Pediastrum duplex*, *Actinastrum hantzschii*, *Coelostrum microporum*, *Dictiosphaerium pulchellum*) малочисленны. Среди синезеленых водорослей по всей незарегули-

рованной Волге безраздельно господствует *Microcystis aeruginosa* f. *aeruginosa* с биомассой до 5.2 г/м<sup>3</sup>. Биомасса *Aphanizomenon flos-aquae* по руслу Волги обычно не превышает 0.4 г/м<sup>3</sup>, а в некоторых рукавах дельты увеличивается до 0.9—1.2 г/м<sup>3</sup>.

В распределении фитопланктона от Волгоградской плотины (ст. 148) до с. Оля (96 км ниже Астрахани) наблюдается следующая закономерность. Поступающий из Волгоградского водохранилища фитопланктон довольно быстро трансформируется. От Черного Яра (ст. 151) его биомасса и видовое разнообразие увеличиваются, достигая максимума у Замьян (ст. 154). К Астрахани планктон беднеет, но ниже города его биомасса возрастает и у с. Оля достигает 5.03 г/м<sup>3</sup> в среднем за вегетационный сезон.

#### ДЕЛЬТА

Дельтовый участок Волги достаточно подробно обследован Л. Н. Волошко (1971, 1972). Ею показано, что видовое разнообразие водорослей в протоках и в авандельте существенно снижается. Так, если в основном рукаве Волги (Астрахань—Оля) зарегистрировано 129 таксонов, то в протоках Бузан, Иголкинский и Карайский — 101, а в районе авандельты, на выходе этих проток, — только 72 вида, причем 38 из них относятся к диатомовым. Это в основном представители дна и обрастаний, так как район авандельты мелководен (0.5—3 м) с высокой скоростью течения (1.2 м/с).

Доминирующие виды всего дельтового участка те же, что и в основном русле Волги выше дельты. Сходно протекает и сезонная динамика развития фитопланктона, однако продуктивность его значительно ниже и составляет в среднем за вегетационный период в протоках 0.8, а в районе авандельты 0.4 г/м<sup>3</sup>.

Фитопланктон Волги в начале XX в. был среднепродуктивным (биомасса 1—2 г/м<sup>3</sup>) и только на некоторых участках развивался обильнее (до 3.5 г/м<sup>3</sup>). По мере развития промышленности, увеличения численности населения, интенсификации сельского хозяйства усиливалось антропогенное влияние реки, что способствовало более обильному развитию водорослей. Так, биомасса фитопланктона Средней Волги в 1935—1937 гг. увеличилась в сравнении с 1926—1927 гг. в летний сезон почти в 10 раз.

Зарегулирование реки и перераспределение стока коренным образом изменили планктонные фитоценозы, отбросив их на ювенильную сукцессионную стадию развития. Регенерация биогенных элементов из затопленной растительности, выщелачивание почв, разнообразие биотопов и экологических ниш способствовали бурному развитию фитопланктона. В зависимости от географического положения водохранилищ максимальные биомассы водорослей планктона отмечались на 1—2-м году (южные водохранилища) или на 3—4-м (северные). К 5—7-му году планктонные фитоценозы во всех водохранилищах полностью сформировались и сообщество перешло в климаксную фазу развития. Прекратилась гиперпродукция синезеленых водорослей в летний сезон, уменьшились заросли нитчаток в литоральной зоне, улучшилось санитарное состояние водоемов.

В современных условиях по обилию фитопланктона выделяются строящееся Чебоксарское водохранилище, Горьковское, Верхневолжское и Ивановское, которые можно отнести к мезотрофно-эвтрофному типу, остальные, исключая олиготрофное Саратовское, — к мезотрофному (табл. 60).

Во всех водохранилищах основу биомассы водорослей в среднем за вегетационный период создают диатомовые, а в летний сезон — синезеленые. Лишь в Ивановском водохранилище и на двух незарегулированных участках (трасса строящегося Чебоксарского водохранилища и низовье Волги) в течение всего вегетационного периода преобладают диатомовые.

Анализ структуры планктонных фитоценозов каскада волжских водохранилищ показывает, что на современном этапе их существования резко возросли видовое разнообразие и обилие хлорококковых водорослей, требующих для своего развития повышенного содержания соединений азота.

Таблица 60

СРЕДНЯЯ ЗА ВРЕМЯ НАБЛЮДЕНИЙ БИОМАССА  
ФИТОПЛАНКТОНА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЦ, г/м<sup>3</sup>

	Годы исследований	Синезеленые	Диатомовые	Общая биомасса
Верхневолжское	1964, 1966	3.2	4.2	8.1
Иваньковское	1958, 1970, 1972, 1975	1.1	3.5	5.9
Угличское	1970, 1972, 1975	0.7	2.0	3.7
Рыбинское	1969—1975	0.5	1.5	2.2
Горьковское	1969, 1970, 1972, 1975	3.7	4.4	8.4
Чебоксарское (строящееся)	1969—1972, 1975	1.2	9.8	11.7
Куйбышевское	1969, 1970, 1972, 1975	1.1	2.1	3.7
Саратовское	1969, 1970, 1972, 1975	0.4	0.5	1.0
Волгоградское	1969, 1970, 1972, 1975	0.6	0.9	1.9
Низовье Волги	1969, 1970, 1972, 1975	0.5	3.6	4.3

Преобладавшие ранее азотфиксирующие виды синезеленых водорослей (*Anabaena*, *Aphanizomenon*) становятся менее обильными и замещаются *Microcystis aeruginosa*, что указывает на увеличение концентрации аммонийного азота и легкоусвояемого органического вещества. Обильные в прошлом олигомезотрофные виды (*Asterionella*, *Fragilaria*, *Tabellaria* и др.) в настоящее время не входят в число преобладающих. Намечается и тенденция перехода лидерства в планктоне от видов рода *Melosira* к видам *Stephanodiscus*, которые являются индикаторами эвтрофии. Помимо этого, в планктоне стали преобладать мелкоклеточные особи, имеющие селективное преимущество перед крупноклеточными.

Все это указывает на то, что экосистема Волги вышла из стадии относительного равновесия и вступила в фазу экзогенной сукцессии.

В современных условиях интенсификации сельского хозяйства и его химизации (особенно нечерноземной полосы) планктонное сообщество водорослей будет отброшено на ювениальную стадию развития, что может привести в ближайшие годы к гиперпродукции не только синезеленых водорослей в летний сезон, но и диатомовых в весенний.

#### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА САПРОБНОСТИ КАСКАДА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЦ ПО ВИДОВОМУ СОСТАВУ И ЧИСЛЕННОСТИ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА

Один из наиболее разработанных методов оценки качества воды водоемов и водотоков по биологическим показателям — их оценка по сапробным комплексам организмов. Детальная характеристика сапробности позволяет оценить степень антропогенного воздействия на экосистему водоема и предсказать пути изменения биоценозов. Несмотря на некоторые недостатки, биологический анализ — один из основных способов определения качества воды различных источников водоснабжения (Макрушин, 1974).

В литературе имеются только фрагментарные сведения о развитии отдельных видов-индикаторов (Далечина, 1973; Есырева и др., 1973). В последние годы проведено детальное обследование волжских водохранилищ Институтом биологии внутренних вод АН СССР. Материал собирался и обрабатывался по методике, описанной Г. В. Кузьминым (1975). Для оценки сапробности производился подсчет сапробиологических индексов по методу Пантле и Бука в модификации Сладечека (Pantle, Buck, 1955; Sládeček, 1973) с применением новейших списков показателей сапробности (Унифицированные методы исследования качества воды, 1975).

До образования каскада водохранилищ в период минимального антропогенного воздействия Волга была практически чистой рекой, что отмеча-



лось всеми исследователями. Так, С. Н. Строганов и Н. Г. Захаров (1927), исследуя качество воды водоемов Верхней Волги в связи с вопросом о выборе источника водоснабжения Москвы, на основании гидробиологических данных, полученных в 1914—1915 гг., пришли к заключению, что Волга на участке от Твери (ныне Калинин) до Савелова, а также Верхневолжское и Вышневолоцкое водохранилища, оз. Селигер и некоторые притоки Волги могут быть отнесены к олигосапробной зоне. Заметные загрязнения отмечались только в районе Ржева и ниже Твери, к устью р. Шоши они исчезали.

После заполнения Ивановского водохранилища сапробное состояние его вод в сравнении с Волгой до зарегулирования немного ухудшилось (Неизвестнова-Жакина, 1941; Девяткин, и др., 1976), но тем не менее по планктону водохранилище характеризовалось как  $\beta$ -олигомезосапробный водоем. Повышенные концентрации органических соединений, выявляемые по численному развитию индикаторов сапробности, отмечались только у г. Калинина, а также вблизи некоторых населенных пунктов, но загрязнения локализовались главным образом у берегов.

Оценка сапробности воды Средней Волги была проведена в 1926—1927 гг. Р. М. Павлиновой (1930). По ее данным, весь участок Волги от Городца до Собчинского затона относился к олигосапробной зоне, и только в районе Балахны, Сормова и Нижнего Новгорода (ныне Горький), а также вблизи пристаней от Нижнего Новгорода до Васильсурска встречались  $\alpha$ -мезосапробные виды. Однако и здесь загрязнения носили локальный характер и в целом не превышали  $\beta$ -мезосапробного уровня. Позднее (1935—1937 гг.) фитопланктон Средней Волги от Рыбинска до Горького был изучен В. И. Есыревой (1935, 1945). На основании ее данных можно сделать вывод, что уровень сапробности реки лежал в границах  $\beta$ -олигомезосапробной зоны с локальными  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробными участками. А. П. Пономарев (1925), проведя в 1917 г. флористические исследования в районе Казани, отнес исследованную акваторию к олигосапробной зоне.

Специального изучения сапробности вод Нижней Волги не проводилось, но поскольку в работах некоторых авторов приведены флористические списки водорослей с указанием их обилия, то по ним с известной степенью приближения можно судить о сапробности волжских вод. Анализ данных Н. Е. Болохонцева (1903), В. А. Раушенбаха и А. Л. Бенинга (1912), относящихся к району Саратова, Н. Н. Лебедева (1909) и М. Х. Эльдаровой-Сергеевой (1913) по дельте Волги, позволяет сделать заключение, что в прошлом этот участок реки лежал в олиго- $\beta$ -мезосапробной зоне.

Перед началом строительства крупнейших водохранилищ на Волге была проведена оценка сапробности вод от Рыбинска до Астрахани по гидробиологическим показателям (Кабанов, 1959). Автором отмечалось, что между населенными пунктами и промышленными узлами Волга имела олиго- $\beta$ -мезосапробный характер. В пределах же населенных пунктов загрязненность воды повышалась до  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробного уровня.

Таким образом, 25 лет назад Волга была практически чистой рекой и сапробность ее вод находилась на уровне олиго- $\beta$ -олигомезосапробной зоны.

Анализ современных флористических списков водорослей планктона волжских водохранилищ (Приймаченко, 1966б; Кузьмин, 1972; Есырева и др., 1973; Кузьмин, Девяткин, 1975; Кузьмин, 1976), а также материалов исследований Института биологии внутренних вод АН СССР позволил установить, что в Волге и ее водохранилищах обитает 379 видов, разновидностей и форм водорослей, являющихся показателями сапробности. Общее число индикаторов составляет около 25% от общего количества таксонов водорослей, отмеченных для водохранилищ каскада (см. «Приложение»). Наибольшим видовым разнообразием индикаторов сапробности характеризовались диатомовые (39.6% общего числа индикаторов) (табл. 61) и зеленые водоросли (24%). Остальные систематические отделы представлены меньшим числом видов. Как следует из приведенных данных (табл. 61), в составе водорослей Волжского каскада отмечены показатели всех зон

Таблица 61

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ ФИТОПЛАНКТОНА  
ПО СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ОТДЕЛАМ И ПО САПРОБНОСТИ

	Сапробность							Общее количество видов	
	х	х-о, о-х	о	о-β, β-о	β	β-х, α-β	α		α-β, β-α
<i>Cyanophyta</i>	1	1	3	12	21	4	5	1	48
<i>Chrysophyta</i>	0	0	14	14	14	0	0	0	42
<i>Bacillariophyta</i>	17	12	16	21	60	10	14	0	150
<i>Xanthophyta</i>	0	1	3	1	2	0	0	0	7
<i>Pyrrophyta</i>	0	0	3	4	2	0	2	0	11
<i>Euglenophyta</i>	0	0	0	6	16	5	2	1	30
<i>Chlorophyta</i>	0	1	17	10	50	5	5	3	91
Общее количество видов:	18	15	56	68	165	24	28	5	379

Примечание: х — ксеносапробы; х-о — ксено-олигосапробы, о-х — олиго-ксеносапробы, о-олигосапробы, о-β-олиго-β-мезосапробы, β-о-β-олигомезосапробы, β-β-мезосапробы, β-α-β-α-мезосапробы, α-β-α-β-мезосапробы, α-α-мезосапробы, α-ρ-α-мезополисапробы, ρ-α-поли-α-мезосапробы.

сапробности (кроме полисапробной), характеризующих лимносაпробную группу вод (Сладечек, 1967). Из общего числа видов (табл. 61) 43.6% составляют β-мезосапробные формы, 17.9% — виды, развивающиеся в переходной зоне между β-мезо- и олигосапробной, 14.8% — олигосапробные виды. Количество таксонов, характерных для вод с высокими показателями сапробности (в сумме 15%) и с очень низкими (8.7%), значительно меньше. Число показателей сапробности в различных водоемах каскада было неодинаковым. Наибольшее количество видов-индикаторов отмечено в Рыбинском (321 таксон) и Иваньковском (248) водохранилищах, что несомненно связано с лучшей флористической изученностью этих водоемов. Вслед за ними по богатству показательных организмов следует Волгоградское водохранилище (169 таксонов), незарегулированный участок Волги от Городца до Чебоксар (159), водоемы верховья Волги (114), Горьковское (111) и Куйбышевское (107) водохранилища. В Угличском и Саратовском водохранилищах, а также на участке Нижней Волги от плотины Волгоградского водохранилища до Астрахани количество индикаторов заметно ниже (71—88 таксонов).

По всей Волге виды — показатели сапробности составляли основную часть численности и биомассы фитопланктона. Так, весной и осенью 1972 г. сапробные виды достигали в среднем для всех водохранилищ каскада 79.9—89.2% численности и 86.0—95.3% биомассы фитопланктона. Доля индикаторных видов в общем видовом разнообразии в количественных пробах колебалась в среднем от 59.8 до 70.2%.

Как уже отмечалось (Охалкин и др., 1976), уровень сапробности водохранилищ непостоянен в различные сезоны года и отражает ход биологических процессов самоочищения, происходящих в водоемах.

Весной, когда водохранилища заполнены водами половодья, на всей акватории Волги отмечалось массовое развитие диатомовых водорослей. По составу растительного планктона довольно четко выделялись три основных района. Первый из них почти целиком охватывал Верхнюю Волгу и характеризовался преобладанием *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus* с численностью от 0.25 до 21.0 млн кл./л. Субдоминантами были *Melosira italica* (0.4—2.0 млн кл./л) и *Diatoma elongatum* (0.3—1.2 млн кл./л). Второй район охватывал всю акваторию Средней Волги и большую часть Нижней (до плотины Волгоградского водохранилища), где доминировали *St. hantzschii* v. *pusillus* (до 9.9 млн кл./л) и *M. islandica* (до 7.3 млн кл./л). На участке будущего Чебоксарского водохранилища им сопутствовал *St. tenuis* (до 5.1 млн кл./л). Низовья Волги от плотины Волгоградской ГЭС относились к третьему району, в фитопланктоне которого доминировали *M. islandica*

(до 2.4 млн кл./л), *D. elongatum* (до 1.3 млн кл./л) и *Asterionella formosa* (до 0.4 млн кл./л).

В этот период сапробное состояние всей Волги, исключая низовье, было неблагоприятным. Максимальные показатели сапробности характерны для водоемов Волги (табл. 62). Из них Ивановское водохранилище лежало в  $\alpha$ -мезосапробной зоне (средний индекс 2.53), а Угличское и Воляжский плес Рыбинского водохранилища — в  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробной. Водоохранилища Средней и Нижней Волги характеризовались также  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробными индексами (2.20—2.50), кроме низовья Волги, где развивались фитоценозы, характерные для нижней границы  $\beta$ -мезосапробной зоны.

Накопление органических соединений за предшествующий период, смыв их с площади водосбора водами весеннего половодья, а также влияние поступлений сточных вод, вносимых крупными промышленными центрами и особенно мелкими населенными пунктами, не имеющими очистных сооружений, по-видимому, являлись причиной повышенной сапробности волжских вод. Несмотря на довольно высокую для первой половины мая температуру воды (8—14°) и обилие фитопланктона (4—30 млн кл./л), процессы самоочищения воды шли медленно и неполно, и только на незарегулированных участках реки (Городец—Камское Устье и Волгоград—Оля) отмечалось незначительное снижение сапробности.

В конце весны постепенное повышение температуры водной толщи (16—20°), усиление минерализационной деятельности микробных популяций способствовали интенсификации процессов самоочищения, что привело к коренной перестройке водорослевых группировок планктона: на смену показателям  $\alpha$ -мезосапробных и  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробных условий пришли индикаторы более чистых вод. Сапробность всех районов Волги значительно снизилась (табл. 62). В этот период в водохранилищах Верхней Волги господствовала *Melosira italica* (до 13.0 млн кл./л) в сопровождении *Stephanodiscus hantzschii* v. *pusillus* (до 8.0 млн кл./л), *Asterionella formosa* (1.1 млн кл./л) и *Diatoma elongatum* (1.4 млн кл./л). В фитопланктоне Средней Волги преобладали *St. binderanus* (до 21.8 млн кл./л), *St. astraea* (13.3 млн кл./л), *St. subtilis* (13.0 млн кл./л), *M. italica* (12.4 млн кл./л) et subsp. *subarctica* (11.2 млн кл./л) и *M. islandica* (6.8 млн кл./л), Нижняя Волга характеризовалась преобладанием *D. elongatum* (2.8 млн кл./л), *St. subtilis* (1.9 млн кл./л) и *M. islandica* (1.7 млн кл./л). В планктоне также повысилась роль водорослей с миксотрофным и гетеротрофным (в том числе и голозойным) типами питания.

Т а б л и ц а 62  
СРЕДНИЕ ИНДЕКСЫ САПРОБНОСТИ (по численности видов) РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНОВ ВОЛГИ

Волга	1969 г.			1970 г.			1972 г.			1975 г.									
	3—31 VII	28 V—29 VI		12 IX—12 X		6—22 V	23 V—12 VI		2—18 VIII	18 VIII—15 IX		12—26 X		26 X—5 XI		28 VI—18 VII		20—30 VII	
		—	1.78	1.73	1.79		1.68	1.83		2.01	1.83	2.04	1.88	1.84	1.88	1.88	1.81	1.81	2.04
Верхняя	—	1.78	1.73	1.89	1.78	2.40	1.96	1.77	1.83	1.83	1.84	1.88	2.04	1.69					
Средняя	1.96	1.73	1.79	1.79	1.85	2.23	2.04	1.77	1.81	1.81	2.02	1.88	1.92	1.85					
Нижняя	1.92	1.54	1.68	1.85	1.85	2.21	2.06	1.79	1.76	1.76	1.82	1.89	1.81	1.81					
Средний индекс:	1.94	1.68	1.79	1.79	1.83	2.28	2.02	1.78	1.80	1.80	1.89	1.88	1.92	1.78					

В первой половине лета во всех водохранилищах Волжского каскада наряду с диатомовыми водорослями начинают вегетировать синезеленые (*Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*). Индекс сапробности в этот сезон составлял в среднем для всей Волги 1.91. Середина летнего сезона для всех водохранилищ характеризовалась интенсивной вегетацией синезеленых водорослей, достигавшей степени цветения воды. Наряду с синезелеными развивались летние формы диатомовых (*Melosira italica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus subtilis*) и зеленых водорослей (в основном из порядка *Chlorococcales*), увеличивалось и видовое разнообразие фитопланктона (54—87 таксонов в пробе). Высокая температура воды (21—24°), благоприятный газовый режим, значительное видовое разнообразие и высокая численность популяций фитопланктона способствовали дальнейшему самоочищению воды. Сапробность всей Волги сдвигалась к нижней границе  $\beta$ -мезосапробной зоны (табл. 62), а Угличское водохранилище, Волжский плес Рыбинского и Горьковское водохранилище характеризовались даже  $\beta$ -олигомезосапробным уровнем (1.70—1.75).

В конце лета в водоемах Нижней Волги, в которых лидирующее положение сохранилось за *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, наблюдалось дальнейшее снижение сапробности (табл. 62). В водоемах Верхней и Средней Волги отмечено некоторое возрастание осредненных индексов, вероятно, вследствие вторичного загрязнения за счет разложения отмершего летнего планктона. В водоемах Средней Волги *Microcystis* и *Aphanizomenon* замещались *Coelosphaerium dubium* (до 206 млн кл./л) — показателем более высокой степени сапробности.

Осенний сезон характеризовался постепенным уменьшением количественного развития синезеленых водорослей и возрастанием обилия диатомей, среди которых преобладали *Melosira italica* (3.8 млн кл./л), *Stephanodiscus binderanus* (2.8 млн кл./л) и *Fragilaria capucina* (1.5 млн кл./л).

В водоемах Средней Волги развивались в основном *Coelosphaerium dubium* (до 252 млн кл./л) и *Microcystis aeruginosa* (22.5 млн кл./л), а в Нижней — *Aphanizomenon flos-aquae* (4.0 млн кл./л), *M. aeruginosa* (1.6 млн кл./л) и *Stephanodiscus subtilis* (2.4 млн кл./л).

Снижение температуры воды (6—13°), обогащение водной толщи продуктами деструкции, поступление аллохтонного органического вещества со склоновым стоком привели к ухудшению сапробного состояния Волги в сравнении с летним сезоном (табл. 62). Наиболее высокие показатели отмечены в Иваньковском водохранилище и в водоемах Средней Волги (особенно на участке будущего Чебоксарского водохранилища и в речной части Куйбышевского). Поздней осенью заметного самоочищения не происходило, что связано с сокращением численного развития гидробионтов и низкими температурами воды (0.2—2.3°), замедляющими процессы минерализации органического вещества.

Таким образом, в сезонном аспекте наиболее высокий уровень сапробности волжских вод (до  $\alpha$ -мезосапробной и  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробной зоны) наблюдался в половодье, что связано с аккумуляцией в водохранилищах органических веществ за зимний период (поступление бытовых стоков населенных пунктов, промышленные сбросы недоочищенных вод) и со стоком их с площади водосбора в период половодья. Роль склонового стока в увеличении сапробности волжских вод существенно выше, чем бытовых стоков населенных пунктов.

Усиление процессов самоочищения в меженный период приводит к заметному снижению сапробности водохранилищ каскада до  $\beta$ -олигомезосапробного уровня. Летом, когда отношение объема бытовых и промышленных стоков к общему объему водохранилищ увеличивается, а склоновый сток незначителен, нагляднее проявляется влияние загрязнений, вносимых крупными населенными пунктами. Экосистема Волги пока справляется с ними: качество воды не выходит за пределы  $\beta$ -мезосапробной зоны, кроме района строящегося Чебоксарского водохранилища, где даже в период максималь-

ной активности процессов самоочищения развивались  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробные группировки фитопланктона.

Проведенные исследования водохранилищ Волжского каскада позволяют сделать заключение о возросшем их загрязнении органическими соединениями в последние десятилетия. Так, если в период первых гидробиологических исследований Волга оценивалась как олигосапробная зона, а перед началом строительства водохранилищ (30-е годы) как  $\beta$ -олигомезосапробная, то в современных условиях зарегулированного стока она целиком может быть отнесена к  $\beta$ -мезосапробной зоне с локальными  $\alpha$ -мезосапробными участками. Весеннее повышение сапробности всей акватории до  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробного уровня свидетельствует о существенных изменениях, происшедших на площади водосбора за семидесятилетний период. Участками повышенной сапробности являются трасса строительства Чебоксарского водохранилища, Волжский плес Иваньковского водохранилища, а также участки реки ниже Ярославля, Чебоксар, Казани, Саратова, Ульяновска, Волгограда.

Промышленность Поволжья в ближайшие 5 лет возрастет в 6 раз, что приведет к увеличению потребления воды и сброса сточных вод. Даже при условии полной биологической очистки стоков остаточное количество загрязнений (5—10%) по абсолютной величине к 1980 г. будет примерно таким же, как и сейчас (Тарасов, 1968). Интенсификация сельского хозяйства нечерноземной полосы РСФСР будет способствовать поступлению значительного количества биогенных элементов в водохранилища, что скажется на усилении цветения воды синезелеными водорослями. В этих условиях напряженность процессов самоочищения в водохранилищах Волжского каскада значительно усилится.

## МИКРОФИТОБЕНТОС

Донная альгофлора Волги (микрофитобентос) почти совсем не изучена. По Волге до зарегулирования есть сообщение Н. В. Кордэ (1950) для участка нынешнего Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок. По ее данным, в августе 1940 г. на заиленных песках кромки берега реки преобладали протокковые, главным образом *Pediastrum* и *Scenedesmus*, а также синезеленые, преимущественно *Microcystis* и *Coelosphaerium*. Диатомеи были в основном представлены видами *Cymatopleura*, *Navicula* и *Nitzschia*, а десмидиевые — донными представителями родов *Cosmarium* и *Staurastrum*. Общая численность составляла около 95 млн кл./м<sup>2</sup>. На глубине 0.2 м численность протокковых и синезеленых была вдвое ниже, а десмидиевых и диатомей — выше; последние были представлены здесь не только типично бентосными формами, но также и видами, способными обитать в планктоне. С удалением от берега, увеличением скорости течения и уменьшением заиленности грунтов обилие микрофитобентоса быстро уменьшалось.

Влекомые пески были населены особенно бедно. Население крупного песка, гравия и камней на русле реки с глубиной около 2 м не превышало 1 млн кл./м<sup>2</sup>. Здесь преобладали диатомеи с большой примесью планктонных форм. Камни у правого коренного берега реки были густо покрыты обрастаниями с преобладанием диатомовых (35 млн/м<sup>2</sup>) и десмидиевых (13 млн) со значительной примесью планктонных видов.

Некоторые данные о микрофитобентосе пойменных водоемов Волги в районе нынешнего Куйбышевского водохранилища содержатся в работе Х. М. Курбангалиевой (1957), которая отмечает доминирование даже в летний период диатомовых водорослей в верхнем слое донных отложений.

После зарегулирования Волги микрофитобентос исследовался в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах. В Рыбинском водохранилище в мае—августе 1976 г. в том же районе, где проводила свои исследования Н. В. Кордэ, на глубине 0.2—1.5 м общая численность микрофитобентоса

возросла в 10—100 раз и составила в среднем около 3000—6000 млн кл./м<sup>2</sup>. Основной фон микрофитобентоса в мае—июне создавали диатомовые водоросли (с биомассой 2—5 г/м<sup>2</sup>) в сопровождении зеленых (1 г/м<sup>2</sup>). Летом доминировали зеленые водоросли (биомасса до 25 г/м<sup>2</sup>), особенно виды *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Cladophora*, а также синезеленые (биомасса до 10 г/м<sup>2</sup>).

В микрофитобентосе водохранилища, как и в реке до зарегулирования, велика примесь планктонных форм: виды *Pediastrum* и *Scenedesmus* из зеленых, *Microcystis aeruginosa* из синезеленых, *Stephanodiscus* и *Melosira* из диатомовых. Характерно также присутствие значительного количества десмидиевых водорослей, но в отличие от микрофитобентоса реки наряду с видами *Cosmarium* и *Staurastrum* в прибрежье водохранилища обычны и виды *Closterium*: *C. moniliferum*, *C. acerosum*, *C. peracerosum*. Валовая первичная продукция микрофитобентоса в открытом прибрежье Волжского плеса на глубине около 0.5 м, определявшаяся при помощи кислородной модификации скляночного метода, составляла в мае—августе 1976 г. 0.2—1.0, в среднем около 0.7 г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> в сутки.

Более полно микрофитобентос исследован в Ивановском водохранилище преимущественно в районе выпуска подогретых вод Конаковской ГРЭС (Девяткин, 1974, 1976).

В составе микрофитобентоса плеса обнаружено 410 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых более половины (249) отмечено и в фитопланктоне. Коэффициент флористической общности фитопланктона и микрофитобентоса, рассчитанный по формуле Чекановского—Серенсена (Грейг-Смит, 1967), равен 0.53. Выше всего (0.63) он для диатомовых. Вместе с тем из 161 таксона рангом ниже рода, обнаруженных только в бентосных пробах, 148 принадлежат диатомовым, главным образом из порядка *Raphinales*.

Общее видовое разнообразие микрофитобентоса исследованного участка ниже, чем фитопланктона (в котором найден 521 таксон), что обусловлено, с одной стороны, значительным числом в планктоне (около 40%) бентосных видов с единичной встречаемостью, а с другой — меньшей продолжительностью наблюдений над микрофитобентосом (1971—1973) по сравнению с фитопланктоном (1967—1972).

В отличие от фитопланктона, в котором наиболее богаты видами зеленые (Кузьмин, Девяткин, 1975), основу видового разнообразия микрофитобентоса (свыше 70% общего списка) составляют диатомовые. В течение вегетационного периода в микрофитобентосе количественно преобладали планктонные виды (*Melosira*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*). С увеличением глубины относительное значение видов, способных обитать как в планктоне, так и в бентосе, возросло.

По сравнению с колебаниями биомассы фитопланктона, которая в Ивановском водохранилище изменяется в течение года в очень широких пределах (от 0.01 до 50 г/м<sup>3</sup>), сезонные изменения биомассы донных водорослей невелики — от 2 до 25 г/м<sup>2</sup>. На слабозаиленных песчаных грунтах биомасса заметно ниже (2—10 г/м<sup>2</sup>), чем на заиленных песках и почвах (10—25 г/м<sup>2</sup>).

Доминирующей группой микрофитобентоса прибрежья являются диатомовые. Остальные группы (зеленые — главным образом протококковые, синезеленые и эвгленовые водоросли) в сумме обычно не дают более 20% (лишь в июле до 50%) общей биомассы.

Биомасса типично бентосных видов водорослей составляет около половины общей лишь весной (до середины июня) и осенью (с конца сентября—начала октября). Летом роль бентосных форм резко сокращается — до 10% и менее общей биомассы.

Зимой биомасса водорослей на мелководье колеблется в пределах 2—15 г/м<sup>2</sup> при преобладании планктонных диатомей, преимущественно видов *Melosira*. На серых илах русла микрофитобентос почти полностью состоит из планктонных диатомей с примесью синезеленых и зеленых. Общая биомасса водорослей колеблется на русловых станциях в марте от 2 до 30 г/м<sup>2</sup>.

Влияние сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС на микрофитобентос проявляется наиболее отчетливо зимой. В это время в области полыньи, образованной подогретыми водами, формируется своеобразный ценоз, по биомассе на 50—90% состоящий из типично бентосных и литоральных видов (*Nitzschia recta*, *N. vermicularis*, *N. sp. sp.*, *Surirella ovata* v. *ovata* et v. *pinnata*, *Diatoma vulgare*, *D. hiemale* и др.). За пределами зоны подогрева они дают не более 5% общей биомассы.

Биомасса микрофитобентоса в зоне подогрева колеблется в марте в пределах 2—8 г/м<sup>2</sup>, а на мелководьях она в полтора—два раза ниже. Наибольшее видовое разнообразие и обилие типично бентосных форм отмечается в мае, когда их биомасса составляет 6—11 г/м<sup>2</sup> при преобладании диатомей, особенно на глубине 2 м на заиленных песках и почвах. Среди них доминировали *Pinnularia nobilis* v. *nobilis* et v. *intermedia*, *P. viridis*, *Surirella ovata*, *S. elegans*, *S. capronii*.

С конца мая в заметном количестве появляются синезеленые: *Oscillatoria*, *Holopeda geminata* и *Merismopedia elegans*. В июне ведущая роль переходит к синезеленым, главным образом к видам *Oscillatoria*, которые в отличие от диатомовых в большем количестве развивались на глубине 3—5 м, где их биомасса достигала 3—6 г/м<sup>2</sup>. С понижением температуры ниже 20° био-

Таблица 63

БИОМАССА ЕМИКРОФИТОБЕНТОСА БЕЗ ПЛАНКТОННЫХ ВИДОВ (г/м<sup>2</sup>)  
В ПРИБРЕЖЬЕ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1973 г.  
(усредненные данные)

	Май				Июнь				Июль			
	1	2	3	5	1	2	3	5	1	2	3	5
<b>Корчевский залив</b>												
Диатомовые	5.22	7.33	2.19	1.30	0.43	1.89	0.85	1.89	0.37	1.24	0.24	0.03
Синезеленые	0.02	0.15	0.02	0.36	0.16	1.16	0.12	0.13	0.01	0.23	1.92	3.16
Прочие	0.18	0.15	0.00	0.00	0.14	0.06	0.01	0.20	0.04	0.00	0.01	0.04
Всего:	5.42	7.63	2.21	1.66	0.73	3.11	0.98	2.22	0.42	1.47	2.17	3.23
<b>Мошковичский залив</b>												
Диатомовые	1.29	3.18	0.98	2.37	0.54	0.83	0.15	0.63	0.06	0.08	0.02	0.02
Синезеленые	0.35	0.49	0.26	0.03	0.85	0.84	0.22	0.64	0.13	0.36	0.16	3.02
Прочие	0.04	0.46	0.00	0.00	0.11	0.33	0.00	0.03	0.01	0.00	0.01	0.00
Всего:	1.68	4.13	2.24	2.40	1.51	2.00	0.37	1.30	0.20	0.44	0.19	3.04

Таблица 63 (продолжение)

	Август				Сентябрь—октябрь				В среднем			
	1	2	3	5	1	2	3	5	1	2	3	5
<b>Корчевский залив</b>												
Диатомовые	0.26	0.50	0.08	0.00	2.30	0.10	0.16	0.07	1.72	2.21	0.70	0.73
Синезеленые	0.00	0.82	0.8	2.75	0.00	0.46	0.16	0.48	0.04	0.56	0.60	1.30
Прочие	0.02	0.13	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.07	0.00	0.05
Всего:	0.28	1.45	0.88	2.75	2.3	0.56	0.32	0.74	1.84	2.84	1.30	2.08
<b>Мошковичский залив</b>												
Диатомовые	0.01	0.23	0.00	0.00	0.62	0.84	0.08	0.00	0.50	1.03	0.25	0.60
Синезеленые	0.06	0.60	0.16	0.80	0.36	0.81	0.43	2.18	0.35	0.62	0.25	1.33
Прочие	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.05	0.16	0.00	0.01
Всего:	0.07	0.83	0.16	0.80	1.08	1.65	0.51	2.18	0.90	1.70	0.50	1.84

Примечание. Цифры в вертикальном верхнем ряду — глубина, м.

масса синезеленых понижается, вновь в заметном количестве появляются диатомеи с ведущими видами *Pinnularia nobilis*, *Cyrtopleura elliptica* и *Surirella capronii*, *Melosira varians*, *Nitzschia sigmoidea*.

В целом биомасса диатомовых и общая биомасса настоящего микрофитобентоса (без планктонных видов), в подогреваемом участке была заметно ниже, чем за его пределами (табл. 63). Первичная продукция микрофитобентоса, определявшаяся в мае, июле и октябре 1975 г., в Мошковичском и Бабнинском заливах водохранилища колебалась на глубине 0.5 м в пределах 0.2—2.0 г  $O_2/m^2$  в сутки.

Приведенные данные чрезвычайно скупо характеризуют микрофитобентос Волги, который еще ждет своих исследователей. Очевидно, что на зарегулированных участках реки большую роль в его составе играют планктонные виды. Среди типично бентосных форм преобладание диатомей в весенний и позднесенний периоды, характерное для Ивановковского водохранилища, и смена их синезелеными и зелеными летом, по-видимому, наблюдаются и в других водохранилищах Волги.

## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

### УРОВЕНЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА

К настоящему времени получены многочисленные данные по первичной продукции фитопланктона Волги. Однако большинство из них относится к уже зарегулированным участкам реки и только незначительное количество — к участкам в районе Волгоградского и Саратовского водохранилищ до их образования. Наиболее подробные исследования выполнены на Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах.

Первичная продукция фитопланктона Ивановковского водохранилища измеряется довольно высокими величинами: 0.1—1.5 г  $C/m^2$  в сутки в весенний и осенний периоды и 0.3—3.2 г  $C/m^2$  в летний (Сорокин, 1961а; Пырина, 1966; Кудрявцев, 1974б).

Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое (0—0.25 м), где наблюдается его максимум, в летние месяцы колеблется в пределах 0.4—4 мг  $C/l$  в сутки, причем наибольшие значения (2—4 мг  $C/l$  в сутки) стали отмечаться только после 1970 г. (Тарасенко, Сапо, 1976).

Самый интенсивный фотосинтез в расчете как на весь столб воды под 1  $m^2$ , так и в поверхностном слое прослеживается в мелководном Шошинском плесе. Из прибрежных мелководий повышенной продукцией фотосинтеза выделяются участки близ затопленного оз. Видогощь и над левобережной поймой в районе г. Конаково.

Средние для водохранилища за безледный период величины первичной продукции составляют около 1 г  $C/m^2$  за сутки (табл. 64).

Существенного изменения фотосинтезирующей деятельности фитопланктона под влиянием сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС не обнаружено (Вайнштейн и др., 1973; Елизарова, 1973; Пырина, Наумова, 1973). Однако в лабораторных экспериментах с этим же планктоном отмечено усиление фотосинтеза водорослей с повышением температуры (Пырина и др., 1975).

Эпизодические определения первичной продукции на Угличском водохранилище, выполненные в июне 1959 (Сорокин, 1961а) и 1970 гг. (Кудрявцев, 1974б), показали практически одинаковые ее величины — от 0.25 до 0.35 г  $C/m^2$  в сутки, а для осеннего времени — порядка 0.1 г  $C/m^2$  в сутки.

Первые измерения первичной продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища выполнены в 1946 г. П. П. Воронковым (1953) в открытой части водоема (у затопленного г. Мологи). Полученные величины составляли 0.44—1.84 г  $C/m^2$  в сутки. С 1955 г. были начаты регулярные определения первичной продукции в водохранилище за весь вегетационный сезон, которые продолжаются по настоящее время. В результате собраны обширные



СРЕДНИЕ ЗА ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД  
ВЕЛИЧИНЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА ВОЛГИ

Участок реки	г С/м <sup>2</sup> в сутки	Литературный источник
Иваньковское водохранилище	0.90—1.28	Пырина, 1966 Сорокин, 1958а; Пырина, 1966; Романенко, 1966; Кузнецов и Карпова, 1966; Кузнецов и др., 1966, 1967, 1971а, 1971б, 1972а, 1972б, 1974а, 1974б
Рыбинское водохранилище	0.10—0.59	
Горьковское водохранилище	0.41—0.76	Сорокин и др., 1959; Тарасова, 1973 Тарасова, 1970
Речной участок между г. Горьким и Чебоксарами	2.25	
Куйбышевское водохранилище	0.34—0.83	Салманов, Сорокин, 1962; Пырина, 1966; Иватин, 1968, 1970, 1974
Саратовское водохранилище	0.32—0.50	Дзюбан, 1975, 1976, 1977
Волгоградское водохранилище	0.30—0.63	Далечина, 1971б, 1976

Примечание. При пересчете на сутки данных, для которых не указаны сроки их получения, принималось, что они относятся к периоду с мая по октябрь (184 дня); данные кислородного метода умножались на коэффициент 0.375.

данные, обобщение которых позволяет получить достаточно полное представление об уровне первичной продукции фитопланктона этого водоема (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972; Романенко, 1973).

Первичная продукция в расчете на 1 м<sup>2</sup> водной поверхности колеблется в нем от нескольких сотых до 2.5 г С/м<sup>2</sup> за сутки при наиболее часто встречаемых значениях — 0.3—0.5 г С/м<sup>2</sup>. Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое воды в периоды слабого развития фитопланктона измеряется сотыми долями мг С/л за сутки, а в пиках составляет 1—2 мг С/л. На мелководье она достигает 4 мг С/л в сутки.

Средняя для водохранилища за безледный период первичная продукция колеблется от 0.1 до 0.6 г С/м<sup>2</sup> за сутки (табл. 64). Каких-либо направленных изменений уровня первичной продукции во времени не прослеживается.

Величины первичной продукции фитопланктона Горьковского водохранилища составляют от несколько тысячных до 1.4 г С/м<sup>2</sup> за сутки в весенние и осенние месяцы и до 5 г С/м<sup>2</sup> в летние (Пырина, 1959; Сорокин и др., 1959; Сорокин, 1961а; Тарасова, 1973; Кудрявцев, 1974а, 1974б; Романенко, 1967).

В водохранилище поддерживается достаточно высокий уровень первичной продукции, достигнутый в первый же год образования, когда на некоторых станциях она составляла 5.04 г С/м<sup>2</sup> в сутки. Интенсивность фотосинтеза для поверхностного слоя в середине лета характеризуется величинами 0.2—0.8 мг С/л за сутки (Баранов, 1962; Романенко, 1967а; Кудрявцев, 1974б).

Закономерных различий первичной продукции на отдельных участках водохранилища не прослеживается. Средние для водохранилища в безледный период величины составляют 0.4—0.8 г С/м<sup>2</sup> за сутки (табл. 64).

Участок Волги от г. Горького до Чебоксар выделяется самым высоким уровнем первичной продукции фитопланктона: 0.5—1.2 г С/м<sup>2</sup> за сутки в сентябре—октябре и 0.3—4.2 г С/м<sup>2</sup> в летние месяцы (Пырина, 1959; Сорокин, 1961а; Романенко, 1967б; Тарасова, 1970; Кудрявцев, 1974а, 1974б; Ковалевская, Карабанович, 1975). В среднем за вегетационный сезон первичная продукция превышает 2 г С/м<sup>2</sup> в сутки (табл. 64).

Первичная продукция фитопланктона в Куйбышевском водохранилище характеризуется величинами 0.01—1.3 г С/м<sup>2</sup> за сутки в осенние и весенние месяцы и до 4.5 г С/м<sup>2</sup> в летние (Пырина, 1959, 1966; Сорокин, 1961а; Рома-

ненко, 19676; Иватин, 1968, 1970, 1974; Кудрявцев, 1974а, 19746; Ковалевская, Карабанович, 1975).

Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое изменяется от десятых долей до 2.2 мг С/л в сутки. Наибольшие величины, типичные для эвтрофных вод, относятся к верховью водохранилища (Волжский плес) и к предплотинному участку (Черемшанский залив, Березовское расширение), иногда к Ундорскому и Волго-Камскому плесам. Плеса между Волжским и Предплотинным характеризуются пониженными значениями интенсивности фотосинтеза. Из-за большой акватории малопродуктивных участков (около 70% общей площади) первичная продукция водохранилища в целом не столь высока: 0.3—0.8 г С/м<sup>2</sup> в среднем за сутки вегетационного периода (табл. 64).

Результаты определений первичной продукции на участке реки до сооружения Саратовского водохранилища, выполненных в разные сроки вегетационного периода, выражались величинами 0.02—3.4 г С/м<sup>2</sup> за сутки (Пырина, 1959, 1974; Романенко, 19676; Кудрявцев, 1971). Такого же порядка величины наблюдались и после его образования: от нулевых значений до 0.5 г С/м<sup>2</sup> весной и осенью и до 3.9 г С/м<sup>2</sup> за сутки летом (Кудрявцев, 1974а, 19746; Дзюбан, 1975, 1976; Ковалевская, Карабанович, 1975). Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое колеблется в пределах 0.14—1.04 мг С/л в сутки.

Существенных различий первичной продукции в русловой части водохранилища, за исключением Самарской Луки, не отмечается. Последняя характеризуется очень низкими значениями фотосинтеза. Повышенными величинами продукции выделяются левобережные мелководья, особенно защищенные островами, а также заливы в устьях рек Самара и М. Ирғиз (Дзюбан, 1975, 1976).

Средние для всей акватории за вегетационный период величины первичной продукции сравнительно невелики — 0.3—0.5 г С/м<sup>2</sup> в сутки (табл. 64).

Для участка Волги в районе Волгоградского водохранилища имеется несколько определений первичной продукции фитопланктона до возведения плотины, выполненных в осенние месяцы (0.4—0.6 г С/м<sup>2</sup> в сутки). Первые измерения после образования водохранилища показали более высокие результаты: 0.5—1.5 г С/м<sup>2</sup> в сутки в июне—сентябре в среднем для верхнего участка (выше Саратова) при значениях на отдельных станциях до 3 г С/м<sup>2</sup> в сутки (Далечина, 1968; Далечина, Сиденко, 1969). Такой же высокий уровень первичной продукции поддерживался и в последующие 3 года (Романенко, 19676; Далечина, 19716; Кудрявцев, 1971). В дальнейшем он несколько понизился: 0.02—0.8 г С/м<sup>2</sup> в сутки весной и осенью и до 1.2 г С/м<sup>2</sup> в сутки летом (Кудрявцев, 1974а, 19746; Ковалевская, Карабанович, 1975; Герасимова, 1976; Далечина, 1976).

Интенсивность фотосинтеза в поверхностном горизонте в период его наибольших значений достигала 5.62 мг С/л в сутки (Климова, 1969). Величины, приводимые в последующих работах, не превышают 1.39 мг С/л в сутки.

Значительных различий первичной продукции по водохранилищу не прослеживается. Только иногда она несколько повышена в верхнем участке. Средние для всего водоема за вегетационный период величины колеблются в пределах 0.3—0.6 г С/м<sup>2</sup> за сутки (табл. 64).

Первичная продукция участка Волги от Волгограда до устья составляет 0.07 и 1.03 г С/м<sup>2</sup>, а интенсивность фотосинтеза в поверхностном горизонте — 0.04—0.21 мг С/л за сутки (Кудрявцев 1974а, 19746; Ковалевская, Карабанович, 1975).

В водоемах и протоках дельты первичная продукция в столбе воды равна 0.03—0.78 г С/м<sup>2</sup>, а интенсивность фотосинтеза в поверхностном горизонте колеблется от 0.06 до 1.26 мг С/л в среднем за сутки вегетационного периода (1967—1968 гг.) с тенденцией к уменьшению по мере продвижения к морю (Горбунов, 1976).

Сезонная и суточная динамика. Сезонный ход фотосинтеза фитопланктона Волги определяется в основном динамикой развития фитопланктона. В озеровидных расширениях, таких как Рыбинское водохранилище, где хорошо выражена периодичность смены доминирующих групп водорослей (диатомовых и синезеленых), наблюдается весенний (в мае) и летний (между серединой июля и августа) пики фотосинтеза (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972; Романенко, 1973). При этом летний пик всегда бывает отчетливым, весенний же из-за лимитирующего влияния низкой температуры гораздо слабее. В водохранилищах речного типа, таких как Ивановское, где в течение всего вегетационного периода преобладают диатомовые, кривая сезонного хода фотосинтеза довольно сглажена, без четко выраженных пиков. Однако и в этих случаях в середине лета наблюдаются наиболее высокие величины фотосинтеза (Пырина, 1966). На мелководьях при сходстве общего характера сезонной динамики отмечается смещение пиков более ранним срокам (Сорокин, 1969; Пырина и др., 1976).

Суточная динамика интенсивности фотосинтеза, подробно изученная на примере Рыбинского водохранилища, носит типичный характер: в поверхностном слое в солнечные дни максимальные значения приходятся на утренние (8—10) и послеполуденные (15—17) часы (Романенко, 1973).

Вертикальное распределение. Закономерности изменения интенсивности фотосинтеза по вертикали, определяемые главным образом условиями подводного светового режима, в различных участках Волги в общих чертах одинаковы.

При высокой интенсивности радиации и прозрачности воды по диску Секки около 1 м фотосинтез наблюдается до глубины 2 м с максимумом в верхнем полуметровом слое, чаще всего на 0.10—0.25 м (Сорокин, 1958а, 1961а; Салманов, Сорокин 1962; Пырина 1966; Романенко, Даукшта, 1969; Иватин, 1974; Кудрявцев, 1974а, 1974б; Кузнецов и др., 1974а; Пырина, Рутковская, 1976). При «цветении» воды синезелеными кривая вертикального профиля фотосинтеза имеет характерную форму с резким, прижатым к поверхности, максимумом.

Положение максимума обуславливается главным образом подводной радиацией. Он находится на горизонте, где энергия фотосинтетически актив-

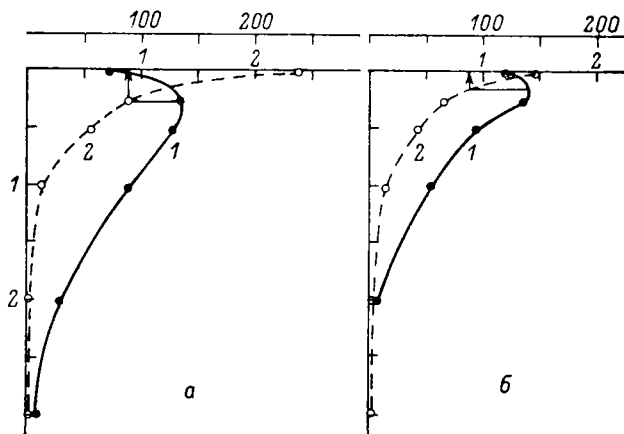


Рис. 52. Вертикальное распределение солнечной радиации ( $\lambda=380-800$  нм) и фотосинтеза фитопланктона с преобладанием диатомовых или синезеленых водорослей (Рыбинское водохранилище, 1972).

а — «цветение» диатомовыми (16 мая), б — «цветение» синезелеными (7 июля). 1 — фотосинтез, 2 — радиация. По оси ординат — глубина, м, по оси абсцисс — фотосинтез,  $\text{мгO}_2/\text{л}$  в сутки (снизу) и радиация в  $\text{кал./см}^2$  в сутки (сверху).

ной радиации составляет около 100 кал./см<sup>2</sup> в сутки (рис. 52). От состава фитопланктона положение максимума зависит мало, что связано с одинаковым реагированием на свет массовых форм водорослей, относящихся как к диатомовым, так и к синезеленым (Пырина, 1967а).

Отсутствие ярко выраженной световой адаптации можно считать свойственным фитопланкtonу Волги, где существенен фактор перемешивания и планктонным водорослям не приходится долго находиться в постоянных условиях определенного освещения. Другая особенность экологии волжского фитопланктона, связанная со светопрозрачностью и перемешиванием водных масс, заключается в том, что все время та или иная часть его клеток, увлекаемых за пределы эвфотной зоны, пребывает в темноте в состоянии так называемого «светового голодания» (Сорокин, 1958а).

Эффективность утилизации солнечной энергии. Эффективность использования энергии солнечного света при фотосинтезе фитопланктона Волги характеризуется величинами от 0.01 до 1% общей радиации или приблизительно от 0.02 до 2% от видимой (Пырина, 1967б; Романенко, 1973; Кузнецов и др., 1974б). Наиболее эффективно солнечная энергия утилизируется в Иваньковском водохранилище: обычно 0.4—1.0% видимой радиации при сравнительно небольших колебаниях как по акватории, так и в течение вегетационного периода. Высокие значения (0.5—1.0% видимой радиации) зарегистрированы также на речном участке между г. Горьким и Чебоксарами. Самыми низкими величинами характеризуется Рыбинское водохранилище: чаще всего 0.1—0.3% при максимальных значениях не более 0.6% от энергии видимой радиации. Очень большие колебания этого показателя отмечены в Куйбышевском водохранилище: от минимальных для всей Волги — менее 0.1% — до максимальных — 2.0%.

Основным фактором уровня этого показателя является количество фитопланктона в эвфотной зоне. При определенных условиях прозрачности воды (0.9—1.3 м) обнаруживается довольно тесная положительная корреляция между эффективностью утилизации солнечной энергии и фитопланктоном (Пырина, 1967б).

Производительная способность фитопланктона. Соотношение между интенсивностью фотосинтеза в максимуме и биомассой водорослей или содержащимся в них хлорофиллом оказалось достаточно стабильным независимо от того, для какого отрезка реки и в какие годы оно получено (Пырина, 1959, 1967в; Ковалевская, Карабанович, 1975; Михеева, Бусько, 1975). В большинстве случаев величина отношения фотосинтеза к биомассе (коэффициент активности биомассы) колеблется от 0.11 до 0.15 мг С/мг, а к хлорофиллу (ассимиляционное число) — от 0.04 до 0.06 мг С/мкг за сутки. Повышенные значения этих показателей характерны для мелководий и других участков, в фитопланктоне которых существенную роль играют зеленые водоросли. В общих чертах величины производительной способности фитопланктона Волги сходны с показателями, полученными для Верхнего Днепра и некоторых озерных водоемов (Михеева, 1970, 1973).

## ЗООПЛАНКТОН

До образования водохранилищ зоопланктон русла Волги состоял главным образом из коловраток — 32 вида, ракообразные (19 видов) играли подчиненную роль (Behning, 1928). Массовыми среди коловраток были *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Asplanchna priodonta* и несколько видов *Brachionus* — *B. angularis*, *B. calyciflorus*, *B. bennini*. Из ракообразных наиболее типичными считались *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosminopsis deitersi*, *Chydorus sphaericus*, *Leptodora kindti*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eurytemora velox*, *E. affinis*, *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope caspia* (у Саратова и ниже).

Через Шексну из озер Северо-Запада и водоемов верховья Волги постоянно поступали озерные пелагические ракообразные, которые почти все постепенно гибли в потоке реки. Единичные особи *Daphnia cristata*, *Bythotrephes longimanus*, *Limnosedon frontosa*, *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata*, попадая в затоны и пойменные участки с пониженной проточностью, размножались там, поступали в русло и изредка отмечались в пробах.

С превращением Волги в каскад водохранилищ зоопланктон значительно изменился. Его формирование происходило за счет зоопланктона реки, а также форм, поступивших из самых различных биотопов (временных водоемов поймы, озер, стариц, прудов, болот и т. д.), подвергшихся затоплению. Вследствие этого в первые годы формирования зоопланктона происходило резкое увеличение количества и экологического многообразия видов, сопровождающееся всплесками численности и биомассы отдельных групп и форм.

Зоопланктон различных водохранилищ формировался по-разному. Быстрее этот процесс происходил в водоемах озерного типа с большими колебаниями уровня и слабым развитием макрофитов (например, в Рыбинском), медленнее — в водохранилищах речного типа. В последних в результате значительной проточности, небольших колебаний уровня и развития прибрежной водной растительности формирование зоопланктона проходит через ряд стадий (Дзюбан, 1977). Вначале образуется лимнофильный зоопланктон озеровидных плесов, затем обособливаются по составу и количественным показателям планктона бывшие русла и надпойменные участки. Через 3—4 года по мере развития прибрежной водной растительности формируется зарослевая фауна. Формирование зоопланктона в большинстве волжских водохранилищ происходило в течение 2—4 лет (Н. Дзюбан, 1959, 1977; Луферова, 1963).

По мере строительства плотин ГЭС верхние водохранилища служили источниками формирования зоопланктона нижележащих водохранилищ. Так, видовой состав Угличского водохранилища и Волжского плеса Рыбинского сформировался под влиянием Иваньковского водохранилища, зоопланктон Горьковского — под воздействием Рыбинского.

В настоящее время реофильным остался зоопланктон в Верхней Волге до впадения р. Орши.<sup>1</sup> В озеровидных расширениях водохранилищ зоопланктон стал лимнофильным. Нижние бьефы ГЭС и верховья водохранилищ представляют собой районы, где озерный зоопланктон принимает черты речного. На некоторых участках (от Ярославля до Костромы, в верховьях Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, в 60 км ниже Волгоградской плотины и т. д.) зоопланктон становится реофильным.

Видовой состав зоопланктона Волжского каскада расширился благодаря возникшему разнообразию экологических условий в озеровидных плесах, обширных прибрежных мелководьях, слабопроточных пойменных участках и в верховьях водохранилищ, где сохранились элементы речного режима. Однако пополнению списка видов способствовало и общее усиление исследований жизни водохранилищ после их образования.

Наиболее богата группа *Rotatoria*. Из 200 видов (см. «Приложение») постоянно встречаются в планктоне 98, истинно пелагических видов среди них 45. Это представители семейств *Brachionidae*, *Asplanchnidae*, *Synchaetidae*. Среди *Cladocera*, насчитывающих 63 вида, пелагических 24. Это представители семейств *Sididae*, *Daphnidae*, *Bosminidae*, *Leptodoridae*, *Polyphemidae*. Из *Copepoda* зарегистрировано около 30 видов, наиболее многочисленны представители семейств *Temoridae*, *Diaptomidae* и *Cyclopidae*, из которых в пелагиали обитает около 25. Это виды *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Acanthocyclops*, *Eudiaptomus*, *Thermocyclops*, *Eurytemora*, *Heteroscope*.

Значительная часть встречающихся в открытых участках водохранилищ форм — прибрежные зарослевые и придонные виды, выносимые из обширных мелководий.

После превращения Волги в каскад водохранилищ планктонные ракообразные, поступающие и ранее из озер Северо-Запада, а также заносимые из Каспия, нашли себе подходящие условия и развились в озеровидных плесах. После образования Иваньковского и Рыбинского водохранилищ здесь размножались виды северо-западного озерного комплекса, особенно в Рыбинском, вследствие чего заселение более южных водохранилищ (Горьковского и Куйбышевского) шло быстрыми темпами. Так, в Куйбышевском водохранилище уже на втором году существования акклиматизировались 9 северных видов (Дзюбан, Урбан, 1968; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). После образования Саратовского водохранилища началось массовое размножение северных вселенцев и на этом участке Нижней Волги.

В настоящее время в Куйбышевском водохранилище зафиксировано 11 видов северного происхождения: *Daphnia cristata*, *Limnosida frontosa*, *Bosmina coregoni*, *B. crassicornis*, *B. longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Heteroscope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Eurytemora lacustris*, *Cyclops kolensis*.

В Саратовском водохранилище отмечено около 6 видов ракообразных северного происхождения, в Волгоградском они распространены шире и достигают большей численности, так как проточность этого водоема значительно ниже, и эти озерные пелагические формы нашли здесь более благоприятные условия существования.

Одновременно шел процесс проникновения на север ракообразных южного происхождения, хотя в значительно меньших масштабах. До зарегулирования Волги *Heteroscope caspia* встречалась изредка лишь в районе

<sup>1</sup> После строительства Ржевского водохранилища условия на этом участке коренным образом изменятся; здесь сложится лимнофильный зоопланктон под влиянием озер истоков Волги.

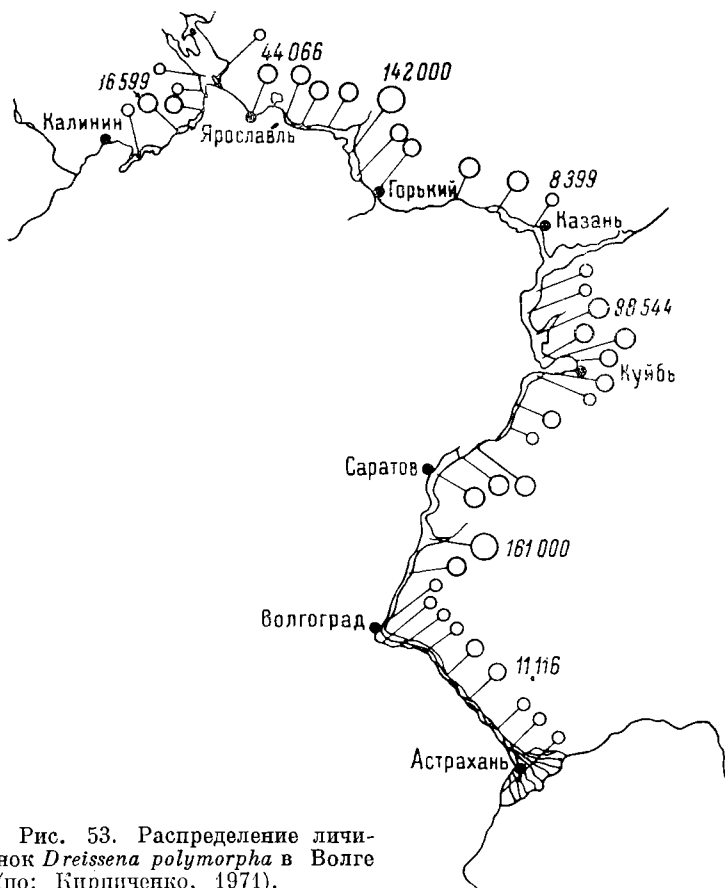


Рис. 53. Распределение личинок *Dreissena polymorpha* в Волге (по: Кирпиченко, 1971).

Астрахани (Бенning, 1919). С 1965 г. этот вид постоянно регистрируется в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища.

В Волгоградское водохранилище проникли представители каспийской фауны: *Cornigerius maeoticus*, *Calanipeda aquae dulcis* (Вьюшкова, Гурова, 1968; Вьюшкова, 1971; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). С другой стороны, некоторые широко распространенные ранее в Волге виды стали встречаться изредка и в небольших количествах: *Cladocera* — *Bosminopsis deitersi*, коловратка *Brachionus bennini*. Комплекс *B. deitersi* и *B. bennini* развивается летом в ограниченных местах Волжского плеса Иваньковского водохранилища (Ривьер, 1975). *B. deitersi* встречен также на некоторых участках Средней и Нижней Волги, где сохраняется значительная проточность.

В водохранилищах постоянным и существенным компонентом летнего зоопланктона стал *Chydorus sphaericus*. Этот вид широко распространен в озеровидных плесах всех водохранилищ, где проточность минимальна и цветение синезеленых водорослей хорошо выражено.

После снижения скоростей течения на значительной части волжского русла резко возросла численность моллюска *Dreissena polymorpha*, а его планктонные личинки стали в отдельных участках постоянными массовыми формами (Кирпиченко, 1971) (рис. 53).

#### ДОМИНИРУЮЩИЕ КОМПЛЕКСЫ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ВОДОХРАНИЛИЩАМ

После зарегулирования Волги в зоопланктоне стали преобладать ракообразные. Сократилось видовое разнообразие коловраток, увеличилось число форм и общее количество *Cladocera*, меньше изменился состав *Cope-*

пода. В 1957 г. до образования Волгоградского водохранилища *Rotatoria* составляли 65% от общего числа видов, *Copepoda* 25%, *Cladocera* 10%; в настоящее время соответственно 36, 22, 42%. Это соотношение мало изменяется в различных водохранилищах: в Ивановском *Rotatoria*, *Copepoda*, *Cladocera* — 39, 16, 35%, в Горьковском — 38, 23, 40%, в Куйбышевском — 48, 20, 32%, в Саратовском — 47, 25, 28%. Близлежащие водохранилища имеют большее сходство в видовом составе и соотношении групп зоопланктона. Эта особенность прослеживается и по другим биологическим группам. Коэффициент общности флоры Горьковского, Ивановского и Рыбинского водохранилищ почти одинаков (Лисицына, 1972).

Большинство видов зоопланктона (см. «Приложение») встречается по всей Волге, т. е. обнаруживается фаунистическое сходство, свойственное волжским водохранилищам как единой водной системе. Однако в силу огромной протяженности бассейна, различий климатических и ландшафтных зон, антропогенного воздействия зоопланктонные комплексы отдельных водоемов имеют индивидуальные черты.

Иваньковское и Углицкое водохранилища, расположенные в зоне смешанных лесов, эвтрофированы. Руководящие формы весной: *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, представители родов *Synchaeta*, *Brachionus*. Летом среди ракообразных преобладают *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, *Mesocyclops leuckarti*.

В озеровидном Рыбинском водохранилище среди коловраток доминируют *K. quadrata*, *Synchaeta*, *Conochilus*, среди ракообразных — *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*. В центральном плесе существует пелагический комплекс, сходный с таковым озер Северо-Запада: *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus*, *D. longispina*, *B. coregoni*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Limnospira frontosa*, *Conochilus*.

Зоопланктон речного участка Горьковского водохранилища до Ярославля представляет собой трансформированный зоопланктон Рыбинского: отмирают крупные ракообразные, устанавливается доминирование коловраток. В озерной части восстанавливается пелагический комплекс, очень сходный по видовому составу с зоопланктоном Главного плеса Рыбинского водохранилища, но здесь единична *Heterocope appendiculata*, меньше *Conochilus*, более многочисленны *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*. Ракообразные составляют основу зоопланктона — 61% от общей численности и 91% от общей биомассы (Петрова, 1967).

Зоопланктон Волжского и Камского плесов Куйбышевского водохранилища значительно различается, особенно по коловраткам. В Волжском плесе доминируют *Brachionus calyciflorus* и *Keratella quadrata*, в Камском — *Synchaeta*, *Asplanchna henrietta*, *Bipalpus hudsoni*. В центральных плесах среди *Cladocera* господствуют *Daphnia longispina* и *Bosmina longispina*. Численность *D. longispina* летом в Ульяновском плесе составляет 80% от всего количества зоопланктона. В Черемшанском заливе среди *Cladocera* доминирует *D. cucullata*. Ближе к плотине несколько возрастает роль диаптомида, хотя общая доля их в зоопланктоне невелика (2.7—6.6% от общего количества) (табл. 65).

В верховьях Саратовского водохранилища преобладает зоопланктон приплотинного плеса Куйбышевского. Однако происходит постепенное обеднение планктона вследствие значительной проточности. В озерной части зоопланктон представлен коловратками (*K. quadrata*, *B. calyciflorus*, *Asplanchna*) и ракообразными (*B. longirostris*, *B. coregoni*, *D. longispina*, *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eurytemora velox*) (Дзюбан, Ривьер, 1974).

Волгоградское водохранилище уже имеет ясно выраженные черты южного водоема. Среди коловраток здесь доминируют *B. calyciflorus*, *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna priodonta*, из ракообразных — *B. longirostris*, *D. brachyurum*, *D. longispina*, увеличивается численность *Heterocope caspia*, появля-



СООТНОШЕНИЕ ГРУПП ЗООПЛАНКТОНА В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ  
ПО БИОМАССЕ, %

	1967 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.
<i>Rotatoria</i>	5.7	11.8	16.5	9.8	23.1
<i>Cladocera</i>	68.8	71.7	54.6	63.8	39.6
<i>Cyclopoida</i>	21.0	13.8	22.3	19.8	32.4
<i>Calanoida</i>	4.5	2.7	6.5	6.6	4.9

ются другие формы южного происхождения — *Calanipeda aquae-dulcis*, *Cornigerius maoticus*.

Зоопланктон Нижней Волги от Волгограда до Астрахани после появления расположенного выше Волгоградского водохранилища значительно обогатился ветвистоусыми. В массовом количестве размножаются здесь *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia longispina* (Косова, 1968; Курашова, 1968). Планктон водоемов дельты Волги характеризуется большим видовым разнообразием. Здесь встречаются формы от речных (русло реки и рукавов), до прудовых (полои, зарастающие ерики). В протоках дельты летом в большом количестве размножаются *D. brachyurum* и *D. longispina*. На полях доминируют прудовые формы, представители рода *Brachionus* (*B. angularis*, *B. urceolaris*, *B. calyciflorus*), *Euchlanis*, *Keratella*, среди ракообразных — *Daphnia magna*, *Moina*, *Polyphemus pediculus*.

В различных зарастающих водоемах дельты, как и в прибрежной зоне волжских водохранилищ, в огромных количествах развиваются фитофильные, перифитонные и бентические формы коловраток и ракообразных. Видовой состав зоопланктона здесь чрезвычайно разнообразен (Косова, 1968). В авандельте вследствие уменьшения стока реофильный комплекс сменился лимнофильным.

Изменения в видовом составе зоопланктона продолжают и в настоящее время в связи с естественным и антропогенным эвтрофированием водохранилищ, воздействием подогретых вод ТЭС. Прогрессирующее зарастание макрофитами обширных малопроточных заливов и накопление в них детрита способствуют развитию богатых прудовых комплексов, где доминируют виды рода *Brachionus*, а среди *Cladocera* — *Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, *Ceriodaphnia* и зарослевые формы. Подобная картина наблюдается в крупных заросших заливах: в Шошинском плесе Ивановского водохранилища, Костромском расширении Горьковского, Черемшанском заливе Куйбышевского.

В зонах влияния сбросов подогретых вод, где среднесезонные температуры на 5—8° выше, чем в окружающем водоеме, создаются благоприятные условия для массового размножения теплолюбивых *B. longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *D. cucullata*, *Thermocyclops crassus* (Елагина, 1975; Ривьер, 1975).

В районах, подверженных постоянному многолетнему влиянию промышленных и бытовых стоков (акватории портов и крупных городов), видовой состав зоопланктона беднеет, исчезают многие виды, появляются иные, относящиеся к β- и α-мезосапробной зоне (Маркузова, 1968). Так, ниже Саратова в 1900—1920 гг. коловраток было 48 видов, ветвистоусых 33, веслоногих 16, в 1954 г. соответственно 16, 14, 11, в 1966 г. — 7, 11, 9 (Константинов, 1968).

*Moina micrura* в водохранилищах Нижней Волги отмечается вблизи населенных пунктов, где имеются бытовые стоки (Белова, Константинов, 1973). В наиболее теплые и маловодные 1972—1973 гг. мойны (*M. micrura* и *M. brachiata*) размножились в Верхней Волге, Рыбинском и Ивановском

водохранилищах не только в наиболее эвтрофированных участках (район Череповца), но и распространились на значительные акватории открытых плесов (Мордухай-Болтовской и др., 1975).

#### ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

В зимнее время мелководья водохранилищ лишены зоопланктона, так как при осеннем похолодании он исчезает там скорее, чем над глубинными русловыми участками. На руслах рек, где сохраняются положительные температуры, проточность незначительна и существует благоприятный кислородный режим, зимуют *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *C. vicinus*, их копеподитные стадии, взрослые диапомусы, *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, колорватки.

В Рыбинском водохранилище прогрев начинается в марте еще подо льдом. Наиболее интенсивно прогреваются участки поймы с глубиной 3—5 м, где



Рис. 54. Распределение зоопланктона в поверхностном слое Рыбинского водохранилища весной (по: Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

1 — *Copepoda*, 2 — *Cladocera*, 3 — область преобладания холододлюбивых циклопид.

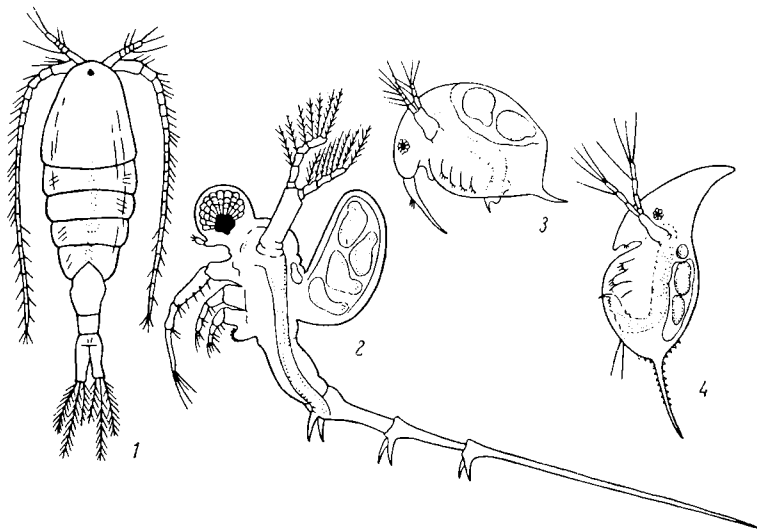


Рис. 55. Некоторые представители северо-западного озерного комплекса.

1 — *Heterocope appendiculata*, 2 — *Bythotrephes longimanus*, 3 — *Bosmina longispina*, 4 — *Daphnia cristata*.

температуры достигают 2—5°. Здесь начинается интенсивное размножение коловраток: *Synchaeta oblonga*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra dolychoptera*, *Notholca cinetura*, *N. squamula*. Эти теплые участки с интенсивным развитием жизни существуют непродолжительное время — до начала поступления под лед талых вод (Бакастов, 1978.)

После вскрытия водохранилищ развитие зоопланктона начинается на более прогреваемых мелководьях, в устьях рек, несущих более теплую воду, в заливах, ранее освобождающихся ото льда, чем центральные русловые участки.

В Рыбинском водохранилище в период весеннего прогрева разница температуры в различных участках бывает наиболее заметной. Это и определяет большие различия в горизонтальном распределении зоопланктона (табл. 66). В центре Рыбинского водохранилища холодные водные массы остаются в течение всего мая (Рыбинское водохранилище, 1972). Если в плесах (Волжский) и на мелководьях уже доминируют в зоопланктоне *Cladocera* (*Daphnia longispina*, *B. coregoni*, *B. longirostris*), то в центральных районах преобладают *Cyclops kolensis* и *C. strenuus*, встречается зимне-весенний *Conochiloides natans* (рис. 54, 55).

Таблица 66

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАННЕВЕСЕННЕГО (МАЙСКОГО) ЗООПЛАНКТОНА  
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

Год	Волжский плес			Главный плес		
	°С	тыс. экз./м³	г/м	°С	тыс. экз./м³	г/м³
1970	10.2	17.4	0.12	7.9	9.5	0.05
1971	10.3	126.0	0.47	7.6	67.0	0.35
1972	9.7	59.4	0.25	9.7	143.2	0.54
1973	11.7	36.0	0.13	10.2	53.1	0.19
1974	7.5	72.1	0.32	4.4	32.8	0.21
1976	12.8	210.0	0.81	11.3	50.3	0.18

В Иваньковском водохранилище распределение зоопланктона весной также определяется температурой. Верховья Волжского плеса вскрываются на 9—14 дней ранее приплотинного участка. Воды речного участка в мае наиболее прогреты (Буторин, 1969).

После строительства Конаковской ГРЭС в Мошковичском заливе — зоне влияния теплых вод — ранее всего (уже в середине апреля) появляются *Cladocera*, в массовом количестве размножаются коловратки (Ривьер, 1975).

Интенсивно развивается зоопланктон весной в мелководном Шошинском плесе. Температура здесь на 2—3° выше, чем в приплотинных участках Иваньковского плеса, где в зоопланктоне в это время преобладают перезимовавшие *Sorerosa*. Осенью наблюдается обратная картина — ранее жизнь угасает на мелководьях. На русловых участках Иваньковского плеса, где средние многолетние поверхностные температуры на 1.1° выше, чем в Волжском (Буторин, 1969), в октябре и даже в начале ноября зоопланктон сохраняет еще некоторые летние черты и отличается высокими количественными показателями (г/м<sup>3</sup>) по сравнению с мелководьем.

	Верхний участок Иваньковского плеса	Приплотинный участок
Мелководье (1.5—3 м)	0.24	0.22
Русло (14—16 м)	0.71	0.58

В наиболее проточных участках Угличского водохранилища зоопланктон беднеет, особенно это заметно среди *Cladocera*. Наибольшее количество ракообразных (*Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*) наблюдается в расширении вблизи устья р. Нерли (Мордухай-Болтовская, 1959).

Волжский плес Куйбышевского водохранилища, наиболее быстро прогревающийся весной, отличается массовым развитием коловраток. В глубоководных нижних плесах (Ундорском, Ульяновском, Приплотинном), где в течение мая сохраняются зимние холодные водные массы, зоопланктон состоит из перезимовавших копепоид (*Cyclops kolensis*, *C. vicinus*) и их копепоидных стадий.

Наиболее богаты весной мелководные заливы (Махотина, Соколова, 1972). В Черемшанском заливе ветвистоусые появляются на две недели раньше, чем в прилегающей части водохранилища. Они составляют 99% биомассы зоопланктона, достигающей 0.9 г/м<sup>3</sup>, тогда как количество копепоидного планктона приплотинного участка не превышает 0.1 г/м<sup>3</sup>. Осенью горизонтальное распределение зоопланктона в Куйбышевском водохранилище типично. Высокие биомассы в сентябре сохраняются лишь в открытых глубоководных участках. Особенно быстро охлаждаются верховья Камского плеса, принимающего холодные воды Камы. Здесь в сентябре—ноябре биомасса зоопланктона ниже, чем в Приплотинном в 3—5 раз.

В Саратовском и Волгоградском водохранилищах сохраняются те же закономерности горизонтального распределения зоопланктона, хотя они менее выражены, чем в озеровидном Рыбинском. Озерная часть Саратовского водохранилища четко разделяется на два района — мелководный и русловый. Мелководья находятся под влиянием рек, здесь раньше развивается зоопланктон, он значительно богаче, чем в районе русла (Дзюбан, Ривьер, 1974).

В Волгоградском водохранилище различия в горизонтальном распределении зоопланктона наиболее ярко выражены в период залития покоев. Благодаря быстрому прогреву этих мелководных участков здесь в массе развиваются ветвистоусые, тогда как в открытых русловых районах с глубинами 30—40 м остаются господствующими *C. kolensis*, *C. vicinus* и коловратки. Численность и биомасса на мелководьях и полах весной в три раза выше, чем на русле (Вольвич, Кравцова, 1976). В верхней наиболее мелководной и проточной зоне Волгоградского водохранилища осеннее снижение

количества зоопланктона происходит значительно быстрее, чем в нижней, — более глубокой, где охлаждение водной массы идет медленнее. Так, в сентябре биомасса зоопланктона в верхней части водохранилища составляет всего 0.03 г/м<sup>3</sup>, в нижней — 0.53 г/м<sup>3</sup> (Вьюшкова, 1971).

Во всех водохранилищах русловые участки Волги и крупных ее притоков, а также их устья, отличающиеся мощными отложениями серых илов, характеризуются в течение всего сезона более богатым зоопланктоном, чем пойменные участки. Это связано с благоприятными условиями зимовки здесь *Sopropoda* и зимних яиц планктонных ракообразных, а также с лучшими условиями питания как бентоса, так и планктона (Рыбинское водохранилище, 1972).

На мелководьях распределение и характер зоопланктона зависят от направления ветра. При ветрах, дующих с берега на пойму, в русловые участки выносятся масса зарослевых и прибрежных форм (*Sida crystallina*, *Polypheumus pediculus*, *Ceriodaphnia*, *Simocephalus* и др.).

Площади открытых песчаных мелководий в волжских водохранилищах в последние десятилетия продолжают расти вследствие выравнивания береговой линии, гибели мертвых лесов и разрушения торфяных сплавин (Буторин, Фортунатов, 1976). Фауна незащищенных мелководий по существу представляет собой сильно обедненный зоопланктон пелагических участков. Так, в пелагиали Рыбинского водохранилища в середине июня биомасса зоопланктона составляла в среднем 0.95 г/м<sup>3</sup>, в ближайшем открытом мелководье — всего 0.18 г/м<sup>3</sup>, в середине августа — 0.55 и 0.1 г/м<sup>3</sup> соответственно (Мордухай-Болтовской, 1974). Резкое повышение мутности воды при шторме вызывает гибель в первую очередь *Cladocera* — тонких фильтраторов. На песчаных отмелях Куйбышевского водохранилища нагонный ветер 12 м/с вызывал практически полную гибель ветвистоусых; при ветре 6 м/с продолжительностью около 2 суток численность ракообразных снижалась в 10—30 раз (Дзюбан, Урбан, 1970).

Распределение зоопланктона в Нижней Волге тесно связано с ходом половодья. При затоплении полей в них ранее всего (уже в апреле) развивается богатый зоопланктон. В старицах зимует большое количество копепоид (*C. strenuus*, *C. vicinus*, *Acanthocyclops*). Во время половодья эти копепоиды распространяются на полях и приступают к массовому размножению.

В руслах дельты весной кроме коловраток присутствуют формы, заносимые из временных водоемов. Летом вследствие уменьшения проточности, увеличения прозрачности после зарегулирования стока в рукавах дельты распространяются *Cladocera*: *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum* (Косова, 1968).

Авандельта Волги, представляющая собой обширное слабопроточное мелководье с пресной водой, песчаным дном и большим количеством растительных остатков, населена главным образом псаммофильной и зарослевой фауной, а также пелагическими видами, попадающими со стоком Волги. Распределение зоопланктона и его характер в значительной степени зависят от величины паводка, его длительности, летнего уровня, направления ветра, его силы и продолжительности. В периоды длительных ветров, дующих с Каспия, обнаруживается значительная примесь морских форм.

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Вегетационный период начинается в южных водохранилищах на 1—1.5 месяца раньше, чем на севере. Северная оконечность каскада — Рыбинское водохранилище; сюда весна приходит позднее, чем во все остальные водоемы Волги. Стандартные наблюдения, производимые с 1953 г. ИБВВ АН СССР дважды в месяц в течение вегетационного периода, позволили проследить картину сезонной динамики зоопланктона, которая типична для водохранилищ озерного типа.

Зимующий зоопланктон наиболее богат на руслах рек. Здесь встречаются при температуре 0.2—0.4° *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *Eudiaptomus*, *D. longi-*

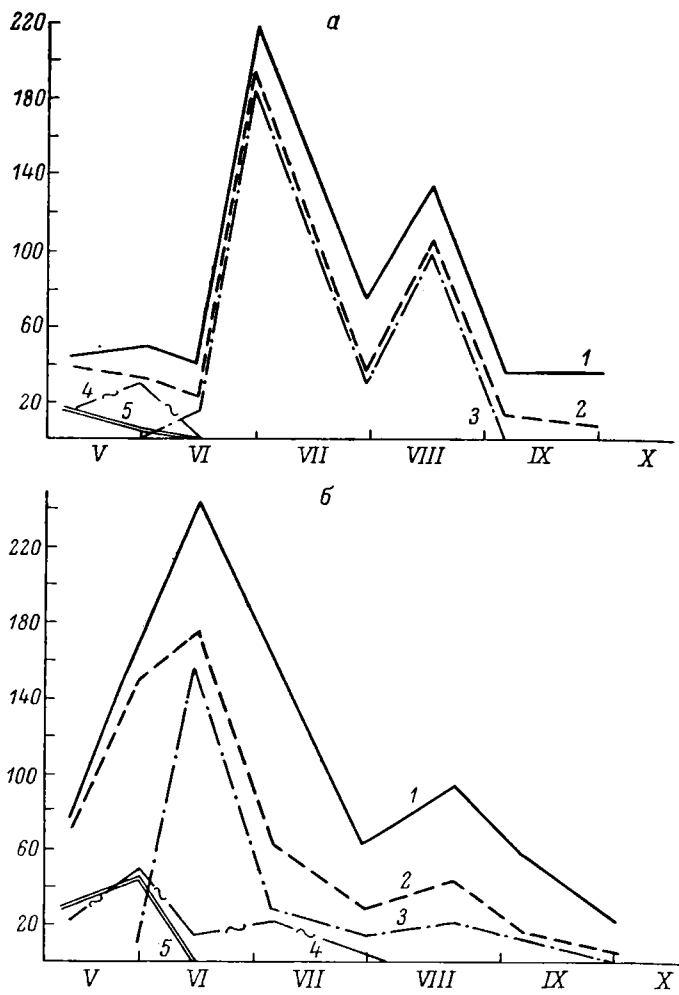


Рис. 56. Динамика зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1971 г.

а — Главный плес, б — Волжский отрог. 1 — общая численность, 2 — коловратки в целом, 3 — *Conochilus*, 4 — *Keratella quadrata*, 5 — *Synchaeta*. По оси ординат — численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>, по оси абсцисс — месяцы.

*spina*, *B. coregoni*, *C. vicinus*, из коловраток — *K. quadrata*, *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolychoptera*, *Notholea cinetura*, *N. squamula*.

Развитие зоопланктона начинается еще подо льдом: уже в марте в массовом количестве размножаются *S. oblonga*, *K. quadrata*, появляется *Notholea cinetura* (рис. 56). После вскрытия водоема вслед за максимумом синхеты следует пик численности *K. quadrata*, в середине мая появляется *Bosmina longirostris*, *B. coregoni* и *B. longispina*. Все эти виды быстро наращивают численность. В начале—середине июня образуется первый весенний максимум количества зоопланктона.

С прогревом водоема приступают к массовому размножению *Cladocera* (*Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *Leptodora*) и коловратки (*Asplanchna*, *Conochilus*). В это время почти исчезают синхеты, численность босмин снижается. Оптимальные условия питания, роста и размножения у дафний лежат в пределах 20—25°, тогда как для босмин — в интервале 18—20° (Рыбинское водохранилище, 1972). Поэтому пик численности босмин опережает пик численности дафний на 10—20 дней.

В середине лета (с конца июня до начала августа) численность *Cladocera* снижается, весенние коловратки и босмины почти исчезают, начинается

период падения количества зоопланктона — «летний провал численности» (рис. 56). В это время многочисленны лишь *Chydorus sphaericus* и *Bythotrephes longimanus*. Первый из них, видимо, связан с цветением синезеленых, битотреф обычно дает максимум численности в период

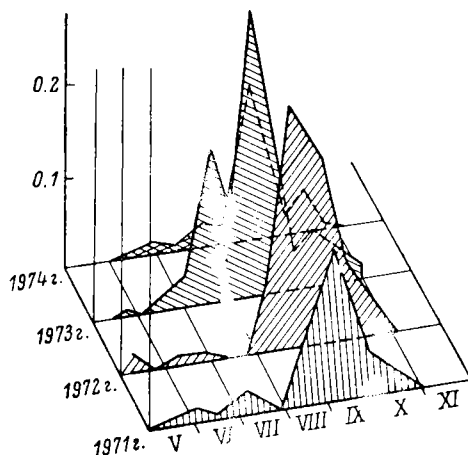


Рис. 57. Изменение биомассы *Chydorus sphaericus* в Главном плесе Рыбинского водохранилища.

По оси ординат — биомасса, г/м<sup>3</sup>, по оси абсцисс — месяцы.

наибольшего прогрева водоема (рис. 57, 58). К массовому размножению приступает и *Mesocyclops leuckarti*.

С конца августа до начала октября отмечается второй, менее интенсивный, чем весной, период размножения зоопланктона. Снова появляются в большом количестве коловратки и босмины. В образовании второго максимума дафнии не участвуют.

В пределах Рыбинского водохранилища сроки размножения отдельных видов сильно различаются по районам. Раньше всего жизнь пробуждается в Волжском плесе, принимающем более прогретые воды Ивановского и Угличского водохранилищ, затем в Моложском. В центральных участках водохранилища, где долго сохраняются холодные зимние водные массы, развитие зоопланктона запаздывает почти на две недели. В мае, когда в Волжском плесе уже в массовом количестве размножаются босмины и дафнии, в центральных участках в пробах преобладают перезимовавшие *Copepoda* (*Cyclops strenuus*, *C. kolensis*) и зимне-весенняя *Synchaeta oblonga*. Осенью по мере выхолаживания жизнь замирает ранее на прибрежных мелководных пойменных участках, а в центральных районах, имеющих большой теплозапас, еще продолжают размножаться ветвистоусые.

В Волжском плесе среди *Cladocera* преобладают *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*. Последний обычно имеет большой весенний максимум (конец мая, июнь) и менее выраженный осенний. У *D. cucullata* один период интенсивного размножения. По остальной акватории водохранилища среди *Cladocera* доминируют *B. coregoni* и *D. longispina*. *B. coregoni* образует два максимума численности, более четко выраженные, чем у *B. longirostris*: ве-

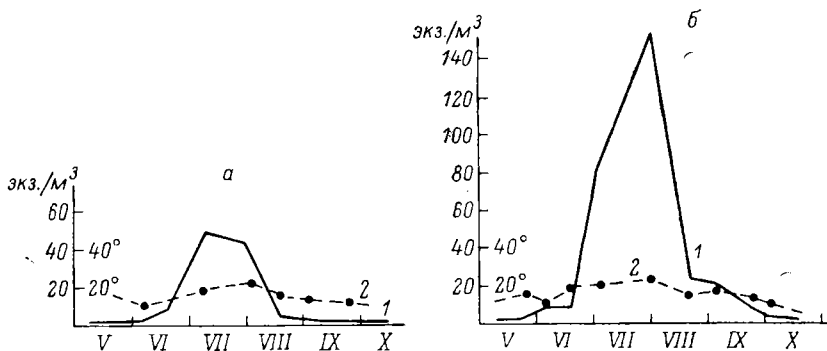
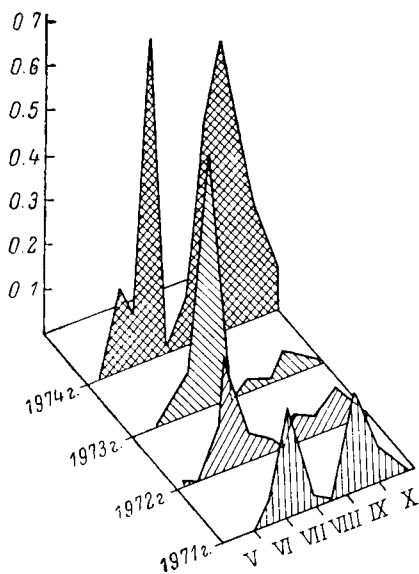


Рис. 58. Динамика численности *Bythotrephes longimanus* в Рыбинском водохранилище. а — Главный плес, б — Волжский плес. 1 — численность рачка, 2 — температура. По оси абсцисс — месяцы.



сенний (в течение июня) и осенний (в сентябре). Обычно весенний пик больше осеннего (Семенова, 1968), но иногда осенью *B. coregoni* размножается столь же интенсивно, как и весной (рис. 59).

Большую роль в летнем зоопланктоне играет *Conochilus*.<sup>1</sup> Весенне-летний подъем биомассы коловраток обычно связан с массовым размножением этой крупной колониальной формы. В наибольших количествах развивается *Conochilus* в Главном

Рис. 59. Изменение биомассы *Bosmina coregoni* в Главном плесе Рыбинского водохранилища

По оси ординат — биомасса, г/м<sup>3</sup>, по оси абсцисс — месяцы.

плесе, где значительная часть общей биомассы зоопланктона образуется этим видом (рис. 60).

Перезимовавшие особи *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides* приступают к размножению весной, одновременно выходят науплии и из латентных яиц. Массовое размножение этого первого поколения начинается в июне—июле, когда численность достигает наибольших величин (рис. 61, а) (Маловицкая, 1962). Кривые изменения биомассы этих видов в разные годы выглядят несколько различно. Однако массовое количество рачков наблюдается всегда с конца июня до начала сентября (рис. 66, б).

Кривая динамики всего зоопланктона в Рыбинском водохранилище обычно имеет два максимума — весенний и осенний, что связано с массовым развитием коловраток и босмин. Двувёршинный характер кривой яснее прослеживается по показателям численности, чем биомассы. Это связано с тем, что летом, в июле—августе, в зоопланктоне присутствуют крупные *Leptodora*, *Bythotrephes*, образующие большую биомассу по сравнению с коловратками, более многочисленными (на 2—3 порядка), но имеющими ничтожный вес. Поэтому кривая изменения биомассы иногда не имеет ясно выраженного летнего минимума по сравнению с кривой динамики численности.

В Ивановском водохранилище, расположенном юго-западнее в зоне смешанных лесов, развитие зоопланктона начинается раньше и имеет некоторые особенности: весенний максимум образуют *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* и *Bosmina longirostris*. При падении численности босмин (конец июня) начинает возрастать численность *D. cucullata* (рис. 62). Другие два вида дафний (*D. longispina* и *D. cristata*) играют подчиненную роль. *B. coregoni* немногочисленна, но, как в Рыбинском водохранилище, размножается дважды в году. Осенний максимум численности зоопланктона образует *K. quadrata*, иногда к ней присоединяется *K. cochlearis* и *Polyarthra eurypetra*, небольшую роль играет *B. coregoni*, интенсивность размножения которой осенью усиливается.

Депрессия в развитии коловраток всегда наблюдается в самое жаркое время года (конец июня—начало августа), одновременно происходит массовое размножение крупных *Cladocera* (*D. cucullata*, *Leptodora kindti*, *Diaphanosoma*), которые в июле—августе достигают наивысшего расцвета.

<sup>1</sup> В Белом озере (расположено в бассейне Волги) распространен *C. hippocrepis*. В Рыбинском водохранилище размножаются, видимо, *C. hippocrepis* и *C. unicornis*.



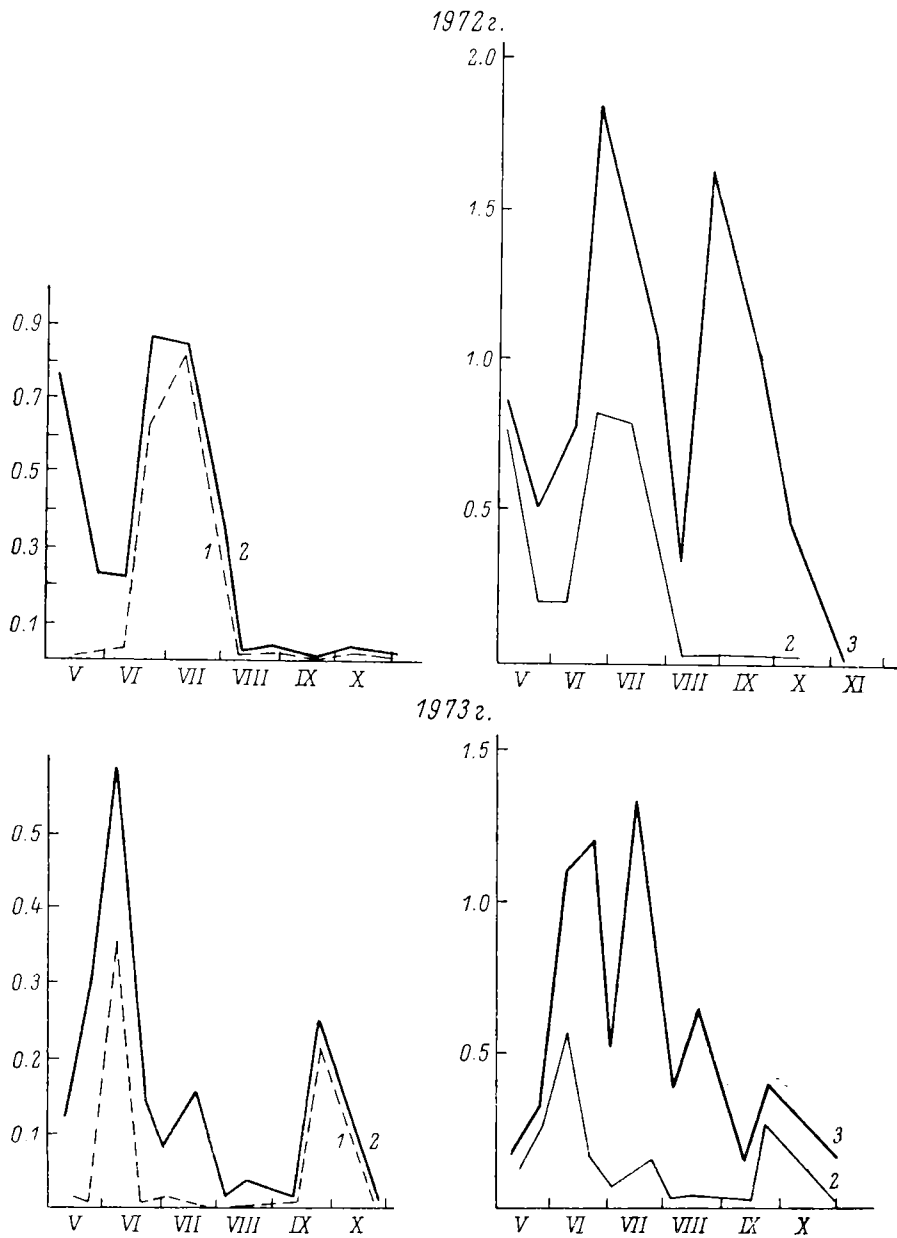


Рис. 60. Сезонные изменения биомассы *Conochilus* (1) всех *Rotatoria* (2) и всего зоопланктона (3) в Главном плесе Рыбинского водохранилища.

По оси ординат — биомасса, г/м³, по оси абсцисс — месяцы.

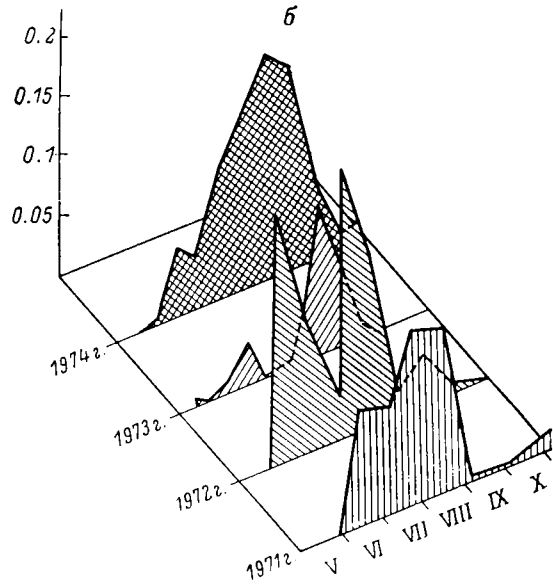
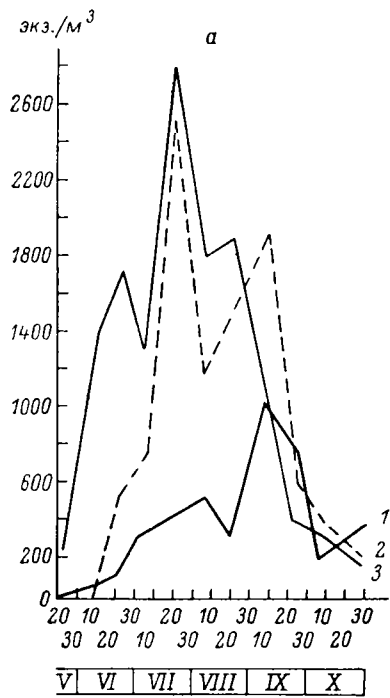


Рис. 61. Сезонная динамика численности и изменение биомассы *Diaptomidae* по годам в Рыбинском водохранилище.

а — численность (по: Маловицкая, 1962), б — биомасса в Главном плесе. 1 — *Eudiaptomus graciloides*, 2 — *Eu. gracilis*, 3 — копепоидные стадии. По оси ординат: а — численность, экз./м<sup>3</sup>, б — биомасса, г/м<sup>3</sup>, по оси абсцисс — дни и месяцы.

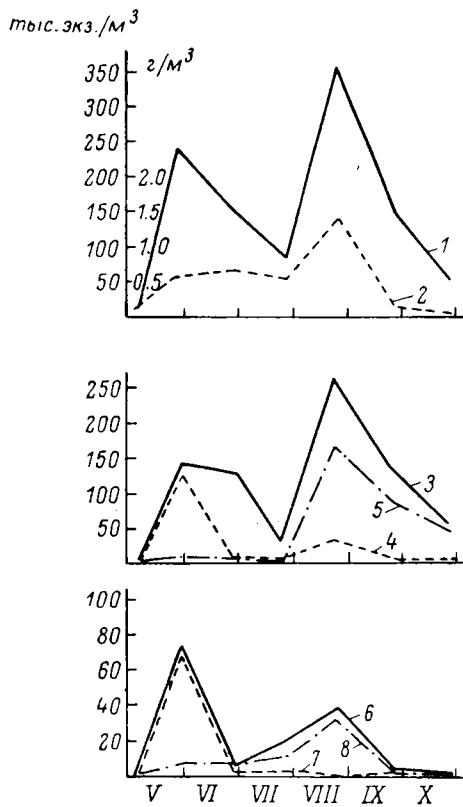


Рис. 62. Динамика численности и изменение биомассы зоопланктона в Ивановском водохранилище в 1967 г.

1 — общая численность, 2 — общая биомасса. Численность: 3 — коловраток, 4 — *Keratella quadrate*, 5 — *K. cochlearis*, 6 — ветвистоусых, 7 — *Bosmina longirostris*, 8 — *Daphnia cucullata*.

Кривая изменения биомассы зоопланктона Иваньковского водохранилища в некоторые годы имеет один максимум в июле—начале августа, что объясняется преобладанием в это время крупных ракообразных, имеющих значительно больший вес, чем многочисленные коловратки.

Сезонные изменения зоопланктона Угличского водохранилища в общих чертах сходны с таковыми в Иваньковском. Среди ветвистоусых в июне преобладает *B. longirostris*, численность которой в это время в 3—5 раз выше, чем всех остальных *Cladocera*, вместе взятых. Однако наибольшие величины биомассы отмечаются в июле—августе, когда размножаются крупные ракообразные: *Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, а также *Chydorus sphaericus*. Таким образом, максимальные биомассы в Угличском и Иваньковском водохранилищах наблюдаются в июле—августе при размножении ракообразных, тогда как в Рыбинском — в июне при массовом количестве коловраток (Мордухай-Болтовская, 1959).

Сезонные изменения зоопланктона верхнего участка Горьковского водохранилища определяются стоком из Рыбинского и ролью течения. В озеровидном участке сезонная динамика численности в первые годы существования была почти такой же, как в Рыбинском водохранилище (Луфёрова, 1963).

В среднем участке водохранилища в русле Волги зимуют *Cyclops strenuus*, *C. vicinus* и коловратки. Ранней весной вслед за кратковременной вспышкой численности *Synchaeta* следует массовое размножение циклопов и *Keratella quadrata*, которая в это время образует до 75% численности от всего зоопланктона. Затем в планктоне появляется в большом количестве *Asplanchna priodonta* и босмины. В отличие от Рыбинского водохранилища здесь наряду с *Bosmina coregoni* не меньшую роль играет *B. longirostris* (Елагина, 1975). Наблюдается первый весенне-летний максимум развития зоопланктона. В конце июня приступают к интенсивному размножению *Brachionus calyciflorus*, *Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* и *Mesocyclops leuckarti*. В июле наблюдается обычная депрессия зоопланктона. В конце августа численность опять начинает возрастать и следует осенний максимум, вызванный размножением коловраток и босмин (рис. 63). За весь вегетационный период *Cladocera* составляют основу биомассы и численности (92.9 и 69.4% соответственно). *Conochilus* и *Leptodora* не играют в среднем участке (Елагина, 1975) Горьковского водохранилища такой роли, как в Рыбинском, что связано с некоторой проточностью этого района.

В отдельных плесах огромного по протяженности Куйбышевского водохранилища развитие зоопланктона в течение сезона существенно различается.<sup>1</sup> Волжский плес освобождается ото льда на 8—20 дней раньше нижних плесов. Здесь в конце апреля—начале мая в массе размножаются коловратки: *Brachionus calyciflorus*, *K. quadrata*, *Synchaeta*, *Polyarthra dolychoptera*. В нижних плесах (Ульяновском, Приплотинном) первый вид немногочислен, среди коловраток весной доминируют синхеты и *K. quadrata*. С конца июня до начала августа (в зависимости от наступления максимального прогрева и штилевой погоды) численность коловраток сильно понижается. В августе—октябре *Rotatoria* образуют второй, несколько меньший по величине пик численности. В Волжском плесе относительная роль коловраток в зоопланктоне больше, чем в нижних. Кривые динамики численности коловраток носят двугорбинный характер (рис. 64).

Массовое размножение *Cladocera* — фильтраторов начинается в июне. Максимум развития *Daphnia longispina* отмечается в июне—июле. Общая кривая развития *Cladocera* носит обычно односторонний характер вследствие доминирования в зоопланктоне *D. longispina*, составляющей до 80% общей летней биомассы, особенно в озеровидных плесах (Ульяновском, Ундорском). *D. cucullata*, размножающаяся в массовом количестве лишь

<sup>1</sup> Данные по сезонной динамике Куйбышевского водохранилища приводятся по материалам стандартных рейсов 1967—1971 гг., любезно предоставленных Е. М. Налетовой.

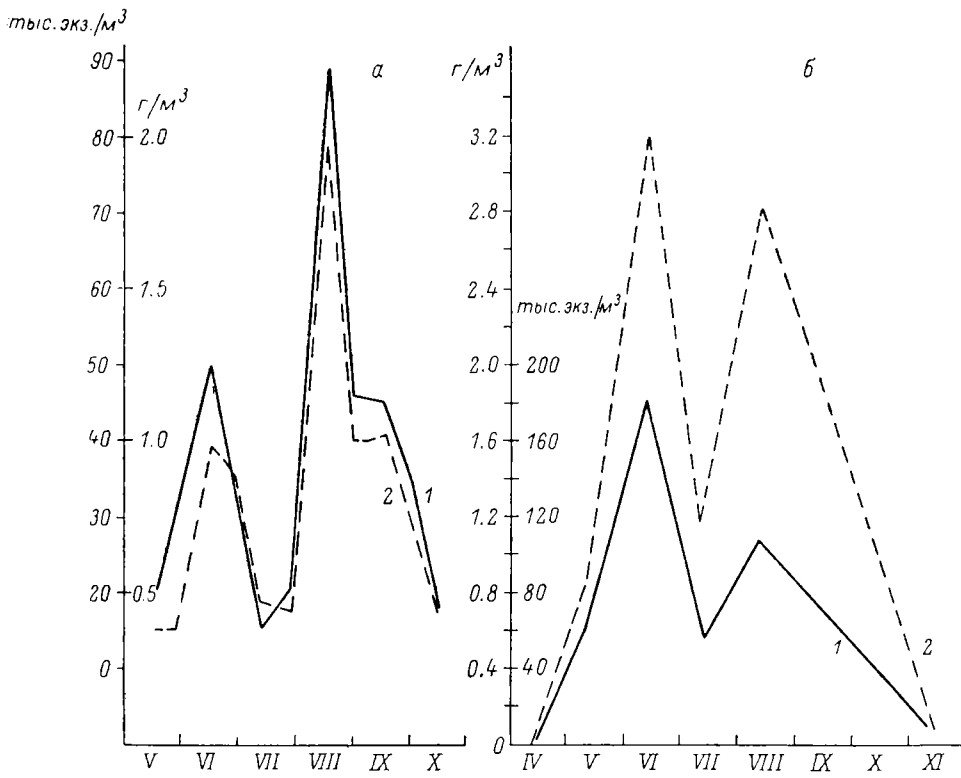


Рис. 63. Динамика численности и изменение биомассы зоопланктона в среднем участке Горьковского водохранилища.

а — в 1971 г., б — в 1972 г. 1 — численность, 2 — биомасса (по: Елагина, 1975). По оси ординат — численность, тыс. экз./м³, биомасса, г/м³, по оси абсцисс — месяцы.

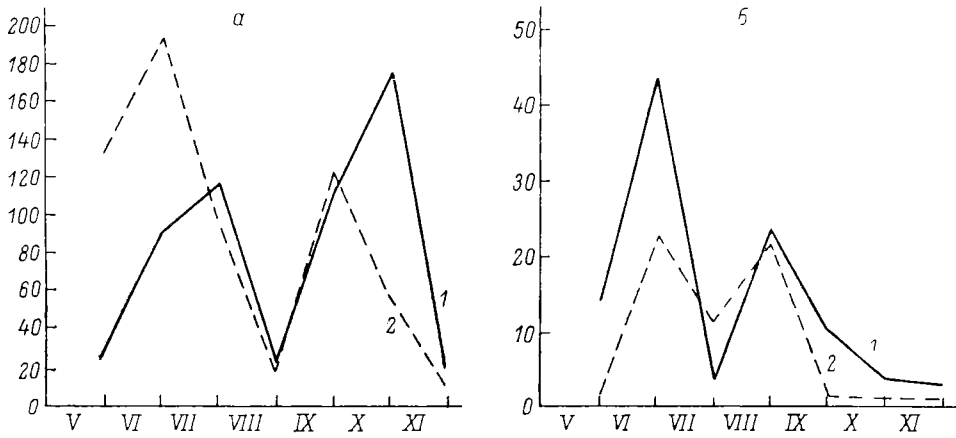


Рис. 64. Динамика численности коловраток в Куйбышевском водохранилище.

а — Волжский плес, б — Ульяновский плес. 1 — в 1970 г., 2 — в 1971 г. По оси ординат — численность, тыс. экз./м³, по оси абсцисс — месяцы.

в Черемшанском заливе, имеет одновершинную кривую с максимумом в июле, достигая численности 66.4 тыс. экз./м<sup>3</sup> и биомассы 9.3 г/м<sup>3</sup>. Среди встречающихся в водохранилище *B. longispina*, *B. longirostris*, *B. coregoni* в средней части водохранилища (Тетюшский, Ундорский и Ульяновский плесы) преобладает *B. longispina*. Для заливов (Черемшанского, Усинского) более типична *B. coregoni*. У босмин наблюдаются два периода интенсивного размножения: поздневесенний после прогрева воды до 9—15° и менее выраженный — осенний (конец августа—сентябрь) (Дзюбан, Урбан, 1968), что типично для босмин во всех волжских водохранилищах. Максимальная численность крупных хищных *Cladocera* (*Leptodora* и *Bythotrephes*) наблюдается летом в период наибольшего прогрева водоема, что характерно для этих видов и в северных водохранилищах. *Cyclops kolensis*, размножающийся в значительных количествах весной, летом почти исчезает. В некоторые годы (1970) в весеннем планктоне *C. kolensis* и *C. vicinus* доминировали по численности и биомассе в Ульяновском и Приплотинном плесах. В весенне-летний период наблюдается максимальная численность у каланид, хотя роль этой группы в общей биомассе очень невелика — всего 4.5%, по численности — 3.6%. *Heterocope appendiculata* наблюдается в планктоне в июне—августе, размножается преимущественно в гипolimнионе.

Сезонная смена планктонных комплексов в Волгоградском водохранилище происходит сходно с таковой в других водохранилищах каскада. Зимний ценоз, состоящий из циклопов и коловраток, сменяется весенним, где по численности доминируют коловратки, а основу биомассы образует *Bosmina longirostris* на пойме и *B. longispina* в открытых участках. Летом в массовом количестве развивается *D. longispina*, *D. cucullata* и *B. longirostris*; дафнии образуют основу биомассы (до 50—56%) всего зоопланктона (Белова, 1975). В августе к массовому размножению приступает *Diaphanosoma brachyurum*, что характерно для Волгоградского водохранилища. Этот вид в некоторые годы образует самый высокий максимум численности за весь сезон (Вьюшкова, Белавская, 1968). В реке ниже Волгоградского гидроузла ход сезонных изменений выражается двувершинной кривой с максимумом в мае и августе—сентябре. Смена руководящих комплексов определяется стоком из Волгоградского водохранилища, который оказывает наибольшее влияние в период половодья (Мирошниченко и др., 1968).

Сезонная динамика численности зоопланктона водоемов дельты очень сложна вследствие многообразия экологических условий. В апреле в коренном русле Волги и в ее рукавах приступают к размножению перезимовавшие *Sopropoda*, размножаются коловратки; в мае количество коловраток быстро возрастает, появляются ветвистоусые. В конце мая—июне численность зоопланктона достигает максимума, а затем в течение августа постепенно снижается. В сентябре отмечается некоторое повышение количества зоопланктона, а в октябре наступает существенное снижение биомассы, связанное с выпадением из состава зоопланктона теплолюбивых форм (Курашова, 1968).

Сезонная динамика зоопланктона пойм дельты тесно связана с водным режимом. До зарегулирования они существовали 70—90 дней, сейчас срок их существования сократился вдвое (Коблицкая и др., 1976). Из-за быстрого спада воды зоопланктон пойм в низовьях дельты в некоторые годы не успевает пройти весь свой жизненный цикл и оставить зимующие яйца (Косова, 1968).

#### ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ

В незарегулированной Волге по вертикали зоопланктон был распределен равномерно. Такая картина прослеживалась на русле Волги у г. Куйбышева (Рухлядев, 1953, 1960). Количество коловраток и ракообразных (тыс. экз./м<sup>3</sup>) у дна и поверхности реки было практически одинаковым.

	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	Всего
У поверхности	16.9	1.81	2.12	20.8
0.6 м глубины	18.88	2.2	2.22	29.8
У дна	17.0	2.44	2.15	21.6

Подобное естественное для реки вертикальное распределение наблюдается в верховьях Иваньковского плеса (район с. Юрьевского) и в настоящее время. Здесь при сохранении проточности (0.13—0.15 м/с) численность *Rotatoria* и *Cladocera* (тыс. экз./м<sup>3</sup>) по всей толще воды одинакова, в поверхностном слое меньше веслоногих.

	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	Всего
Поверхность	12.1	3.2	2.88	18.18
Средний слой (4 м)	11.4	2.6	9.5	23.5
Дно (8 м)	9.3	2.8	5.7	17.7

В водохранилищах на малопроточных участках русла и глубоких участках поймы вертикальное распределение зоопланктона зависит от сезона. Зимой зоопланктон сосредоточен у дна, где выше температура воды, присутствуют кислород и бактерии. Со вскрытием водоема и прогревом поверхностных слоев начинается размножение коловраток. Температурный градиент весной в слое скачка в Рыбинском водохранилище достигает 4.1—8.6°. При этом ветровое перемешивание не разрушает стратификацию, она сохраняется в наиболее глубоких участках в течение мая (Буторин, 1969). Весенний прогрев Горьковского водохранилища также сопровождается температурным расслоением, которое исчезает к концу весны. В этот период наблюдается максимальная за весь сезон неравномерность вертикального распределения: в эпилимнионе — масса коловраток и ветвистоусых, ниже — холодолюбивых циклопов.

Летом на пойме и в затопленных руслах Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ наблюдается гомотермия. Температурная стратификация кратковременна и неустойчива, дефицит кислорода у дна отмечается редко (Щербаков, 1941; Буторин, 1969). Населенность тех или иных слоев на глубоких участках летом зависит от времени суток, так как значительная часть ракообразных относится к активным мигрантам.

В затопленных пойменных озерах, где проточность отсутствует, сохраняется в течение всего сезона температурная стратификация. При этом придонные слои могут иметь дефицит O<sub>2</sub> и накапливать свободную CO<sub>2</sub>. Гиполимнион в таких участках лишен зоопланктона, а поверхностные слои обычно богаты населены до слоя температурного скачка (рис. 65). Миграции зоопланктеров происходят только в пределах эпилимниона.

В Куйбышевском водохранилище, где глубины достигают 30—40 м, наблюдается в период весеннего прогрева четко выраженная температурная стратификация, разница между поверхностным и придонным слоями составляет 7.5° и более. В наиболее глубоких участках термоклин сохраняется в течение всего лета до конца августа (Буторин, 1969). В таких участках отмечаются большие различия в вертикальном распределении как отдельных видов, так и различных возрастных стадий одного и того же вида (Дзюбан, Урбан, 1976).

Вертикальные миграции организмов в течение суток имеют место и в текучих водах, но там их трудно проследить вследствие турбулентного перемешивания в потоке и постоянного направленного сноса.

В водохранилищах водные массы перемещаются в результате стоковых и ветровых течений. Стоковые течения более четко проявляются в подледный период, летом они прослеживаются только в верхних участках речных плесов. Ветровое же воздействие вызывает сильные течения в поверхностном слое глубиной до 2—3 м и компенсационные течения в слоях, расположенных глубже. Сила этих течений такова, что они способны сносить большие

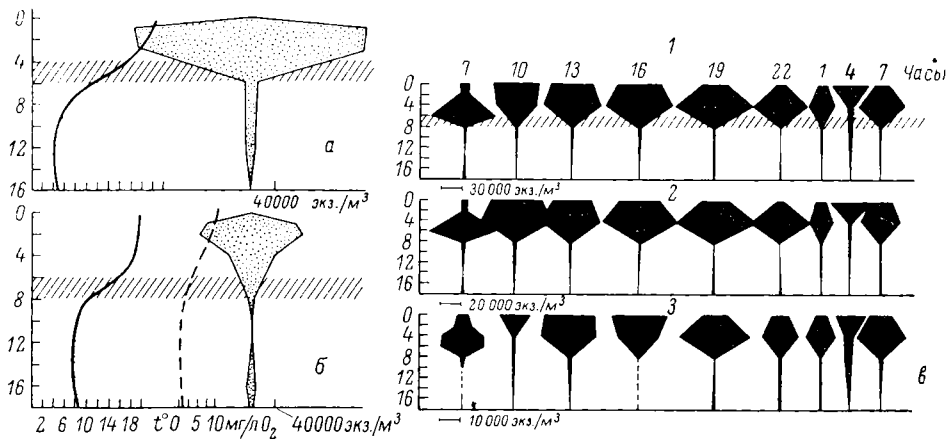


Рис. 65. Вертикальное распределение зоопланктона, температуры и кислорода в июне 1973 г. (а) и в 1975 г. (б) и *Daphnia cucullata* в течение суток (в) в затопленном оз. Видогощь на Ивановском водохранилище.

1 — все популяции, 2 — половозрелые особи, 3 — молодь. По оси ординат — глубина, м.

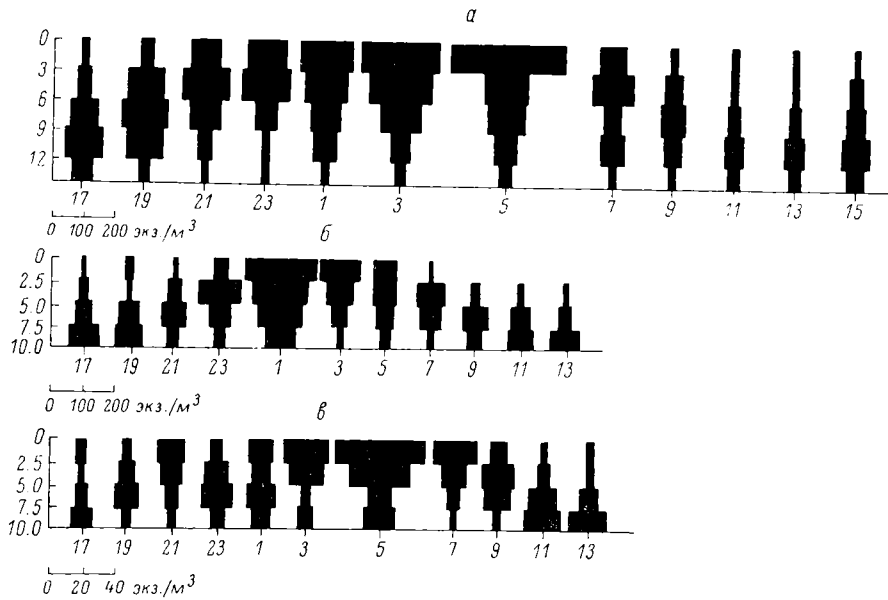


Рис. 66. Вертикальные суточные миграции *Bythotrephes longimanus*.

а — в июле 1975 г. в Волжском плесе, б — в июле 1974 г. в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, в — в сентябре 1976 г. в Озерном плесе Горьковского водохранилища (по: Зозуля, 1975).

массы поднявшихся к поверхности ракообразных на значительные расстояния (Бакастов, Литвинов, 1971). Однако существуют устойчивые районы с повышенной плотностью зоопланктона, который совершает ритмичные суточные миграции. Это объясняется наличием компенсационных течений, которые возвращают сносимый планктон в обратном направлении. Кроме того, ракообразные способны двигаться против слабого (до 0.2 см/с) течения (Луфферова, 1962) или во время шторма оставаться в спокойных слоях, не поднимаясь к поверхности (Ривьер и др., 1975).

Вертикальные суточные миграции хорошо прослеживаются на пойменных участках водохранилищ в штилевую погоду. Наиболее четко миграции выражены у хищных клadoцер — *Leptodora* и *Bythotrephes*, некоторых *Cyclops* и *Eudiaptomus*. Диапазон миграций зависит от возраста рачков: у новорожденных особей и науплиев миграции почти не выражены.

У *Bythotrephes* половозрелые особи днем держатся в придонных слоях, а ночью поднимаются к поверхности. Летом подъем и опускание рачков от дна до поверхности происходят за 2—3 ч, осенью значительно быстрее, иногда наблюдаются 2 подъема (Зозуля, 1975) (рис. 66). Отрождение молоди происходит в самое теплое время в поверхностном слое, где она и остается в течение суток, а затем тоже начинает участвовать в миграциях всей популяции (Ривьер, 1971). Сходная картина миграций наблюдается у лептодоры с той разницей, что молодь у этого вида появляется на свет очень мелкой, дольше остается в поверхностном слое и не участвует в миграциях всей популяции (Мордухай-Болтовская, 1968). В районах с глубинами 15—20 м в Ивановском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах при гомотермии миграции лептодоры и битотрефа охватывают всю толщу воды.

Науплиальные стадии *Cyclops vicinus* не мигрируют, они распределены по всей толще воды либо скапливаются в различных горизонтах. Миграции взрослых особей выражены четко: летом в ночное время наблюдается подъем к поверхности, днем — погружение в придонные слои. *Mesocyclops leuckarti* в Рыбинском водохранилище обычно распределен равномерно по всей толще воды, при наибольшей освещенности летом (9—12) основная масса рачков сосредоточена ниже 5—6 м, ночью (22—24) рачки поднимаются в верхний слой (Рыбинское водохранилище, 1972).

В Куйбышевском водохранилище взрослые особи этого вида днем опускаются вглубь и уходят в гипolimнион. Копеподиты III и IV стадий преимущественно держатся в гипolimнионе, образуя скопления в самых придонных слоях (Дзюбан, Урбан, 1976).

К активным, но не обязательным мигрантам относятся босмины и дафнии. Вертикальное распределение *Bosmina coregoni* в Рыбинском водохранилище меняется по сезонам (рис. 67). Весной, в период прогрева водоема, когда температура поверхностных слоев выше, чем придонных, на 5°, вся популяция в течение суток сосредоточена на глубинах до 4 м. Летом в период гомотермии наблюдается ночной подъем части популяции к поверхности и погружение в придонные слои с рассветом (Семенова, 1971).

В период падения численности (июль—начало августа) при максимальном прогреве поверхностных слоев и цветении синезеленых у *B. longispina* вертикальное распределение в течение суток не менялось: популяция, состоящая в это время почти из одних партеногенетических самок, была сосредоточена у дна.

Вертикальное распределение *D. longispina* и *D. cucullata* также меняется по сезонам. Весной, в период температурной стратификации, все особи *D. longispina* сосредоточены в поверхностном слое. Такая картина вертикального распределения наблюдается на участках, где имеется термоклин в течение лета.

Вертикальное распределение *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, по данным Л. М. Маловицкой (1962), изменяется по сезонам. Науплиальные стадии весной в Рыбинском водохранилище концентрируются в наиболее прогретом поверхностном слое, в Приплотинном плесе Куйбышевского водо-



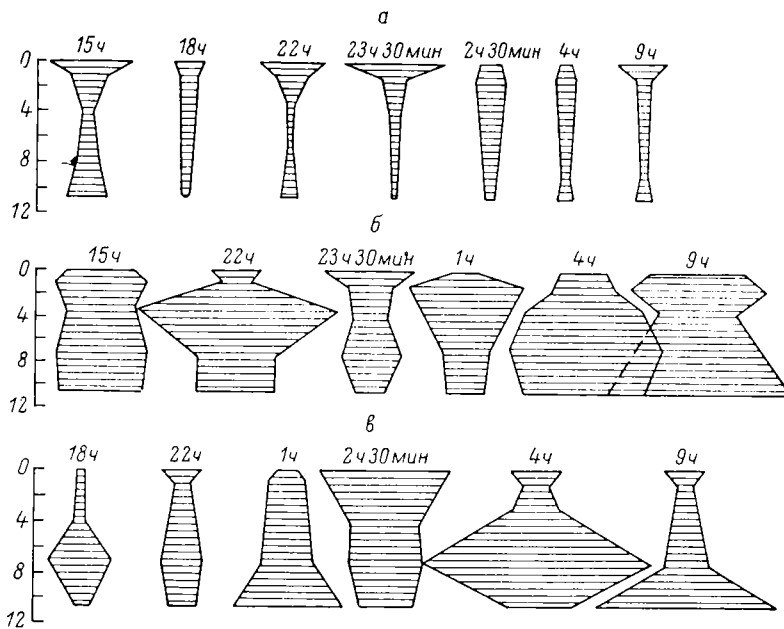


Рис. 67. Вертикальное распределение *Bosmina coregoni* в течение суток в Рыбинском водохранилище в начале ноября при наличии температурной стратификации (а), в конце ноября (б) и в конце июля (в) при гомотермии (по: Семеева, 1971).

По оси ординат — глубина, м.

хранилища такое распределение сохраняется и летом, так как разница придонной и поверхностной температуры достигает  $7.2^{\circ}$ . При прогреве всей толщи воды науплии распределяются более или менее равномерно. Взрослые особи этих видов активно мигрируют. В районах, лишенных температурного расслоения, передвижения рачков в течение суток охватывают всю толщу воды: днем они держатся в средних и придонных слоях, к полуночи основная масса поднимается и концентрируется в слое 0—2 м, с восходом солнца начинается обратная миграция вглубь. На глубоких стратифицированных участках миграции *H. gracilis* и *E. graciloides* происходят в пределах эпилимниона, только в полуденные часы часть взрослых особей на короткое время уходит ниже слоя температурного скачка в гиполимнион. *Heterocope appendiculata* — вид северного происхождения, в Куйбышевском водохранилище держится летом преимущественно в придонных слоях гиполимниона, лишь ночью часть популяции поднимается в поверхностные слои. Иначе распределена *H. caspia* — форма южного происхождения. Основная масса особей держится в течение суток в эпилимнионе (Дзюбан, Урбан, 1976).

Для коловраток перемещения в толще воды и образование скоплений в том или ином слое известны, но четких миграций не наблюдается. Обычно *Rotatoria* концентрируются в поверхностном слое в течение всего времени суток (Махотина, 1968).

#### ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ЗООПЛАНКТОН АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Превращение Волги в каскад водохранилищ, строительство тепловых электростанций, рост промышленности, судоходства, сельскохозяйственное освоение берегов и т. д. оказывают антропогенное воздействие на водоемы и их население.

Пелагический зоопланктон, сформировавшийся в приплотинных озеровидных плесах, при прохождении через турбины ГЭС испытывает большие изменения под воздействием давления, турбулентного перемешивания,

гидравлических ударов. Усиленное перемешивание воды после плотины также неблагоприятно влияет на крупные формы зоопланктона. Выпадение отдельных видов начинается сразу после поступления воды из водотоков ГЭС. По мере удаления от гидроэлектростанции в условиях речной проточности зоопланктон все более теряет черты лимнофильного.

Падение количества зоопланктона в нижнем бьефе ГЭС характерно для всех водохранилищ Волги. Более всего страдают ветвистоусые. Сразу после турбин Ивановской ГЭС их остается всего 17%, а в 12 км ниже плотины — 12% от исходного количества.

Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	Верхний бьеф у плотины	Нижний бьеф у плотины	12 км ниже плотины
Общая	226.5	121.8	82.5
Ветвистоусые	190.0	32.5	29.0

Пелагический зоопланктон Рыбинского водохранилища в речном участке Горьковского полностью изменяется, в 150 км ниже плотины ветвистоусые исчезают: в пробах присутствуют лишь коловратки и веслоногие.

Биомасса, г/м <sup>3</sup>	Верхний бьеф	150 км ниже плотины
Общая	0.44	0.086
Ветвистоусые	0.175	0

По данным Л. А. Луферовой (1960), в приплотинном участке Горьковской ГЭС биомасса зоопланктона была 1.24 г/м<sup>3</sup>, а в 4 км ниже плотины — 0.08 г/м<sup>3</sup> или 6% от исходного количества.

В стоке Куйбышевского водохранилища *Cladocera* летом составляют 60—70% по численности и 90% по биомассе. При большом расходе воды в 100 км ниже плотины их количество может доходить до нуля. От Волгоградской плотины до дельты протяженность речного участка такова, что лимнофильный зоопланктон Волгоградского водохранилища полностью перерабатывается в реофильный (Дзюбан, Ривьер, 1974).

Значительная трансформация зоопланктона происходит также в потоке охлаждающей воды теплоэлектростанций, хотя влияние их более локально. Забор охлаждающей воды производится в искусственно углубленных русловых участках Волги. В охлаждающую систему ТЭС поступают средние слои, наиболее богатые зоопланктоном летом. Организмы подвергаются воздействию течения, турбулентности, резкому подогреву, вибрации, давлению в охлаждающей системе. Состояние зоопланктона при выходе воды в водоем оказывается иным по сравнению с наблюдающимся в районе водозабора. Крупные планктонические формы с длинными конечностями (лептодора, лимносида, диафанозома, крупные дафнии и копеподы) страдают при этом наиболее сильно. Отмирание рачков продолжается в теплом потоке на значительном расстоянии (до 10 км в зоне влияния Конаковской ТЭС). Интенсивное воздействие подогретых вод наблюдается в наиболее теплые периоды лета, как это проявилось, например, в жаркие и маловодные 1972—1973 гг. (Ривьер, 1974, 1974б, 1975). С увеличением температуры до 32.5° количество неподвижных животных увеличивается, однако оно достаточно велико и при 26° (табл. 67). После прохождения агрегатов ТЭС и водопада в отводящем канале у значительной части рачков прекращается движение, затем начинается разложение кишечника, растекается глазной пигмент. За сутки при 26° при расходе воды 4.500 тыс. м<sup>3</sup> в сутки травмируется 6.5 т рачкового планктона. При современном расходе 7000 тыс./м<sup>3</sup> за сутки и температуре 32.5° — 12 т рачков. Теплый поток изменяет вертикальное распределение зоопланктеров. После прохождения ТЭС и отводящих каналов оставшиеся в живых ракообразные активно реагируют на неблагоприятные условия (течение и высокие температуры) и мигрируют в более холодные придонные слои. Здесь в различных

Таблица 67

БИОМАССА ТРАВМИРОВАННЫХ РАЧКОВ ПРИ РАЗНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ, г/м<sup>3</sup>

Вид	20—21 VII 1971 при 26°		26 VII 1972 при 32,5°	
	живые	неподвижные	живые	неподвижные
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	—	—	0.16	0.14
<i>Limnosedra frontosa</i>	0.21	0.11	—	—
<i>Daphnia cristata</i>	0.03	0.02	0.14	0.10
<i>D. longispina</i>	0.03	0.01	0.14	0.07
<i>D. cucullata</i>	2.73	0.95	0.92	0.56
<i>Bosmina</i>	0.28	0.04	0.12	0.05
<i>Leptodora kindtii</i>	0.35	0.21	1.56	0.78
<i>Copepoda</i> (взрослые и копепо- диты)	0.78	0.12	1.00	0.02
Всего:	4.41	1.46	4.04	1.72

экологических нишах образуются скопления ракообразных (Елагина, 1975; Ривьер, 1975). В теплом потоке остаются лишь коловратки, молодь *Cladocera* и *Copepoda*, неспособные преодолеть течение и пассивно сносимые потоком.

В результате роста промышленности и сельского хозяйства в бассейне Волги увеличивается количество сточных вод, поступающих в реку. Создание каскада водохранилищ оказывает двойное влияние на самоочищающую способность водоемов. В водохранилищах, имеющих большой объем воды, возможно большее разбавление — здесь большие биомассы фито- и зоопланктона; в то же время благодаря снижению скоростей течения возможно сильное локальное влияние сбросов (Зениц, 1968). Такими районами, подверженными многолетнему воздействию промышленных и бытовых стоков, являются участки возле портовых сооружений и акватории городов. Бытовые и промышленные стоки вызывают не только изменения состава, количественных показателей, но и вертикального распределения животных. Например, ниже Саратова количество коловраток снижается на порядок. Зоопланктон распределяется в средних горизонтах и избегает поверхностного слоя, где имеется нефтяная пленка, а также придонного, в котором сосредоточены тяжелые фракции нефти и тяжелые металлы (Белова, Константинов, 1973, 1975). В пределах Самарской Луки сбросы сточных вод (по некоторым данным) оказывают различное воздействие на зоопланктоны. На одних участках численность снижается приблизительно в 2 раза, на других, куда поступают бытовые сточные воды, увеличивается за счет  $\beta$ - и  $\alpha\beta$ -мезосапробных форм.

#### ОЦЕНКА РАЗЛИЧНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ ПО БИОМАССЕ И ПРОДУКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА

Зоопланктон волжских водохранилищ по сравнению с бентосом относительно богат. В настоящий период рыбы-планктофаги все более увеличивают свою численность, удлиняется этап планктонного питания и у бентофагов (Гордеев, 1968; Постнов, 1968).

Величины биомассы, создаваемой зоопланктоном, органически связаны с общей продуктивностью и трофией водоема.

Наибольшей первичной продукцией, создаваемой фитопланктоном, среди водохранилищ Верхней и Средней Волги характеризуется Иваньковское, наименьшей — Рыбинское. Горьковское и Куйбышевское водохранилища занимают промежуточное положение, в Куйбышевском более продуктивны верховья и приплотинная часть, менее — глубоководные центральные плесы (Пырина, 1968; Романенко, 1976).

По степени зарастания водоема и продукции высшей водной растительности водохранилища Волги распределяются следующим образом. Наибольшая площадь зарастания в Иваньковском водохранилище (16.7%), здесь же создается максимальная продукция — 75.8 г/м<sup>3</sup>. Рыбинское и Горьковское водохранилища очень близки по зарастаемости (1.3 и 1.4%) и по продукции. Минимально развиты макрофиты в Волгоградском водохранилище — 0.9% зарастаемости и 5.8 г/м<sup>2</sup> продукция (Экзерцев, Довбня, 1974).

Аналогично изменяются в водохранилищах каскада количества бактерий и продукция бактериальной биомассы. Максимальные величины отмечены в Иваньковском водохранилище (2.8 млн/мл и 136 мкг С в сутки), минимальные — в Рыбинском (1.6 и 25 соответственно). Близки по этим показателям между собой Горьковское, Саратовское и Волгоградское водохранилища: 1.8 и 41, 1.9 и 33, 1.9 и 54 соответственно (Романенко, 1976).

Подобные различия водохранилищ по величине их первичной продукции, создаваемой фитопланктоном и высшей водной растительностью, и продук-

Т а б л и ц а 68

СРЕДНЯЯ БИОМАССА ЗООПЛАНКТОНА, г/м<sup>3</sup>

Год	Рыбинское водохранилище		Иваньковское водохранилище
	Главный плес	Волжский плес	Иваньковский плес
1970	0.56	0.98	2.78
1971	1.41	1.08	—
1972	2.0	2.22	3.8
1973	1.01	1.07	4.73
1974	0.75	1.09	2.72

ции бактериальной биомассы в общих чертах проявляются и в зоопланктоне. Наиболее богато зоопланктоном Иваньковское водохранилище. Оно значительно продуктивнее Рыбинского, как его пелагических районов, так и Волжского плеса (табл. 68).

Основную биомассу зоопланктона Иваньковского водохранилища образуют *Cladocera* — тонкие фильтраторы, среди них доминируют *Bosmina longirostris* и *Daphnia*

*cucullata*. Только эти два вида создают в июне—августе от 30 до 74% общей биомассы.

По сравнению с 1955—1956 гг. количество зоопланктона в Иваньковском водохранилище возросло. Возможно, это связано с эвтрофированием водохранилища, с его прогрессирующим зарастанием. В настоящее время высшая водная растительность занимает уже 23% площади водоема по сравнению с 17% зарастаемости, наблюдавшейся в 1958 г., продукция же макрофитов увеличилась в 2 раза (Экзерцев, Мишулина, 1976). Большое количество детрита и бактериопланктона, образующееся вследствие отмирания высшей водной растительности, способствует размножению *Cladocera*-фильтраторов.

Особенно больших величин достигала биомасса в 1972—1973 гг. В 1974 г. среднелетние ее показатели были несколько ниже, чем в эти жаркие и маловодные годы. Высокая биомасса зоопланктона в течение второго маловодного засушливого 1973 г. свидетельствует о том, что существуют большие трофические ресурсы в этом водоеме, которые реализуются при повышенных температурах.

В Рыбинском же водохранилище повышенные биомассы зоопланктона наблюдались в 1972 и 1974 гг. В 1973 г. зоопланктона было немного (табл. 69). Сопоставление величин биомассы зоопланктона и численности бактерий с 1971 по 1974 г. показало, что наименьшими эти показатели были в 1973 г.

В 1974 г. при залитии заросших за 1972—1973 гг. наземной растительностью обширных мелководий сказался эффект «летования». Количество бактериальной пищи, а отсюда биомасса зоопланктона оказались повышенными.

Биомасса зоопланктона Горьковского водохранилища значительно возросла по сравнению с первыми годами его существования. В 1956 г. (первый год после залития) она составляла 0.8 г/м<sup>2</sup>, в 1959 г. — 0.37 г/м<sup>3</sup> (Лефёрова, 1963), в 1961—1966 г.г — 0.32 г/м<sup>3</sup> (Петрова, 1967). Среднесезонное коли-

Таблица 69

ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ И БИОМАССА ЗООПЛАНКТОНА  
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ в 1971—1974 гг.

Станция	1971 г.		1972 г.		1973 г.		1974 г.	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Коприно	1.31	0.68	1.9	0.61	1.05	0.56	1.89	1.02
Молога	1.22	0.66	1.86	0.78	0.91	0.62	1.81	0.92
Брейтово	1.09	0.75	1.58	0.75	0.96	0.56	1.53	0.79
Средний Двор	0.98	0.61	1.55	0.61	1.02	0.3	1.50	0.72
Наволоч	1.03	0.71	1.53	0.75	0.97	0.50	1.91	0.74
Измайлово	1.04	0.73	1.53	0.74	1.03	0.44	1.72	0.88
Среднее:	1.11	0.69	1.65	0.72	0.99	0.49	1.73	0.84

Примечание. I — численность бактерий, млн кл./мл, II — биомасса зоопланктона, г/м<sup>3</sup>.

чество бактерий в озерной части близко к величине, наблюдающейся в Рыбинском водохранилище — 1.33 млн кл./мл в 1961—1966 гг. Однако речной участок этого водоема богаче бактериальным населением (Марголина, 1971), чем его озерный участок и Рыбинское водохранилище.

	Бактерии, млн кл./мл	Сапрофиты, кл./мл
Рыбинское	1.72	200
Район Ярославль	2.15	31100
Участок Ярославль—Кострома	1.89	7400
Район Кострома	1.82	5200
Ниже Кострома	2.04	—
Озерная часть	1.33	280

Повышенная биомасса на участке Ярославль—Кострома связана с поступлением бытовых стоков. Так, количество сапрофитов в районе Ярославля и Кострома на один—два порядка выше, чем в озерной части водоема и в Рыбинском водохранилище. В районе Кострома скорость течения снижается и происходит восстановление озерного зоопланктона, отличающегося высокими показателями. Особенно большая биомасса зоопланктона наблюдалась в 1972 и в 1974 гг., как это отмечено и для Рыбинского водохранилища: в 1970 г. 0.75 г/м<sup>3</sup>, в 1971-м 0.76, в 1972-м 1.34, в 1973-м 1.02, в 1974 г. 1.13 г/м<sup>3</sup>.

Участок Волги, где создается Чебоксарское водохранилище, будет отличаться повышенной численностью бактерий (в настоящее время их 2.2—3.0 млн кл./мл) вследствие влияния сточных вод и несколько более высокими биомассами зоопланктона по сравнению с Горьковским водохранилищем (Шахматова и др., 1976).

Количественные показатели зоопланктона отдельных плесов Куйбышевского водохранилища значительно различаются. Наиболее богат зоопланктоном Волжский плес, наименее — Приплотинный (табл. 70). Это согласуется с материалами по численности бактерий (Иватин, 1968б).

Таблица 70

БИОМАССА ЗООПЛАНКТОНА (г/м<sup>3</sup>) ПО ОТДЕЛЬНЫМ ПЛЕСАМ  
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
(по данным Е. К. Налетовой)

Плес	1967 г.	1968 г.	1969 г.	1970 г.	1971 г.	Среднее
Волжский	1.72	1.73	0.99	1.03	0.80	1.25
Волго-Камский	1.53	0.29	0.16	0.61	0.34	0.59
Ульяновский	1.3	0.32	0.68	0.38	0.66	0.67
Приплотинный	0.48	0.23	0.31	0.37	0.44	0.37
Черемшанский залив	0.49	2.4	1.17	0.44	0.435	0.99

Среднесезонная биомасса в Куйбышевском водохранилище с 1967 г. по 1971 г. колебалась от 0.514 до 1.04 г/м<sup>3</sup>: в 1967 г. 1.04 г/м<sup>3</sup>, в 1968-м 0.77, в 1969-м 0.74, в 1970-м 0.58, в 1971 г. 0.51 г/м. Эти показатели были близки к таковым в Рыбинском водохранилище.

Саратовское водохранилище отличается невысокими биомассами зоопланктона вследствие значительной проточности, слабо развитой прибрежной водной растительности, отсутствия притоков. Водное питание этого водоема на 99% осуществляется из вышележащего Куйбышевского водохранилища, в Приплотинном плесе которого количество зоопланктона (0.37 г/м<sup>3</sup>) самое низкое по всему водоему (табл. 70). По некоторым данным, биомасса зоопланктона в Саратовском водохранилище в июле 1972 г. составляла всего 0.35 г/м<sup>3</sup>, весной и осенью эти величины были еще ниже — 0.15 и 0.02 г/м<sup>3</sup> соответственно.

Волгоградское водохранилище, особенно его средние участки, несколько богаче Саратовского. Биомассы зоопланктона колеблются по годам от 0.6 до 7.9 г/м<sup>3</sup> (Вьюшкова, Белявская, 1968). По данным 1968—1971 гг., среднегодовая биомасса составляла 1.68 г/м<sup>3</sup> (Небольсина и др., 1976). Эти величины согласуются с несколько большей продукцией бактериопланктона (2.2—2.6 млн кл./мл) и с общей характеристикой данного водоема (Кудрявцев, 1971).

Показатели биомассы зоопланктона по всему каскаду согласуются с общей характеристикой водохранилищ по зоопланктону. Летом наиболее богаты верхневолжские водохранилища (в среднем 1.1 г/м<sup>3</sup>) с максимумом в озерной части Горьковского (1.7 г/м<sup>3</sup>), меньше зоопланктона в нижневолжских водохранилищах (0.78 г/м<sup>3</sup>), наименьший показатель в Саратовском (0.5 г/м<sup>3</sup>) (Пидгайко, Лаврентьева, 1976).

Прямая зависимость, существующая в водохранилищах между количеством бактерий и биомассой зоопланктона, изменяется в речных проточных участках Волги. Количество зоопланктона в речных участках снижается, так как лимнофильный комплекс погибает при значительной проточности. Биомасса в районах, где восстанавливается речной комплекс (*Rotatoria* и *Сорепода*), значительно ниже, чем в озеровидных расширениях перед плотинами. Бактериопланктон, наоборот, в речных участках может достигать 6.7 млн кл./мл, тогда как в открытых его количество колеблется от 2.0 до 3.1 млн кл./мл (Кудрявцев, 1971). Увеличение числа бактерий в речных участках связано с повышенной мутностью, что для зоопланктона, особенно для лимнофильных фильтраторов среди ракообразных, оказывается губительным.

Зоопланктон участка Волги ниже Волгограда значительно обогатился после строительства плотины. Хотя количество коловраток к 1972 г. снизилось по сравнению с 1958 г. в 3 раза, в то же время в зоопланктоне стало больше ракообразных, биомасса которых составляет 0.45 г/м<sup>3</sup> (Вольвович, Кравцова, 1976).

Вся жизнь дельты Волги определяется биостоком. В первые годы после зарегулирования реки у Волгограда наблюдалось некоторое увеличение показателей. Но уже к 1965 г. годовой биосток бактерий сократился на 67%, зоопланктона — на 89% (Горбунов, 1968). Зарегулирование, отстойный эффект в озеровидном плесе Волгоградского водохранилища, способствующее сокращению биостока, усугубляется образованием вследствие осушения дельты мощного фильтра из макрофитов, поглощающего биогены (Пирогов, 1968). В рукавах западной части дельты среднесезонная биомасса составляет 0.39 г/м<sup>3</sup>, в восточной — 0.35 г/м<sup>3</sup> (Курашова, 1968). Биомассы зоопланктона в полях, существующих только в период половодья, в некоторые годы достигают 7.5 г/м<sup>3</sup>, в маловодные годы значительно ниже — 0.6 г/м<sup>3</sup> (Белова, Воробьева, 1968).

Небольшие различия среднесезонных количественных показателей зоопланктона водохранилищ не означают, что они одинаковы по интенсивности и характеру своих продукционных процессов. Темпы продуцирования планк-

тонных животных связаны с общим уровнем продукционных процессов водоема (количество эмбрионов, длительность эмбрионального и постэмбрионального периодов), т. е. интенсивность размножения зависит в первую очередь от количества пищи и температуры воды.

Судя по немногочисленным литературным данным, продуктивность зоопланктонных сообществ в различных водохранилищах неодинакова. В Рыбинском водохранилище зоопланктон по своему составу коловраточно-копеподный. В связи с этим продукция *Cladocera* по сравнению с продукцией коловраток значительно ниже (табл. 71).

По данным М. А. Петровой (1967), в Горьковском водохранилище *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* и *E. gracilis*, дающие 91% общей биомассы, образуют и основную продукцию рачкового зоопланктона, которая составляет 8.83 г/м<sup>3</sup>. В Рыбинском водохранилище эта величина равна 4.74 г/м<sup>3</sup>. Таким образом, продукция ракообразных, составляющих мирный зоопланктон, как и продукция всего мирного зоопланктона в Горьковском водохранилище в 1.5—2 раза выше.

Имеющиеся данные по Волгоградскому водохранилищу показывают, что продукционные процессы в этом южном водоеме происходят гораздо интенсивнее. Общая продукция зоопланктона возрастает при сравнении этих трех водохранилищ с 13.35 до 23.8 г/м<sup>3</sup> (табл. 70). «Чистая» продукция в Волгоградском водохранилище по сравнению с Рыбинским также увеличивается почти в 2 раза за счет преобладания в планктоне Волгоградского кладоцер-фильтраторов.

Огромные массы зоопланктона, продуцируемого волжскими водохранилищами, не только богатая кормовая база рыб, но и биологический фильтр, сохраняющий экосистемы водоемов от воздействия интенсивно развивающейся экономики бассейна. Однако участие планктеров-фильтраторов в процессах самоочищения водоемов изучено недостаточно.

## ПРОСТЕЙШИЕ

Первые сведения о простейших р. Волги относятся к началу нашего века. Фауна простейших изучалась сотрудниками Волжской биологической станции В. П. Зыковым (1900, 1903). Жуковым (1905а, 1905б), И. К. Попа

Таблица 71

СРЕДНЕГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ОТДЕЛЬНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ, г/м<sup>3</sup>

Водохранилище	Мирный зоопланктон				Хищный зоопланктон				реальная «чистая» продукция		
	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Calanoida</i>	все фильтраторы	фильтраторы ракообразные	<i>Cladocera</i>	<i>Cyclopoidea</i>	все хищники		весь зоопланктон	рацион хищников
Рыбинское (по: Владимирова, 1974)	7.05	4.31	0.43	11.79	4.74	0.8	0.75	1.56	13.35	7.45	5.90
Горьковское (по: Петрова, 1967; Петрова, Тарасова, 1970)	—	8.61	0.22	—	8.83	—	0.37	—	—	—	—
Волгоградское (по: Небольсина и др., 1976)	—	—	—	16.90	—	—	—	2.36	19.26	21.52	4.5
									23.8		

(1902). Наиболее полный список видов был составлен В. П. Зыковым (Zykoff, 1902), который установил наличие в Волге 64 форм простейших. Более поздние сведения об этой группе имеются в работах Д. Н. Засухина (1924), А. Л. Бенинга (1924), Д. Н. Засухина, Н. М. Кабанова, Е. С. Неизвестной (1927), Р. М. Павлиновой (1930), Д. А. Белихова (1936).

В последние десятилетия исследования простейших возобновились (Горбунов и др. 1965; Мордухай-Болтовская, 1965; Мамаева, 1973а, 1973б, 1974, 1975).

Большая часть ранних работ не имеет количественных данных, так что получить по ним более или менее полное представление о распределении и обилии простейших в Волге трудно. Работы последних лет создают более полное представление об этой группе организмов, особенно работа Э. Д. Мордухай-Болтовской (1965) по инфузориям Рыбинского водохранилища, содержащая экологические данные.

Общий список простейших, составленный по данным всех вышеуказанных авторов, содержит 234 вида. Из них *Amoebina* — 12 видов, *Testacea* — 46, *Heriozoa* — 11, *Ciliata* — 150, *Suctorina* — 15. По количеству видов, как видно, преобладают ресничные инфузории.

Видовой состав простейших в Волге заметно изменяется по сезонам (Мамаева, 1975). Наиболее разнообразен он весной, когда происходит массовое развитие. На мелководье простейшие, особенно инфузории, в массовом количестве появляются гораздо раньше, чем в открытой части водохранилища. Здесь численность их достигает 20 млн экз./м<sup>3</sup>, биомасса — 7 г/м<sup>3</sup>. Массовое развитие инфузорий происходит благодаря изобилию пищи — водорослей и бактерий, которые появляются здесь в большом количестве после затопления осыхающей мелководной зоны. Было замечено, что весенний пик развития инфузорий совпадает с пиком развития мелкой диатомовой водоросли *Stephanodiscus hantschii*.

В открытой части водохранилища инфузории в значительном количестве появляются позже, но и здесь биомасса весной достигает 1 г/м<sup>3</sup>. Исключение представляет Рыбинское водохранилище. Здесь в Главном плесе пик развития инфузорий наблюдается только в июле, когда прогреваются в достаточной степени водные массы. Для весеннего периода характерны крупные формы: *Phascolodon vorticella*, *Stokesia vernalis*, *Bursella spumosa*, *Amphileptus trachelioides*, *Paradileptus flagellatus*, *Condyllostoma vorticella*, *Lembadion lucens* и др. Кроме того, в массовом количестве развиваются *Strombidium viride*, *Urotricha pelagica*.

Из бентических инфузорий на мелководье преобладают *Dileptus anser*, *Aspidisca costata*.

С повышением температуры видовой состав заметно изменяется. В летнее время он значительно беднее. В это время на синезеленых водорослях в массовом количестве развивается эпibiонтная *Vorticelia anabaena*. Численность ее достигает 4 млн экз./м<sup>3</sup>, но она развивается недолго, а затем полностью исчезает, по-видимому, под влиянием токсинов, выделяемых синезелеными. Кроме эпibiонтных перитрих в летнее время появляются летние теплолюбивые формы: *Coleps hirtus*, *Epistylis rotans*, *Paradileptus conicus*. Летнее время — период минимального за навигационный период количества инфузорий, численность которых составляет 500—1000 тыс./м<sup>3</sup>, биомасса — около 100 мг/м<sup>3</sup>. Снижение численности простейших в летнее время объясняется, по-видимому, конкуренцией со стороны метазойного зоопланктона: хищные планктонные рачки и коловратки потребляют простейших в пищу.

Осенью, в сентябре, наблюдается увеличение количества инфузорий, их видовой состав становится разнообразнее. В этот период встречаются представители весенней фауны — *Stokesia vernalis*, *Phascolodon vorticella*, но численность их не достигает весенней. Преобладают эвритермные формы. Зимний планктон очень беден, состоит исключительно из эвритермных форм, численность их очень небольшая. Постоянно встречаются *Tintinnidium fluviatile*, нередко — *Marituja pelagica*. В одном случае, в феврале, мы на-



блюдали массовое развитие *M. pelagica* в Рыбинском водохранилище среди мертвого леса. Численность простейших зимой небольшая — до 400 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

В бентосе преобладают представители *Testacea*. Чаше других встречаются *Arcella vulgaris*, *Diffugia fallax*, *D. acuminata*, из инфузорий — *Spirostomum minus*, *Oxytricha pelionella*, *Frontonia acuminata*. Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в Ивановском и Волгоградском водохранилищах, незарегулированном участке между Горьковским и Куйбышевским водохранилищами, а также в нижнем участке Волги (ниже Волгограда). Наиболее бедно простейшими Рыбинское водохранилище.

По глубине простейшие распределяются неравномерно в различные сезоны. Весной большая часть простейших располагается в среднем слое воды, летом — ближе к поверхности, в холодное время года они стремятся ко дну. Самый верхний слой простейшими, как правило, избегается. Эпibiонтный комплекс простейших довольно разнообразен, содержит около 20 видов. Наиболее многочисленна *Vorticella anabaena* на синезеленых в летнее время. Весной довольно часто встречается *V. sphaerica* на *Asterionella* sp. и *Vaginicola crystallina* на *Melosira* sp. Летом нередки *V. conochili* на *Conochilus unicornis* и *Epistylis anastatica* на *Cyclopoida*.

В бентосе на раковинах *Dreissena polymorpha* нередко встречаются крупные скопления *Vorticella campanula*. Остальные эпibiонтные формы встречаются редко.

Инфузории, как известно, служат хорошими индикаторами сапробного состояния водоемов. По составу и численности простейших р. Волга в целом может быть отнесена к  $\beta$ -мезосапробной зоне при наличии районов повышенной сапробности. Это район г. Горького, р. Оки (ниже Дзержинска), ниже Калинина, Казани, Саратова, Ульяновска.

В водохранилищах р. Волги встречаются те же виды простейших, что и в других пресноводных водоемах (эндемичных форм не найдено). Так, состав и динамика развития простейших волжских водохранилищ и Онежского озера, изученного С. И. Мажейкайте (1972), имеют много общего. Отличия выражаются в том, что в Волге не обнаруживаются некоторые виды, которые развиваются в Онежском озере в массовом количестве, однако в Волге численность многих общих с Онежским озером видов заметно выше. Ход сезонного развития также отличается. В Онежском озере весеннее развитие простейших наступает позднее, чем в Волге.

Простейшие несомненно играют существенную роль в жизни водохранилищ р. Волги. Они составляют значительную долю зоопланктона. В Рыбинском водохранилище среднегодовая биомасса простейших приближается к таковой метазойного зоопланктона. Велико значение инфузорий весной. Появляясь в массовом количестве, они должны играть значительную роль в минерализации первичной продукции. Расчеты показали, что в этот период в прибрежной зоне около 30% первичной продукции перерабатывается инфузориями.

В мае биомасса простейших в мелководной зоне больше, чем биомасса метазойного зоопланктона. Развиваясь в массовом количестве в мелководной зоне, инфузории служат кормом для развивающегося хищного зоопланктона и, вероятно, для мальков рано нерестящихся рыб, сроки нереста которых совпадают с массовым развитием инфузорий.

В летнее время биомасса простейших в несколько раз меньше биомассы зоопланктона. Соответственно доля участия простейших в процессе минерализации первичной продукции и самоочищения водоемов уменьшается. Осенью биомасса простейших значительна, она немногим меньше биомассы метазойного зоопланктона.

## ЗООБЕНТОС И ДРУГИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ, СВЯЗАННЫЕ С СУБСТРАТОМ

Зообентос Волги, как и других водоемов, подразделяется на макро- и микробентос. Это подразделение вызвано различиями в методике исследования и по существу условно. К микробентосу относятся донные организмы не более 2—3 мм. Но сюда входят не только настоящие микробентические формы, которые во взрослом состоянии не превосходят 0.1—0.2 мм, но и мейобентос, а также молодь макробентоса («псевдомикробентос»), которая с ростом в дальнейшем выходит из этой размерной группы (от 0.1—0.2 до 2—3 мм).

Обычно говорят просто о бентосе, подразумевая все донные организмы размерами более 2—3 мм.

### БЕНТОС ВОЛГИ ДО ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ

До зарегулирования Волги ее бентос был в общем типичным для равнинной реки. По характеру (составу, распределению, обилию) бентос теснейшим образом связан со свойствами населяемого им грунта. В Верхней Волге, сильно отличавшейся от Средней и Нижней распространенностью каменистого и зарастающего макрофитами дна, бентос тоже имел другой состав и иное распределение. Поэтому эту часть Волги следует рассмотреть отдельно.

**В е р х н я я В о л г а.** Бентос Верхне-Волжского водохранилища был исследован в 1934—1935 гг. По В. Я. Панкратовой (1940), он состоит главным образом из хирономид, составляющих больше половины, часто 9/10 всей фауны. В глубинной неосушаемой заиленной части озера преобладают мотыли и сферииды, биомасса составляет в среднем 12.6 г/м<sup>2</sup>. В зоне, осыхающей только в осенне-зимний период, с глубинами более 2 м и с илистыми песками фауна наиболее разнообразна: кроме мотылей много *Glyptotendipes* и других хирономид, олигохет, сфериид и других моллюсков (биомасса в среднем 11.0 г/м<sup>2</sup>). Вышележащие зоны, осыхающие на некоторое время в течение лета, значительно беднее фауной, особенно в верхнем горизонте с глубиной до 0.8 м и песчаным грунтом. Наблюдения в природе и опыты показали, что одна из массовых форм второй зоны *Glyptotendipes* очень хорошо, с малым отходом, выносит промерзание грунта (Панкратова, 1940).

Ниже Ржева Волга представляет собой небольшую реку с малыми глубинами (до 2—3.5 м) и каменистыми крупнопесчаными грунтами, поросшими водяным мхом и зарослями элодеи и роголиста; у берегов тянулась полоса полупогруженных и погруженных растений. Пески были населены крайне бедно (моллюском *Ancylus*, хирономидами, некоторыми наидидами и нематодами).

На заросших камнях фауна была гораздо богаче и разнообразнее, большую роль играли мшанки *Paludicella*, наидиды, реофильные клопы *Aphelochairus*, личинки некоторых поденок, ручейников и хирономид. Значительную роль играли также фитофильные виды, каспийские виды совершенно отсутствовали, только в самых нижних участках, недалеко от устья Мологи, встречались мизиды *Paramysis ullskyi*.

**С р е д н я я и Н и ж н я я В о л г а.** Ниже впадения Мологи и Шексны характер Волги изменяется, начинает преобладать песчаное дно, хотя до Унжи еще часто встречается каменистое и поросшее водной растительностью, увеличивается глубина и скорость течения. Соответственно изменяется и характер фауны, причем в Волге, начиная со среднего течения, а особенно в нижнем течении и в крупных притоках, в отличие от рек других бассейнов начинают играть роль каспийские элементы (происходящие из Каспийского моря), образывавшие местами даже специфические биоценозы или придававшие своеобразие обычным речным биоценозам.

Псаммофильный биоценоз<sup>1</sup> в связи с резким преобладанием песчаного дна (песчаной медиали), занимавшего 85—90% дна, в Волге был наиболее распространен. Этот биоценоз на чистых песках, без ила, состоял из нескольких форм псаммофильных личинок хирономид (*Cryptochironomus demejeri*, *Cr. macropodus*, *Cr. zabolotzki*, *Cr. rolli*) и некоторых других форм: олигохеты — в основном энхитреиды *Propappus volki*, тубифициды *Isochaetides (Limnodrilus) newaensis* и, что особенно характерно, каспийские ракообразные. Среди них преобладала типично псаммофильная зарывающаяся гаммариды *Pontogammarus sarsi*, которая была распространена по всей Нижней и Средней Волге и местами составляла основную часть биомассы биоценоза. Благодаря наличию этой гаммариды псаммофильный биоценоз был богаче, чем в Верхней Волге. В нижних частях Средней и в Нижней Волги появлялись еще другие псаммофильные гаммариды: *P. abbreviatus*, *Stenogammarus macrurus*,<sup>2</sup> *P. obesus*, а в районе Саратова еще *Pandorites platycheir*, а ниже и другие виды. Кроме того, для песков всей Нижней и Средней Волги было очень характерно наличие псаммофильной мизиды *Paramysis ullskyi*. Это довольно крупная мизида (до 3 см длиной), в противоположность гаммаридам глубоко в песок не зарывается, а благодаря своей подвижности в дночерпатель не попадает или улавливается единично, в результате чего численность ее оказывается заниженной. Псаммофильный или понтогаммаровый биоценоз Волги описали: А. Л. Бенинг (1924, 1928), В. И. Жадин (1940, 1948) — участок между Свиягой и Самарской Лукой (1939 г.), Г. В. Аристовская (1958) — этот же район и нижняя часть Камы, А. С. Константинов (1953) — район Саратова, С. М. Ляхов (1960) — район г. Куйбышева. Численность фауны в этом биоценозе может достигать десятков тысяч и даже превосходить 100 тыс. экз./м<sup>2</sup>, но в основном за счет мейобентических форм, к которым по существу относится *Propappus*, а также ряд нематод (*Enoploides* и др.). Биомасса же вообще очень низка, в большинстве случаев не выше 1—2 г, а часто ниже 1 г/м<sup>2</sup> (по данным разных авторов, между 0.15 и 4.5 г/м<sup>2</sup>). Биомасса в этом биоценозе повышается главным образом при примеси гравия, когда в фауне появляются литофилы-ручейники *Hydropsyche*, моллюски *Dreissena*, или при примеси ила, когда увеличивается количество лимнодрилов и появляются пелофильные олигохеты и хирономиды.

В 20-х годах каспийские формы, в частности гаммариды *Pontogammarus sarsi*, встречались на песках Средней Волги. Однако перед образованием на этом участке водохранилищ они были уже очень редки и практически не играли роли в биоценозе. Биоценоз мелкого песка выше г. Горького в 1954—1955 гг. был очень беден и состоял из хирономид и олигохет (Гуныко, 1961). Ниже по течению за счет увеличения количества каспийских ракообразных он становился богаче (Ляхов, 1961а).

Другие реофильные биоценозы в Волге были менее распространены. Литофильный (по Жадину «литореофильный») биоценоз был распространен по всей длине Волги, но приурочен только к обнажениям каменистого грунта. В Нижней и Средней Волге он встречался преимущественно близ правого более высокого берега, но иногда каменистые гряды прослеживались до середины русла. На чистых камнях (щебне и плитах), не покрытых песком или илом, обитал характерный и очень богатый комплекс реофильных видов, в который входили моллюски *Viviparus* и *Dreissena*, ручейники *Hydropsyche*, пиявки *Erpobdella*, поденки *Heptagenia*, некоторые литофильные формы хирономид, особенно *Cricotopus*, *Limnochironomus* гр. *nervosus*, а в Ниж-

<sup>1</sup> Для биоценозов рек В. И. Жадин (1940) применяет приставку «рео» — псаммореофильный, литореофильный и т. д. По нашему мнению, лучше ею не пользоваться, так как аналогичные биоценозы обитают в условиях подвижной воды (например, в прибрежье) и в стоячих водоемах. Пожалуй, целесообразно только отличать пелофильный биоценоз от пелофильного.

<sup>2</sup> Возможно, что указание на этот вид относится к другому близкому виду *St. dzjubani*, описанному в последние годы (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972). Во всех материалах по Волге, собранных в 1960—1970 гг., был найден только этот вид.

ней Волге также каспийские амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum*, *Pontogammarus obesus*, *Chaetogammarus ischnus*, изопода *Jaera sarsi*. Первые два вида встречались и в Средней Волге. Обилие видов в этом биоценозе весьма велико, но их точный количественный учет дночерпателем затруднен.

Численность, колеблясь в десятки раз, в среднем составляет 18 000 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 250 г/м<sup>2</sup>. Подавляющую часть биомассы образуют моллюски, без которых оставшаяся фауна дает 15.6 г/м<sup>2</sup>.

По С. М. Ляхову (1960), литофильный биоценоз в районе г. Куйбышева был еще богаче: средняя биомасса превышала 400 г, без моллюсков составляла 108 г/м<sup>2</sup>, причем с преобладанием (более половины) *Corophium curvispinum*. Корофииды развивались в огромном количестве, достигая местами численности 350 000 экз./м<sup>2</sup>; их домики образовывали сплошной ковер — так называемый «корофиидный» грунт.

Хотя дрейссена как типичный эпибионт была характерным компонентом литофильного биоценоза, ее количество в Волге до реконструкции было не так велико. В Нижней и Средней Волге максимальная биомасса дрейссены не превышала сотни граммов на 1 м<sup>2</sup>, а в Верхней Волге дрейссена совершенно отсутствовала.

Литофильный биоценоз был подробно исследован в нижнем течении Оки. Здесь он обитал на обнажениях и плитах мергеля и состоял из богатой и разнообразной фауны, в которой преобладали корофииды, личинки гидропсид, губки, было много олигохет и сферийд, встречались дикерогаммары, хирономиды, пиявки, поденки, дрейссена. По биомассе преобладали крупные вивипары, но и без них биомасса была высокой — в среднем 28.9 г/м<sup>2</sup>.

Дрейссены в Оке было заметно меньше, чем в Волге, как и корофиид, хотя последние развивались в большом количестве (до 167 640 экз./м<sup>2</sup>) (Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941).

К литофильным биоценозам можно отнести и описываемый А. Л. Бенингом (1925) биоценоз коряг (каршей). Омываемые быстрым течением, они заселялись реофильной фауной, по составу несколько более бедной, чем на камнях. В биоценозах коряг Нижней Волги преобладали дрейссена и личинки ручейников, особенно *Hydropsyche*. Коряги часто были сплошь покрыты домиками или ловчими сетками гидропсид и *Neureclipsis*. Различные хирономиды и корофииды также строили домики на поверхности коряг. Кроме этой прикрепленной фауны встречались реофильные уплощенные поденки (*Oligoneuria*) и большие колонии мшанок (*Plumatella*, *Fredericella*). В период подъема половодья и высоких скоростей течения на стволах и ветвях упавших в воду ив и тополей наблюдался своеобразный временный биоценоз: личинки и куколки мошек (*Simuliidae*), а также хирономиды из *Orthocladiinae* в несметном количестве заселяли деревья, но только в течение одного—полутора весенних месяцев.

На глинистых грунтах, встречающихся в местах размыва, обычно под крутым берегом при скорости не менее 1 м/с обитал своеобразный «аргиллофильный» биоценоз, для которого были наиболее характерны крупные роющие личинки поденки *Polymitarcis* и *Palingenia*. К ним часто присоединялись литофильные элементы: ручейники *Hydropsyche*, хирономиды *Cricotopus algarum*, *Polypedilum*, местами вивипары и дрейссена и, главным образом в Нижней Волге, каспийские амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes*, *Corophium curvispinum*. Биомасса фауны в этом биоценозе была не очень велика (по Жадину, 6.4—23.3 г/м<sup>2</sup>), но при наличии моллюсков значительно выше. Глинистые обнажения встречались отдельными пятнами вблизи берегов, у обрывов («яров»), чаще в Нижней Волге.

Заиление плотных каменистых, глинистых, а также песчаных грунтов приводило к образованию пелофильных биоценозов. По мнению В. И. Жакина (1940), можно различать среди них пелореофильный биоценоз на русле реки и собственно пелофильный, развивающийся в затоках, староречьях и пойменных водоемах.

Пелореофильный (или псаммопелофильный) биоценоз развивается вообще на илисто-песчаном грунте, точнее при небольшом слое ила на песке. Он появляется уже при незначительном заилении песка, начинающемся во многих местах русла в межень. В маловодные годы с низким уровнем падение скоростей и заиление начинались уже в конце июня—начале июля, ему сопутствовало вселение пелофильных элементов (тубифицид и хирономид-мотылей). Наиболее хорошо выражен этот биоценоз в глубоких плесах и ямах русла, за косами у берегов и в русле промываемых воложек (рукавов). Руководящая форма — невский лимнодрил (*Isochaetides newaensis*), из которого в основном и состоит этот биоценоз. Ему сопутствуют другие тубифициды (*Limnodrilus michaelsoni*, *L. hoffmeisteri* и др.) и мотыли-личинки разных форм *Chironomus plumosus* (*Ch. f. l. semireductus*, *f. l. reductus*, *Ch. thummi*). Вместе с ними здесь всегда присутствуют в большом количестве пелофильные личинки *Procladius* и других хирономид (*Polypedilum*, *Cryptochironomus gr. defectus* и др.), из моллюсков сферииды, местами вивипары, дрейссена и *Unionidae*. При слабом заилении встречаются еще псаммофилы *Propappus* и *Pontogammarus sarsi*. Численность в общем увеличивается с заилением. Биомасса составляет в среднем при применении обычных дночерпателей около 7 г/м<sup>2</sup>, а при использовании грубчатых дночерпателей, захватывающих более глубокие слои грунта, по мнению В. И. Жадина (1948), сильно возрастает (до нескольких десятков грамм). Вместе с крупными моллюсками биомасса может составлять сотни граммов на 1 м<sup>2</sup>.

Биоценоз невского лимнодрила очень характерен не только для Волги, но и для других понтокаспийских рек, в частности для Оки, Камы, Дона. Он формируется там, где заиление еще недостаточно сильно, чтобы значительно ухудшить кислородный режим. Весной наблюдается течение, приостанавливающее илонакопление, а иногда и смыывающее слой ила.

Типичное распределение донных биоценозов в русле иллюстрируется на рис. 68.

Пелофильный биоценоз появляется при отсутствии течений и сильно развитом илистом покрове. В нем преобладают хирономиды *Chironomus plumosus*, главным образом личинки *f. semireductus* и более мелкие формы *Procladius*, *Cryptochironomus gr. defectus* и другие, а также тубифициды, среди которых более многочисленны мелкие формы, особенно *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus*, *Glyodrilus hammoniensis*, *Tubifex tubifex*. Из моллюсков к пелофильным формам относятся сферииды *Sphaerium corneum* и некоторые другие, вивипары и униониды, главным образом *Anodonta piscinalis*, *Unio tumidus*, *U. pictorum*. Местами на включениях плотных субстратов, в частности на раковинах унионид, встречались еще сrostки дрейссен. Другие каспийские элементы здесь отсутствовали или, в Нижней Волге, попадались единично. Биомасса в этом биоценозе составляла в Нижней и Средней Волге около 20—40 г/м<sup>2</sup> без крупных моллюсков, несколько сотен граммов на 1 м<sup>2</sup> с моллюсками. Пелофильный или мотылево-лимнодрильный биоценоз развивался главным образом в заиляющихся староречьях, заливах и затоках.

В прибрежной полосе на глубине не более 1.5—2 м преимущественно в затоках или староречьях, а также в пойменных водоемах среди зарослей высшей водной растительности развивался фитофильный биоценоз. Этот, богатый видами и биомассой, биоценоз, тесно связанный с водной растительностью, собственно уже не относится к бентосу и описывается ниже при описании жизни в прибрежной зоне. Грунт под растениями, как правило, заселяется пелофильным биоценозом с большей или меньшей примесью фитофильных форм.

Донные биоценозы русла претерпевали сильные сезонные изменения, происходящие не только в результате неизбежных в каждом сообществе процессов размножения и смены генераций, но и вследствие изменения режима реки. В период половодья наблюдался смыв илистых отложений, обнажение песков и коренных пород и сильное уменьшение площадей,

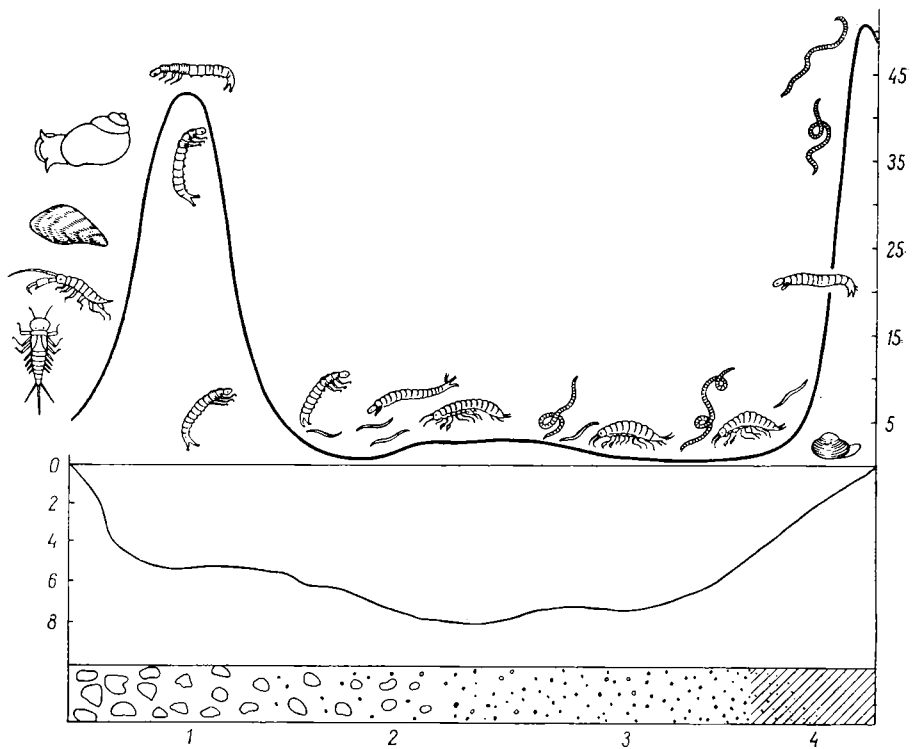


Рис. 68. Схема распространения бентоса поперек русла реки в Средней Волге в районе будущего Куйбышевского водохранилища (по: Жадин, 1948).

1 — камни, 2 — галька, 3 — песок, 4 — ил. По оси ординат: слева — глубина, м, справа — биомасса, г/м<sup>2</sup>.

занятых псаммопелофильным и пелофильным биоценозами. С наступлением межени они вновь заселяли участки русла, в которых начиналось отложение ила и угнетение псаммо- и литофилов (Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941; Ляхов, 1960). У берегов же местами появлялись макрофиты и возникал фитофильный биоценоз, разрушавшийся осенью с их отмиранием. Соотношение занимаемых биоценозами площадей изменялось также из года в год. В маловодные годы скорости течения и смыв илов в половодье были меньше, заиление начиналось раньше, а псаммофильный биоценоз заменялся на больших площадях пелореофильным (Аристовская, 1945а).

Поступление бытовых и промышленных сточных вод заметно сказалось на бентосе. По мнению некоторых авторов, наблюдавшиеся в 1938—1942 гг. сильные зимние заморы, распространившиеся на большом протяжении Волги, в значительной мере были связаны с этим явлением (Аристовская, 1945б). В конце зимы (в марте) наблюдалась массовая гибель гаммарид *Pontogammarus sarsi*, олигохет *Proprappis* и *I. newaensis*, некоторых хироноид. Однако летом они появились вновь.

В пойме Волги, как и других равнинных рек, были расположены многочисленные пойменные водоемы. Они образовывали генетический ряд водоемов, различных по степени обособленности от русла, проточности и заиления. Этот ряд водоемов, хорошо изученный на Оке, состоял из рукава—затона—пойменного озера—пойменного пруда—лужи и болота (Жадин, 1940).

Пойменные водоемы были заселены в основном пелофильным и фитофильным биоценозами. В рукавах, имевших некоторую проточность, сохранялись еще илисто-песчаные и даже песчаные грунты, на которых встречались пелореофилы и даже псаммофилы. В затонах дно уже сильно заилялось, но местами еще сохранялись пелореофильные формы. Биомасса бен-

тоса здесь была высокой, как и в пойменных озерах, — десятки грамм на 1 м<sup>2</sup> без крупных моллюсков (вивипар и унионид). В пойменных прудах, зарастающих по всей площади, пелофильный биоценоз сближается и отчасти смешивается с фитофильным. В озерах и прудах с сильным накоплением илов образуются черные илы, кислородный режим резко ухудшается, число видов падает, остаются только наиболее выносливые пелофилы (мотылы *Ch. plumosus*, личинки *Chaoborus* и *Culicoides*, тубифициды *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* и др.) и биомасса бентоса сильно понижается.

Наконец, в мелководных сильно зарастающих водоемах-болотах и временных пересыхающих лужах кроме смешанных пелофильно-фитофильных элементов появляются тельматофилы, переносящие высыхание (жаброноги и др.).

#### БЕНТОС ВОЛГИ ПОСЛЕ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ

Сооружение водохранилищ вызвало чрезвычайно сильные изменения в бентосе Волги, главной причиной которых были значительное падение скоростей течения (местами вплоть до его прекращения) на месте образовавшихся водохранилищ и последовавшее за этим заиление русла Волги. Одновременно образовались обширные пространства затопленной суши с размокшими задернованными почвами, тоже, хотя и в меньшей мере, подвергающиеся заилению.

Еще при проектировании водохранилищ многими авторами составлялись прогнозы состава, распределения и обилия бентоса. Предполагалось, что основной для русла псаммофильный биоценоз большей частью исчезнет, сохранившись лишь в верховьях и отчасти у размываемых берегов водохранилищ, литофильные биоценозы сохранятся лишь местами у плотин на камнях и пнях спиленных деревьев, а русло и большая часть затопленной долины реки, покрывшись слоем ила, будут заселены пелореофильным и пелофильным биоценозом.

Исследование образовавшихся на Волге водохранилищ (1936—1965 гг.) показало, что вся описанная выше система речных волжских биоценозов действительно была очень быстро разрушена.

Процесс формирования бентоса был подвергнут особенно подробному исследованию на строго зафиксированных точках в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Были собраны материалы в русле и пойменных водоемах до затопления и в течение ряда лет после затопления. При всех сборах бентоса применялись дночерпатели Экмана, Петерсена 1/25 или 1/40 м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской, 1959, 1961, 1963б; Ляхов, 1963).

В Рыбинском и Иваньковском водохранилищах эпизодические наблюдения проводились в первые годы их наполнения (Себенцов и др., 1940; Ласточкин, 1947, 1949), а систематические исследования начались через 11—16 лет после их образования.

В водохранилищах прежние биоценозы остались только на тех участках Волги, где сохранилось, хотя и в ослабленном виде, речное течение. Это верхние части водохранилищ, однако и они подверглись некоторым изменениям, так как скорости течения понизились, режим течения стал непостоянным, зависящим от работы ГЭС. В результате псаммо- и литофильный биоценозы в речных участках Средней Волги сильно обеднели по видовому составу, потеряв многих реофилов, в частности каспийских ракообразных.

В водохранилищах на русле Волги, прежде всего подвергавшихся заилению, эти биоценозы совершенно исчезли. Широко распространились пелофильные биоценозы, образовавшиеся на затопленной суши (в пойме и в надпойменных частях долины).

Литофильные биоценозы локализовались на включениях твердых субстратов, количество которых в первые годы в некоторых водохранилищах, особенно в лесной зоне, было велико за счет затопленных лесов. На затопленной суши вследствие ее слабого заиления и сохранения остатков раститель-

ного покрова типичные пелофильные биоценозы обычно не развивались, а образовавшаяся донная фауна оказалась очень бедной как по количеству видов, так и по их численности.

С повышением уровня и затоплением суши (долины или поймы) происходит всплытие прибрежно-фитофильной фауны (всплытие литорали) и рассеивание ее по водохранилищу с последующей локализацией у новых берегов. На затопленной суше в больших количествах появляются циклопы (Ласточкин, 1949), затем почвенная фауна (особенно олигохеты-люмбрициды), образующая вместе с разрозненными фитофилами и принесенным с поступающей водой сыртоном нестойкое пестрое население, вымирающее в течение ближайших месяцев. С начавшимся заилением, которому подвергается прежде всего русло Волги, разрушаются псаммофильные и литофильные биоценозы, частично сохраняясь только в верховьях водохранилищ. Зато элементы пелофильных биоценозов из слабопроточных участков русла и затонов начинают расселяться по заиляемому руслу и постепенно выходить за его пределы на затопленную сушу. Однако при заполнении водохранилищ в весеннее время начинается весьма характерный процесс массового заселения всей площади нового водохранилища из воздуха — в основном хирономидами. Это «вторжение гетеротопов» происходит, когда температура превосходит 10° и начинается лёт и размножение взрослых хирономид.

В водохранилищах Волги главную роль играли *Chironomus plumosus*, лёт которых происходит, как известно, при 14—15°. В течение июня—июля первого года затопления гетеротопы, именно мотыль (личинки *Chironomus*), сплошь заселяли дно всей озерообразной части водохранилища. Во многих местах на затопленной суше уже в конце лета—начале осени бентос состоял исключительно из хирономид, более 90% биомассы которых давал мотыль, хотя по численности иногда его превосходили фитофильные личинки (виды *Cricotopus*, *Endochironomus*, *Glyptotendipes*), в массах развивавшиеся на появившихся скоплениях нитчаток. Почвенная фауна и рассеянные остатки других биоценозов к этому времени вымирали.

В новообразовавшемся водохранилище возникает своеобразная временная группировка, которую можно условно назвать «биоценозом мотылей». Интенсивный рост личинок приводит к быстрому повышению биомассы, достигающей к концу лета 10—15 г/м<sup>2</sup>. Все бывшие различные затопленные углубления оказались заселенными почти одинаково: образно выражаясь, мотыли как бы образовали целену, опустившуюся на водоем. Только в затопленных пойменных водоемах и заиленных участках русла кроме хирономид встречались олигохеты и моллюски бывших пелофильных биоценозов.

На второй год характер бентоса меняется. Хотя мотыли продолжают господствовать, их численность после летних вылетов уменьшается. На затопленной суше начинают распространяться наиболее подвижные из гомотопных водных беспозвоночных: водяные ослики *Asellus*, пиявки, особенно *Erpobdella* и гаммариды. Из последних это или пресноводные *Rivulogammarus lacustris*, жившие в некоторых пойменных водоемах, или некоторые каспийские виды, расселявшиеся из русла главным образом в Куйбышевском и других водохранилищах Нижней Волги. Чаще всего расселялись наиболее эвритопные *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus obesus*, а в Саратовском и Волгоградском водохранилищах и другие виды. Кроме подвижных ракообразных и пиявок в водохранилище в большом количестве появляются мелкие особи *Dreissena polymorpha*, развивающиеся из разносимых течениями планктонных велигеров. Разнообразие бентоса в общем возрастает, но его биомасса заметно понижается. В Куйбышевском и Горьковском водохранилищах на затопленной суше она составляла 5—6 г/м<sup>2</sup>.

На 3—4-й год эти процессы продолжают. На руслах количество олигохет возрастает, размножаются сферииды; обе группы начинают появляться на затопленной суше. Возрастает биомасса дрейссены. Количество же осликов, пиявок и гаммарид на затопленной суше понижается. Всюду еще более



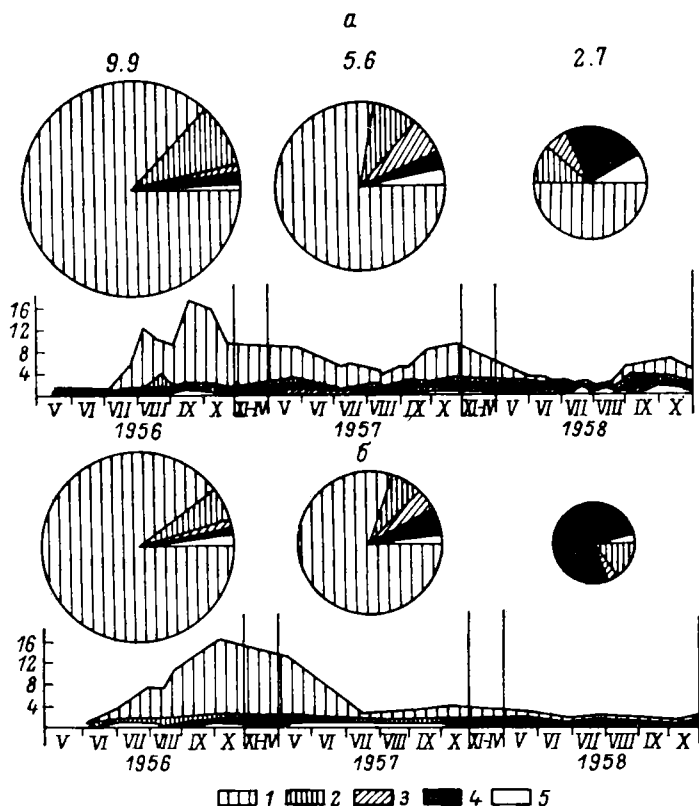


Рис. 69. Изменения в составе и биомассе ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) бентоса в первые 3 года в Горьковском (а) и в Куйбышевском (б) водохранилищах.

1 — *Chironomus*, 2 — другие хирономиды, 3 — подвижные гомотопы, 4 — олигохеты, 5 — прочие виды.

уменьшается количество хирономид, в частности мотыля, в связи с чем общая биомасса бентоса сильно падает. В Горьковском и Куйбышевском водохранилищах на бывшей суше, занимающей 75—85% их площади, биомасса (без дрейссены и других крупных моллюсков) на 3—4-м году снизилась в среднем до 2—3  $\text{г}/\text{м}^2$ . В последующие годы изменения в бентосе постепенно затухают, но еще прослеживается дальнейшее убывание или местами исчезновение подвижных гомотопов и распространение малоподвижных, в частности моллюсков, которые расселяются из пойменных водоемов по руслу и затопленной суше (рис. 69, 70). Очень сильно возрастает обилие дрейссены, которая распространяется по всему водоему, образуя крупные, быстро растущие сроски на отдельных включениях плотных субстратов. Дрейссена по существу не относится к бентосу, представляя собой эпибионтную форму (обрастатель), приподнятую над дном.

На русле бентос богаче. Здесь образуются мощные иловые отложения, на которых в первые же годы происходит интенсивное размножение невского лимнодрила и других тубифицид. Биомасса бентоса на руслах повышается и достигает максимума (10—15  $\text{г}/\text{м}^2$ ) на 5—6-м году существования водохранилища. После этого количество тубифицид начинает уменьшаться и примерно на 7—8-м году биомасса бентоса и на руслах понижается до 5—7  $\text{г}/\text{м}^2$ . К этому времени по всему водохранилищу наступает чрезвычайное однообразие донной фауны. В озеровидных слабопроточных частях водохранилищ все дно, за исключением узкой прибрежной полосы, заселено собственно одним пеллофильным биоценозом. Но только на руслах, особенно в верховьях водохранилищ или в предустьевых участках притоков, этот биоценоз более или менее хорошо развит и имеет черты пелореофильного

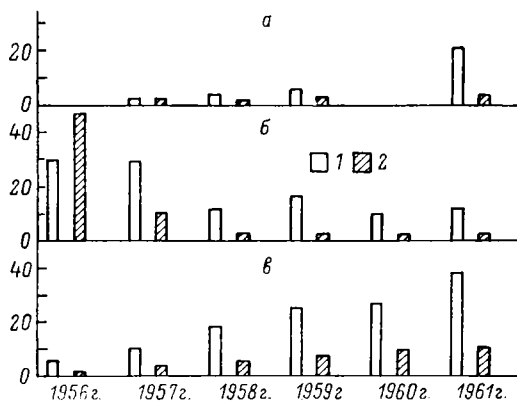


Рис. 70. Показатели обилия крупных моллюсков (*Unionidae*, *Viviparus*, *Dreissena*) в основных биотопах Горьковского водохранилища в первые годы его существования.

а — затопленная суша, б — пойменные водоемы, в — русло. 1 — встречаемость, %, 2 — численность, экз./м<sup>2</sup>.

(*Isochaetides newaensis* и некоторые хирономиды). На затопленной же суше сколько-нибудь сложившегося биоценоза не образуется. Заселяющая ее бентическая группировка состоит из очень немногих эвритопных, преимущественно пелофильных видов, дающих невысокую численность и биомассу; на фоне этого редкого населения отдельными пятнами разбросана дрейссена, однако в среднем ее обилие становится значительно выше, чем в реке до реконструкции.

Сукцессионный процесс на этом заканчивается. Однако некоторые изменения в бентосе продолжают, поскольку продолжается процесс формирования самого водоема, его ложа, берегов и грунтов. Так, в Рыбинском водохранилище размыв почв во многих местах привел к замещению их мелкозернистыми песками, на которых бентос особенно беден. На песчаных грунтах, как у незащищенных берегов, так и в центральной части водохранилища, бентос состоит из единичных эвритопных хирономид и тубифицид, почти без псаммофильных форм, с биомассой в среднем 0.1—0.3 г/м<sup>2</sup>.

Многолетние наблюдения показывают также, что во всех водохранилищах происходят неправильные флюктуации, выражающиеся в изменении общего обилия бентоса и соотношения отдельных видов и групп. Такого рода явления, как известно, происходят и в других водоемах; их причины во многих случаях не удается установить.

Общая схема формирования бентоса в волжских водохранилищах (рис. 71), по всей видимости, характерна и для других водохранилищ, образующихся

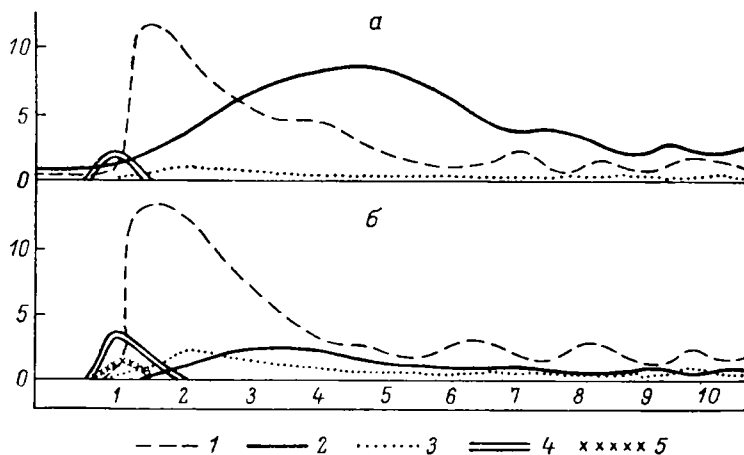


Рис. 71. Схема формирования бентоса в новых водохранилищах (при прекращении проточности в первый год затопления).

а — русло, б — затопленная суша, 1 — хирономиды, 2 — олигохеты, 3 — подвижные гомотопы, 4 — фитофилы, 5 — почвенная фауна. По оси ординат — биомасса, г/м<sup>2</sup>, по оси абсцисс — годы.

на равнинных реках, но массовое развитие мотыля (стадия временного биоценоза *Chironomus*) наблюдается только при полном или почти полном прекращении течения в первый же год. В тех случаях, когда в образовавшемся водохранилище сохранялась проточность, хорошо выраженная «мотылевая пелена» может не образоваться. Планктонные личинки мотыля (*Chironomus plumosus*) сносятся вниз по течению, биомасса осевших личинок оказывается сильно пониженной. Мотыль может и не образовывать массовых поселений, хотя в первый год создания водохранилища всегда наблюдается преобладание хирономид. По этой же причине в проточных водохранилищах меньше дрейссены.

#### ВОДОХРАНИЛИЩА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Иваньковское водохранилище было исследовано в год заполнения (Себенцов и др., 1940), а затем на 17—18-м году (Фенюк, 1959) и позже (Поддубная, 1971; Митропольский, 1974).

Верхняя часть Волжского плеса с сохранившейся проточностью имеет песчаные и илисто-песчаные грунты (местами каменистые) и сравнительно бедный бентос. В 1955—1956 гг. он имел характер обедненного пелореофильного биоценоза с малым количеством хирономид при очень высокой роли сфериид с биомассой в среднем 4.5—4.7 г/м<sup>2</sup>.

Нижняя часть Волжского, а еще более Иваньковский и Шошинский плесы сильнее заилены и заселены пелореофильным и пелофильным биоценозом с преобладанием *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Procladius*, тубифицид *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, сфериид с примесью фитофильных хирономид. Крупных моллюсков очень немного, дрейссена встречается редко, только в Иваньковском плесе. Средняя биомасса бентоса (для этих трех плесов вместе) сравнительно высока — в 1955—1956 гг. составляла 11—12.3 г/м<sup>2</sup>. В Иваньковском плесе заиление грунта было наибольшим, роль сфериид понижена, хирономид — повышена. В целом по водохранилищу (включая верхний участок Волжского плеса) биомасса составляла 9.2—10.3 г/м<sup>2</sup>.

В первый год существования водохранилища бентос был несколько богаче (средняя биомасса 14.3 г/м<sup>2</sup>) и на 77% состоял из хирономид. Через 17—18 лет роль хирономид сильно понизилась (до 53—54%).

На 32—33-м году существования водохранилища (в 1968—1969 гг.) наблюдалось дальнейшее понижение роли хирономид, увеличилось количество олигохет, составляющих 50—80% биомассы, причем доминировал *L. hoffmeisteri*. Одновременно с этим отмечалось уменьшение роли сфериид, особенно в Волжском плесе, где они почти исчезли, хотя ранее составляли обычно более 50% бентоса по биомассе. Общая биомасса бентоса осталась в нижних плесах примерно такой же — 11.8—12 г/м<sup>2</sup> (в 1971 г. 13.4 г/м<sup>2</sup>). В 1971 г. вследствие возникших в нескольких местах крупных скоплений мотыля доля хирономид увеличилась до 46—82%, а тубифицид соответственно уменьшилась (Митропольский, 1974), но в последующие годы снова доминировали тубифициды.

Возможно, что эти изменения являются признаком евтрофирования водоема, а также результатом влияния стока промышленных вод. Последнее доказывается сильным уменьшением количества сфериид в тех участках и плесах (особенно в верхней части Волжского), где наблюдалась повышенная концентрация цинка и меди (Митропольский, 1973б). Может быть, этим отчасти объясняется и очень малое количество дрейссены, встречавшейся почти исключительно в зоне подогрева Конаковской ГРЭС. Бентос в зоне подогрева не обнаруживал особенностей в составе и мало отличался по общей биомассе от бентоса непогреваемых участков. Однако у тубифицид наблюдались сдвиги в фазах развития популяций, более раннее созревание перезимовавшей генерации и частичное образование второй генерации, вследствие чего их биомасса несколько повысилась, а рассчитанная продукция

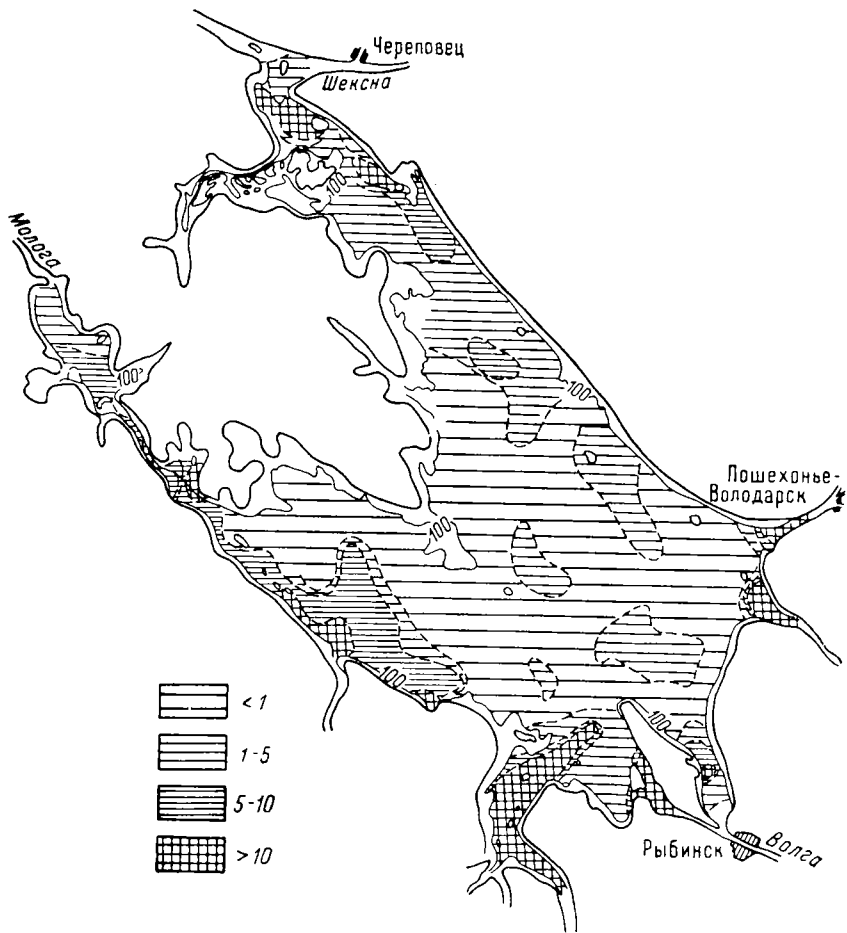


Рис. 72. Распределение общей биомассы бентоса ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) в Рыбинском водохранилище (по данным одной из бентосных съемок).

оказалась выше в 1.5–2 раза (Поддубная, 1971); количество же хирономид в зоне подогрева, напротив, заметно уменьшилось.

Угличское водохранилище по характеру бентоса очень близко к Иваньковскому. Оно более однородно и везде имеет сходный состав бентоса. В 1955–1956 гг. преобладали хирономиды (63% по биомассе), средняя биомасса была почти такой же, как в Иваньковском водохранилище, — 9.4–10.2  $\text{г}/\text{м}^2$  (Фенюк, 1959).

Рыбинское водохранилище гораздо беднее бентосом. За 25 лет наблюдений (начиная с 1952 г.) биомасса бентоса на затопленной суше за пределами предустьевых районов составляла в среднем 1–2  $\text{г}/\text{м}^2$ , причем была особенно низка на незаиленных почвах (в разные годы от 0.4 до 2.1  $\text{г}/\text{м}^2$ ) и несколько выше на торфянистых илах, накапливающихся в понижениях рельефа и руслах рек (1.4–3  $\text{г}/\text{м}^2$ ). Состав фауны и общая ее биомасса за это время практически не изменились, но с конца 1960-х годов стало замечаться повышение роли олигохет (тубифидид). Раньше олигохеты давали на илах 8–35%, на незаиленных грунтах 50–70% биомассы, теперь соответственно 37–80 и 62–94%. Перед устьями впадающих в водохранилище рек (Волга, Шексна, Молога, Сить, Согожа и др.) бентос всегда был богаче: среди олигохет преобладал невский лимнодрил, было значительно больше хирономид, особенно *Ch. plumosus*, видов *Cyprochironomus* и *Procladius*, больше моллюсков — сфериды, вивипары, униониды, дрейссена. Биомасса составляла в разные годы в среднем 9.6–13.1  $\text{г}/\text{м}^2$ . К началу

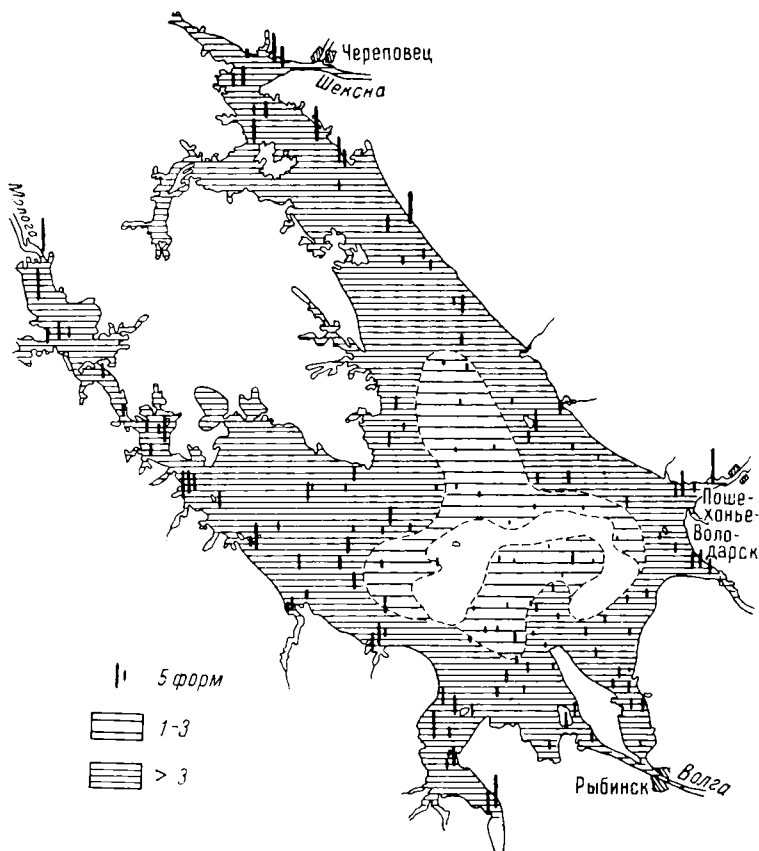


Рис. 73. Распределение числа форм личинок хирономид в Рыбинском водохранилище (по данным одной из съемок).

Высота столбиков пропорциональна числу форм хирономид.

1970 г. биомасса повысилась до 16.6—22.9 г/м<sup>2</sup>, увеличилась роль олигохет (с 17—37 до 24—60%) (Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубная, 1958, с соавт., 1971; Митропольский, 1973а). Однако в последние годы доля хирономид здесь опять возросла (рис. 72, 73).

Сильные изменения произошли в распространении дрейссены. Первое десятилетие существования водохранилища этот моллюск обитал в основном в волжском предустьевом районе, лишь единичные особи изредка попадались севернее. В течение 50-х годов дрейссена заселила весь Главный плес, а в 60-х годах северные части водоема до Шексны и Мологи. В настоящее время она встречается везде, в основном на затопленных деревьях и корягах. По дночерпательным сборам встречаемость дрейссены в разных биотопах по всему водоему составляет обычно 20—40%, средняя биомасса — от 100 до 300 г/м<sup>2</sup>. Интересно, что дрейссена в водохранилищах была использована плотвой, для которой она стала одним из основных кормовых объектов. Плотва, ранее обитавшая преимущественно в прибрежной зоне, теперь широко расселилась и по открытым частям водохранилища, причем ее темп роста и продолжительность жизни увеличились (Поддубный, 1966).

На затопленных мертвых лесах, которые в Рыбинском водохранилище в 50-х годах занимали обширные площади вдоль берегов, развилась особая разновидность литофильного биоценоза. В начале 50-х годов здесь преобладали хирономиды, особенно *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, а также пиявки — главным образом нефелида (*Erpobdella*). В более защищенных от волнения местах сильно развивались мшанки, особенно *Cristatella*, и губки. Этот «биоценоз глиптотендипеса» имел очень высокую численность и биомассу (средняя

123 г/м<sup>2</sup>, а без губок 53 г/м<sup>2</sup> поверхности деревьев) (Мордухай-Болтовской, 1955). Несмотря на обилие подходящего субстрата, в этом биоценозе сначала совершенно отсутствовала дрейссена. Она появилась на мертвых лесах в конце 50-х годов, но только на глубине не менее 3—4 м, так как совершенно не переносит высыхания. Более подробные исследования биоценоза обрастаний затопленных деревьев показали, что в верхнем горизонте (до 1—1.5 м глубины) в незащищенных от прибойной волны районах преобладают личинки *Cricotopus* gr. *silvestris* с биомассой около 1 г/м<sup>2</sup> деревьев (Луферов, 1963).

Постепенно мертвые леса в Рыбинском водохранилище разрушались и область распространения этого биоценоза уменьшалась. В настоящее время он встречается лишь кое-где на остатках деревьев.

Каспийские ракообразные в Рыбинском водохранилище не были найдены ни разу. В биоценозе мертвых лесов встречались только пресноводные бокоплавы *Rivulogammarus lacustris*.

В предустьевой части Воляжского плеса Рыбинского водохранилища была исследована сезонная динамика бентоса, точнее тубифицид и хирономид. У мотыля *Chironomus plumosus* в начале июня при температуре 14—15° происходит массовое окукливание перезимовавших личинок IV возраста и вылет комаров, а через несколько дней на дне появляются личинки II возраста (личинки I возраста держатся в толще воды). В это время биомасса мотыля сильно падает, даже когда уже численность повышается. Второй вылет, в конце июля—начале августа, осуществляется неполностью (Шилова, 1958). У олигохет-тубифицид, в частности *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, в июне происходит откладка коконов, в июле — отмирание части старого поколения; молоде выходит в июле. В результате биомасса бентоса обычно оказывается ниже всего летом, а к осени повышается. То же наблюдалось и в Горьковском водохранилище.

Сезонные наблюдения позволили оценить продукцию хирономид и тубифицид в Рыбинском водохранилище.

Продукция хирономид, образуемая главным образом мотылем *Ch. plumosus*, на серых илах Воляжского предустьевого участка в мае—октябре, составляет 20 г/м<sup>2</sup>. Продукция тубифицид, в основном неевского лимнодрила, за этот же период составляет 45.6 г/м<sup>2</sup>. Коэффициент Р/В для хирономид равен 2.4, для тубифицид — 3.5 (Соколова, Поддубная, 1974). Продукция всего макробентоса оценивается в 65 г/м<sup>2</sup> на серых илах, в среднем для всего водохранилища (без моллюсков) она составляет около 20 г/м<sup>2</sup>.

#### ВОДОХРАНИЛИЩА СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Горьковское водохранилище, затопленное в основном в 1956 г., в своей нижней, озеровидной и слабопроточной части по составу и обилию бентоса близко к Рыбинскому. Здесь наблюдается постоянное, хорошо выраженное доминирование неевского лимнодрила на русле. Этот вид вместе с другими тубифицидами достиг здесь максимальной биомассы на 4—5-й годы (в среднем 11.8—16.9 г/м<sup>2</sup>); после этого количество тубифицид сильно снизилось. Биомасса бентоса на бывшем русле начиная с 1962 г. колебалась между 2.3 и 6.9 г/м<sup>2</sup>, а на затопленной суше начиная с 1958 г. — между 0.75 и 3.4 г/м<sup>2</sup>. Таким образом, она мало отличалась от биомассы бентоса в Рыбинском водохранилище (рис. 74).

В отличие от Рыбинского в Горьковском водохранилище сразу же после заполнения в 1957 г. началось сильное развитие дрейссены по всему водоему, хотя в последние годы ее количество, видимо, значительно уменьшилось (Мордухай-Болтовской, 1961, 1963в, 1972; Стругач, 1965).

Многолетние наблюдения за состоянием бентоса Горьковского водохранилища хорошо показывают наличие межгодичных флюктуаций. Вообще биомасса бентоса в озерной части колеблется в вышеуказанных пределах, но в некоторые годы отмечаются сильные отклонения. Так, в 1962 г. на затоплен-

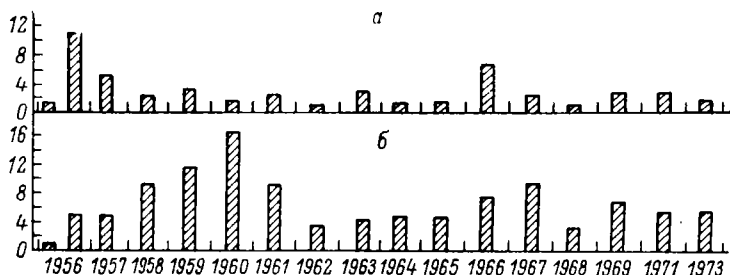


Рис. 74. Средняя биомасса бентоса в озерной части Горьковского водохранилища с 1956 по 1973 г.

а — затопленная суша, б — русло. По оси ординат — биомасса, г/м<sup>2</sup>.

ной суше бентос был особенно беден (биомасса 0.75 г/м<sup>2</sup>), а в 1966 г. за счет необычно сильного развития мотыля *Ch. plumosus* его биомасса сильно повысилась (средняя 7.2 г/м<sup>2</sup>, на русле 7.8—10 г/м<sup>2</sup>), но на следующий год опять понизилась до обычных величин. Видимо, возрастание количества мотыля было следствием особо благоприятных в 1966 г. условий размножения комаров.

Каспийские виды, встречавшиеся в Средней Волге, но уже в 40—50-х годах ставшие редкими, в Горьковском водохранилище не были найдены. Только в 1960—1961 гг. в прибрежной зоне появился *Pontogammarus obesus*, но в конце 60-х годов его заменила размножившаяся в массе байкальская акклиматизированная гаммарида *Gmelinoides fasciatus*.

Исчезновение большинства каспийских ракообразных в Волге выше устья Камы даже на участках, сохранивших проточность и не подвергшихся заилению (в частности, между Рыбинским водохранилищем и устьем Унжи), объясняется, по всей видимости, влиянием бытовых и промышленных сточных вод, к которым очень чувствительны эти оксифильные формы.

Аналогичная картина хорошо прослеживается и в фауне р. Оки, которая была подробно обследована по всему течению в 1923—1924 гг. и затем через 35 лет — в 1959 г. За это время в литофильных и псаммофильных биоценозах видовой состав изменился за счет выпадения некоторых реофильных форм и появления пелофилов; уменьшилась площадь, занимаемая этими биоценозами. В среднем течении между устьями р. Москвы и р. Пары местами, особенно у левого берега, наблюдалось опустошение бентоса. Самые чувствительные к загрязнению каспийские ракообразные сохранились только в нижнем течении (*Paramysis*, *Pontogammarus sarsi*). Их ареал вместо сплошного превратился в несколько очагов, численность сильно упала, как и у корофия, который еще в 30-х годах населял дно реки в огромных количествах. Численность олигохет (тубифицид), наиболее выносливых к загрязнению, напротив, во многих местах возросла, в наиболее загрязненных участках они остались единственными представителями бентоса. Увеличилась зарастаемость реки, фитофильные биоценозы местами расширились.

Пело- и фитофильные биоценозы затонов и заливов вообще практически не изменились: видимо, сточные воды в основном перемещались по руслу реки (Жадин, 1964).

К у й б ы л и е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е, наиболее крупное из волжских, образовалось одновременно с Горьковским. В его верхних частях — Волжском и Камском плесах, постепенно переходящих в реку, бентос с самого начала был богаче и разнообразнее, чем в нижележащих озеровидных плесах. Здесь, особенно в верховьях Камского плеса, встречалось несколько видов каспийских амфипод (*Dikerogammarus*, *Pontogammarus obesus*) и местами даже псаммофильные (*P. sarsi*, *P. abbreviatus*, *Stenogammarus macrurus*). По всему водохранилищу из амфипод наиболее распространены первые два вида, с середины 60-х годов — *Corophium curvispinum* ауст. В Волжском и Камском плесах биомасса бентоса без крупных моллюсков

составляла в среднем 4—6 г/м<sup>2</sup>, а с ними (в основном с дрейссеной) — 28—47 г/м<sup>2</sup>. В нижележащих и в Приплотинном плесе бентос значительно однообразнее: почти нет сферид, гаммариды встречаются реже, преобладают тубифициды, мотыль и прокладий, на русле — невский лимнодрил. После первых трех лет на затопленной суше сложился крайне бедный бентос с исключительно низкой биомассой — в среднем 0.3—0.8 г/м<sup>2</sup>, т. е. еще меньше, чем в Горьковском и Рыбинском водохранилищах. Такие же цифры характеризуют обширную незарастающую осушенную зону, которая занимает до 40% площади (Аристовская, 1960; Мордухай-Болтовской, 1961).

На русле биомасса снизилась до 4—7 г/м<sup>2</sup> и на этом уровне оставалась до конца 60-х годов. На 90% она состояла из тубифицид, среди которых первые годы преобладали невский лимнодрил, позднее — *Ptyodrilus moldaviensis* (Екатерининская, 1960). У правого обрывистого берега водохранилища кое-где встречались обнажения камней, заселенные обедненным литофильным биоценозом (Аристовская, 1964; Ляхов, 1967).

В конце 60-х годов в Куйбышевском водохранилище, как и в Рыбинском, наблюдалось повышение биомассы бентоса за счет развития тубифицид. На русловых участках средние биомассы бентоса в 1967—1971 гг. составляли уже 8.8—15.4 г/м<sup>2</sup>. На затопленной суше тоже произошло повышение биомассы, но она оставалась все-таки очень низкой — в среднем 0.9—1.9 г/м<sup>2</sup> (Ляхов, 1971; Егерев и др., 1972). Несмотря на количественное несходство, состав фауны стал очень близким, различия все больше выравнивались, что дало повод М. С. Ляхову (1974) говорить о наступлении новой стадии «нивелирования биоценозов».

Дрейссена появилась в Куйбышевском водохранилище в массе в виде молды уже в первый год, и к 1959 г. ее биомасса составляла несколько сотен граммов на 1 м<sup>2</sup>. Водозапасные исследования показали, что на участках, занятых отмершими лесами и кустарниками, дрейссена развивается в огромных количествах. В 1962 г. среднее ее количество на сучьях и стеблях составляло 3150 экз. и 1860 г над 1 м<sup>2</sup> дна, в некоторых случаях — 10246 экз. при биомассе 4 800 — 6 820 г над 1 м<sup>2</sup> дна (Ляхов, Михеев, 1964).

В частично зарастающих заливах водохранилища (Черемшанский, Майна, Усинский, Тургеневский, Сусканский и др.) бентос заметно богаче главным образом за счет хирономид, особенно *Ch. f. I. semireductus* и различных фитофильных форм. Вместе с фитофильной фауной биомасса в среднем составляет 9—12 г/м<sup>2</sup>, а с моллюсками (дрейссеной и гастроподами) — 50—144 г/м<sup>2</sup> (Миловидов, 1975).

В последнее время по водохранилищу распространились акклиматизированные в нем каспийские мизиды, заселяющие преимущественно мелководья и заливы.

Саратовское водохранилище сохранило довольно значительную проточность и слабо заплено. Илстые пески и илы занимают около 25%, преобладают пески, есть глинистые и каменистые грунты. В бентосе доминируют тубифициды, в частности невский лимнодрил, из моллюсков преобладает дрейссена, но ее значительно меньше, чем в Куйбышевском водохранилище, очевидно, в связи с проточностью. Каспийских амфипод больше, чем в Куйбышевском водохранилище; кроме живущих в последнем встречается *Chaetogammarus ischnus*. Биомасса бентоса в верхней части очень низка (0.5 г/м<sup>2</sup>), вниз по течению возрастает в соответствии с увеличением заплеснения и развитием невского лимнодрила. Средняя по всему водохранилищу биомасса все же невелика: в 1968—1971 гг. без моллюсков она составляла 2.4—2.9 г/м<sup>2</sup>, с моллюсками — 16.2—30.7 г/м<sup>2</sup>. Продукция бентоса в этом водохранилище равна в среднем 22.2 м/г<sup>2</sup>.

При формировании бентоса в Саратовском водохранилище «мотылевой стадии» с массовым развитием *Chironomus* не было, так как проточность в нем не прекращалась, хотя и уменьшилась по сравнению с проточностью реки. И в дальнейшем хирономид здесь было сравнительно немного (Печваленко, 1973).



Волгоградское водохранилище характеризуется значительной проточностью в верхней части, где весной смываются илистые отложения и обнажаются пески. Средняя и нижняя части водохранилища заилены сильнее. В первые годы после затопления донная фауна была очень разнообразна и состояла из экологически весьма разнородных элементов. Наблюдалось повсеместное развитие мотылей, однако вследствие проточности «мотылевая стадия» была ослаблена и не сопровождалась высокой биомассой бентоса. В последующие годы отмечалось уменьшение числа видов всех групп, в том числе высших раков; их насчитывалось сначала 14, а позже осталось 6—8 видов, которые местами давали биомассу 2—4 и даже 10 г/м<sup>2</sup>. Кроме живущих выше по Волге встречались *Pontogammarus robustoides*, *P. crassus*, *Pandorites platycheir*, а после 1966 г. сильно размножились корифиды *C. curvispinum*.

Наблюдалось массовое развитие дрейссены, заселившей очень скоро все водохранилище. Общая биомасса бентоса вместе с дрейссеной составляла 390—650 г/м<sup>2</sup>. Однако за вычетом дрейссены бентос оказывается почти столь же бедным, как в основных плесах Куйбышевского водохранилища. Средняя биомасса его в разные годы колеблется, повышаясь к нижним частям водоема: в верхней 0.44—4.40, в средней 0.72—4.70, в нижней 1.17—5.0 г/м<sup>2</sup>. По водохранилищу в целом биомасса в среднем 2.5—3.0 г/м<sup>2</sup>. В летние месяцы она понижается, но к осени возрастает вновь. В водохранилище сильно размножились мизиды, из которых один вид жил раньше, а *Paramysis intermedia* и *P. lacustris* были акклиматизированы (Белявская, 1965; Белявская, Вьюшкова, 1970; Пирожников, 1972).

В некоторых районах Волгоградского и других водохранилищ Нижней Волги, особенно у городов и промышленных центров, хорошо заметно влияние сточных вод на бентос. Так, по наблюдениям А. С. Константинова (1953) в 1950—1951 гг., число видов в бентосе и его обилие выше Саратова были постоянно больше, чем ниже города. Ниже Саратова амфиподы совсем исчезали, количество хирономид уменьшалось в десятки раз. С уменьшением поступления сточных вод фауна ниже города восстановилась. Однако после сооружения Волгоградского водохранилища и ослабления проточности влияние сточных вод на бентос усилилось, особенно за счет нефтепродуктов: число видов, как и обилие хирономид, ниже Волгограда сильно уменьшились. Загрязнение наиболее сказывалось на илах, хотя олигохеты от этого почти не страдали. Экспериментально показано, что наиболее чувствительны к нефтяному загрязнению каспийские амфиподы, в частности *P. sarsi* (Белявина, Константинов, 1972; Константинов, 1973).

Участок Волги между Волгоградским водохранилищем и дельтой (протяженностью 426 км) сохранил в общем прежние черты: преобладание песков, местами слегка заиленных, у крутых берегов — глинистые яры. Преобладает псаммофильный биоценоз, местами аргиллофильный с большим количеством каспийских видов.

Дельта Волги представляет собой особый участок реки, в котором речные рукава разной степени проточности и староречья окружены с запада и востока множеством озер-ильменей. Бентос этих водоемов впервые был исследован в 1948 г. П. П. Чугуновым (1923), затем в ильменах — М. С. Идельсоном (1944). Позже изучение бентоса дельты было продолжено сотрудниками Астраханского заповедника.

Дельта сравнительно мало изменилась в связи с реконструкцией Волги, но вследствие уменьшения половодья сильно сократилась ее площадь и длительность затопления. С падением уровня Каспия, начавшимся еще в 30-х годах, дельта сильно выдвинулась в море; площадь многих островов увеличилась и они присоединились к матерiku, некоторые мелкие протоки высохли. Култуки авандельты с парастанием дельты входят в ее состав и превращаются в ильмени. Сначала это приморские ильмени с илисто-песчаными грунтами, богатые каспийскими формами, в том числе полихетами (*Hypania*, *Hypaniola*), мизидами, амфиподами. Раньше здесь господствовала

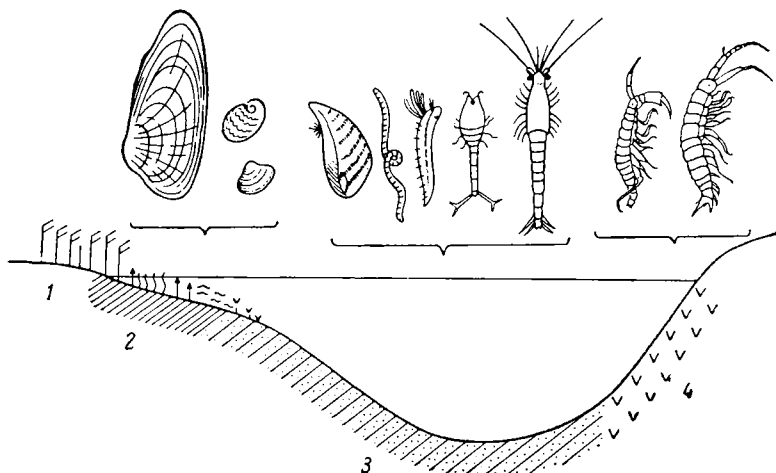


Рис. 75. Схема распространения бентоса поперек русла в одном из рукавов дельты Волги (по: Бенинг, 1924).

1 — воздушно-водная растительность, 2 — ил с подводной растительностью, 3 — илистый песок, 4 — глина.

дрейссена, развивающаяся в больших количествах (Идельсон, 1941). Однако в 1950—1960 гг., видимо, вследствие уменьшения поступления взвесей количество ее сильно уменьшилось, вплоть до полного исчезновения во многих ильменах; из моллюсков господствующей стала вивипара. Биомасса бентоса в этих водоемах без крупных моллюсков составляет 7—10 г/м<sup>2</sup>. Кроме вивипар здесь немало унионид (Косова, 1958; Пирогов, 1974). По мере нарастания дельты ильмени заиливаются и теряют проточность. В заиленных ильменах, где некоторая проточность бывает только весной, дрейссены и раньше было мало, доминировала вивипара при большом количестве мотыля и других хирономид. Биомасса сильно колебалась, составляя в разных группах ильменей 22—256 г/м<sup>2</sup>, без крупных моллюсков — 2—39 г/м<sup>2</sup>.

Дальнейшее заиление ильменей, полная потеря проточности и высыхание в межень приводят к исчезновению большинства моллюсков и преобладанию мотылей *Ch. plumosus* (f. l. *plumosus* и *semireductus*). Этот мотылевый биоценоз наиболее распространен, его биомасса в центральных ильменах 9—11 г/м<sup>2</sup>, в подступных — 18—48 г/м<sup>2</sup>.

Наконец, в полностью отделившихся от дельты сильно заиленных ильменах с заморами бентос беднеет еще больше, но с их зарастанием развивается фитофильная фауна, в которой преобладают прудовики (*Limnaea*).

Протоки и рукава дельты очень богаты каспийской фауной, которая составляет нередко большую часть бентоса (амфиподы, кумовые, мизиды, полихеты, моллюски). Литофильный, а также настоящий псаммофильный биоценоз в дельте практически отсутствуют, так как песчаное дно почти всегда более или менее заилено. Наиболее распространен биоценоз песчано-илистого грунта, в котором по биомассе также преобладают вивипары, олигохеты, амфиподы, кумовые; иногда встречается немало ручейников, но вообще насекомые, в частности хирономиды, играют второстепенную роль; общая, без моллюсков, биомасса 7—19 г/м<sup>2</sup>. У берегов протоков местами встречаются обнажения глин с довольно характерным аргиллофильным комплексом (роющие поденки, корофиды, дрейссена), но с большим числом каспийских форм (рис. 75). В нижней части рукавов дельты распространены илисто-ракушечные грунты, зарастающие макрофитами и заселенные фауной смешанного состава с большим количеством каспийцев.

В зоне систематических осыханий под влиянием сгонов фауна сильно обеднена: преобладают хирономиды, биомасса в среднем 1.5 г/м<sup>2</sup> (Чугунов, 1923; Бенинг, 1924; Косова, 1958).

Собственно микробентос, к которому относятся бентические простейшие, коловратки, гастротрихи, некоторые турбеллярии, в Волге специально не изучался. Отдельные его представители попадались в пробах планктона, взятых во взмученных водах, как примесь к планктонным формам.

Имеющиеся данные по микробентосу относятся к нижнему течению р. Оки, где он был исследован еще в 30-х годах. Авторы (Neisvestnova-Zhadina, 1935; Неизвестнова-Жади́на, Ляхов, 1941) приводят материалы по микробентосу в широком смысле, без подразделения на мейобентос и собственно микробентос. Он состоит из большого числа видов инфузорий и коловраток, нематод, олигохет-паидид, некоторых видов турбеллярий из рабдоцелид и бентических кладоцер из *Marcotrichidae* и *Chydoridae*. Микробентос встречался на всех грунтах, но наиболее богат на песках, где был представлен своеобразной группой псаммофилов, хорошо приспособленных к жизни среди двигающихся песчинок (инфузории *Loxodes*, турбеллярии *Otoplana fluviatilis*, олигохеты *Potamodrilus stephensoni* и др.).

В прибрежной полосе, особенно у уреза воды, численность микрозообентоса местами достигает 1405 экз. в 1 см<sup>3</sup> песка (или 14.05 млн на 1 м<sup>3</sup> в слое толщиной 1 см).

В дальнейшем изучался мейобентос, т. е. беспозвоночные размерных групп между 0.1—0.2 и 2—3 мм.

В Рыбинском, Ивановском и отчасти в Горьковском водохранилище (Мордухай-Болтовской, 1955, 1961; Чиркова, 1974; Чиркова, Величко, 1974; Величко, 1975), не считая «псевдомикробентоса» (молодых стадий макробентоса — личинок хирономид, олигохет, сфериид), мейобентос состоит преимущественно из кладоцер *Chydoridae* и *Macrothricidae*, некоторых видов циклопов, в меньшем количестве — остракод, водяных клещей, олигохет-паидид и нематод. Последние часто составляют по численности главную долю мейобентоса, хотя их биомасса невелика. Очень характерны для бентоса илов чисто бентические кладоцеры рода *Plyocryptus*, живущие в илах. В Рыбинском, а позднее в Ивановском водохранилище был обнаружен новый вид этого рода — *I. cornutus*, вероятно, имеющий более широкое распространение (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1973).

Состав мейобентоса в течение года претерпевает сильные изменения не только в связи с тем, что «псевдомикробентос», вырастая, переходит в макробентос, но и вследствие периодической миграции циклопов. Некоторые планктонные циклопы осенью опускаются на дно и зимуют в виде малоактивных или покоящихся копеподитов последних стадий, другие, напротив, локализуются у дна летом. В результате численность мейобентоса и его биомасса сильно колеблется.

В Ивановском водохранилище средняя за вегетационный период численность мейобентоса равна 50—112 тыс. экз., биомасса — 0.9—2.0 г/м<sup>2</sup>. Обычно большая часть биомассы собственно мейобентоса (за вычетом молодежи макробентоса) приходится на копепод и кладоцер. Мейобентос в среднем дает 10—20% биомассы макробентоса. Примерно такую же долю в бентофауне составляет мейобентос в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, где его средняя биомасса обычно колеблется в пределах 0.2—0.4 г/м<sup>2</sup>.

#### ПЛАНКТОБЕНТОС

К планктобентосу относят животных, живущих в придонных слоях воды у самой поверхности дна. Это подвижные, легко всплывающие в толщу воды формы. В пресных водах к ним относятся прежде всего личинки *Chaoborus*, а из микрофауны — многие водяные клещи, некоторые циклопы. В микрофауне трудно провести резкую границу между микро(мейо)-бентосом и планктобентосом.

В Институте биологии внутренних вод АН СССР при помощи трала, представляющего комбинацию тралов В. Н. Гресе и Ю. М. Марковского

(Монаков, Мордухай-Болтовской, 1959), исследовано распределение придонных циклопов в Рыбинском водохранилище, в частности *Acanthocyclops viridis* (Монаков, 1958). Этот циклоп локализуется преимущественно на глинисто-песчаных грунтах, особенно в верховьях плесов, где достигает численности 1000—1500 экз. и биомассы 150 мг/м<sup>3</sup>. Этим же тралом были обнаружены значительные концентрации планктонных рачков в придонном слое воды.

Макро-планктобентос в морях состоит из различных форм ракообразных. В Волге он представлен мизидами (*Mysidacea*) каспийского происхождения, продвинувшимися далеко вверх по течению. Из них сравнительно крупная *Paramysis ullskyi* была распространена не только по Нижней, но и по всей Средней Волге (даже в нижних частях Верхней). В настоящее время *P. ullskyi* встречается лишь у Чебоксар и ниже. Этот вид с его склонностью зарываться неглубоко в песок представляет собой менее типичную планктобентическую форму, чем *P. baeri* и более мелкие *P. lacustris* и *P. intermedia*. Они искусственно вселялись в Куйбышевское водохранилище в 1957—1965 гг., но появилась в 1965 г. и сильно размножилась только *P. intermedia* в зоне с илисто-песчаными и песчаными грунтами, особенно на мелководьях с глубинами около 0.2—1.5 м. О количестве мизид можно судить лишь по уловам тралов и сачков, так как дночерпатель их плохо учитывает. Имеются данные по мизидам в Куйбышевском водохранилище. Здесь на песчаных грунтах нижних плесов численность мизид составляет в среднем 25—40 экз., биомасса — 0.1—0.13 г/м<sup>2</sup> (Бородич, Гавлена, 1970). Благодаря своей подвижности мизиды легко сплываются в нижележащее Саратовское водохранилище, где они в течение 1969 г. заселили весь водоем и местами достигали численности 215 экз./м (Бородич, Гавлена 1971).

Мизиды, начиная с 1960 г., вселялись также в Волгоградское водохранилище, появились там в 1964 г., причем прижилась также *P. lacustris*.

Все три вида широко распространились по всему водохранилищу (Белявская др., 1969). Ниже по течению к ним присоединяются *Paramysis baeri*, затем *Limnomysis benedeni*, а в дельте еще некоторые виды мизид, неспособные распространяться вверх по течению. Здесь количество планктобентоса сильно возрастает, но достоверных количественных данных нет.

#### ЖИВОТНЫЕ ОБРАСТАНИЯ, ИЛИ ЭПИБИОЗЫ

Животные, поселяющиеся на поверхности находящихся в воде твердых субстратов, составляют часть «перифитона», или биоценоза обрастаний (Бенинг, 1924). Это весьма богатый биоценоз, первоначально образующийся из форм, прикрепленных или строящих на субстрате неподвижные домики. В дальнейшем с их распространением и развитием водорослей (нитчаток) здесь поселяются и другие формы, ползающие или прячущиеся между ними. Биоценоз обрастаний близок к литофильным, но в последних всегда есть примесь бентических животных, живущих на грунте или в грунте. Обрастания часто высоко подняты над дном и находятся в особенно благоприятных условиях в отношении освещенности, кислородного режима, проточности. В Волге наиболее богат был перифитон неподвижных предметов, находившихся в воде (свай, столбов, судоходных знаков и т. п.). Здесь среди водорослевых обрастаний было много личинок реофильных ручейков *Hydropsyche*, поденок, симулид, хирономид, наидид, часто в массе развивались дрейссены, среди них — корофииды. Фауна богаче на задней и нижней стороне предметов и вообще при ослабленном течении (Behning, 1928).

В условиях водохранилищ перифитон имеет менее реофильный характер. В верховьях Волгоградского водохранилища при наличии некоторой проточности (в районе Саратова), по А. С. Константинову (1971), перифитон состоял преимущественно из хирономид, каспийских корофиид, олигохет, вивипар, дрейссены. На естественных субстратах (деревьях) его численность составляла 2611—3638 экз., биомасса — 3.6—9.2 г на 1 м<sup>2</sup> субстрата (с моллюсками 131—217 г). На вносимых в воду деревянных субстратах горизон-

тальные поверхности заселяются в 3—4 раза сильнее, чем вертикальные, и верхние вдвое сильнее, чем нижние; заселенность субстратов больше всего на глубине 0.1—0.15 м, глубже ослабевает. Заселение идет в основном за счет оседания находящихся в толще воды организмов (сыртона). В Рыбинском водохранилище в 1953 г. до массового развития в нем дрейссены зоообращения, как и фауна затопленных деревьев, состояли преимущественно из хирономид (*Cricotopus*, *Endochironomus*, *Glyptotendipes*), пиявок, олигохет и гастропод (в зоне зарослей). При внесении субстратов в воду число видов через 7—10 дней переставало увеличиваться, но биомасса возрастала за счет роста осевших форм (до 15 г/м<sup>2</sup>) (Соколова, 1959).

В Верхней рекообразной части Горьковского водохранилища перифитон был исследован в районе Костромской ГРЭС на опускаемых в воду искусственных деревянных субстратах. Они заселялись быстро, в течение первых 3—4 недель. В образовавшемся биоценозе господствовали лито- и фитофильные хирономиды *Cryptochironomus* gr. *pararostratus*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, было также много наидид (*Nais barbata* и др., *Stylaria lacustris*), циклопов *Paracyclops fimbriatus*, кладоцеры *Sida crystallina*, в конце лета появлялись личинки дрейссены. Общая численность населения достигала несколько тысяч экземпляров (до 15—20 тыс.), биомасса — до 1—3 г/м<sup>2</sup> субстрата при обилии ручейников до 6—7 г; в течение первого года дрейссена в виде сеголетков давала невысокую биомассу — 1—6 г/м<sup>2</sup> (Скальская, 1974, 1976).

В зонах подогрева сбросными водами ГРЭС развитие и рост дрейссены, как и другой заселившей субстраты фауны, шли значительно быстрее, биомасса перифитона возрастала раньше, но при наиболее высоких температурах (25—27°) наблюдался значительный отход хирономид.

При более длительном пребывании субстратов в воде (в течение нескольких лет) биомасса обрастания значительно увеличивается за счет роста осевших уже в первый год колоний мшанок, губок, дрейссены.

Характерный для Волги элемент перифитона — дрейссена — образовывала большие обрастания на различных предметах и сооружениях еще в реке до ее зарегулирования. Выше упоминалось, что развитие дрейссены значительно усилилось после сооружения водохранилищ. В водохранилищах Нижней Волги дрейссена образовывала на гидротехнических сооружениях мощные обрастания, сильно затруднявшие работу гидростанций. Поэтому биология этого моллюска изучалась специально с целью разработки методов борьбы с ним (Кирпиченко, 1963; Ляхов, 1964; Ляхов, Михеев, 1964).

Своеобразны обрастания движущихся в воде субстратов — судов и плотов. По наблюдениям 20-х годов (Воронихин, 1925; Дьяконов, 1925), обрастания слабее развиты в носовой части, где на них действует наиболее сильная струя воды, больше — по бокам, наиболее богаты — позади у кормы. На пароходах перифитон образует несколько поясов: верхний из зеленых водорослей, нижний из диатомовых, животные обрастания располагаются еще ниже, преимущественно на глубине 0.5—0.6 м. Состав животных эпибиозов здесь в общем сходен с эпибиозами неподвижных предметов, но отличается наличием форм, характерных для быстро текущих ручьев (личинки мошек *Simuliidae*, различные *Orthocladinae* и ряд водорослей, не встречающихся в реке).

## СЫРТОН

Сыртон представляет собой, как известно, комплекс бентических организмов, пассивно сносимых течением. В реках с более или менее хорошо выраженным течением сыртон в каком-то количестве всегда имеется, состоя преимущественно из отдельных элементов микробентоса и псевдомикробентоса, вымываемых придонными течениями. С увеличением скоростей, особенно в период половодья, количество и размеры увлекаемых течением бентических беспозвоночных сильно возрастают и они выносятся в толщу воды.

Сыртон в реке ниже устья Камы и у г. Куйбышева до образования водохранилища был исследован Г. В. Аристовской (1945а) и С. М. Ляховым

(1961б), в верхней части Волгоградского водохранилища у Саратова — А. С. Константиновым (1969). По данным этих авторов, спос донных организмов течением больше всего в половодье при скоростях течения порядка 1 м/с и выше (до 1.7—1.8 м/с). В это время в толще воды переносятся многие виды нематод, олигохет, личинок хирономид и других насекомых (поденок, ручейников и др.), амфиподы, а также различные формы фитофильной фауны, вымываемые из затонов и пойменных водоемов, и случайно попавшие в воду наземные насекомые. По С. М. Ляхову, пелофильные формы сносятся в большем количестве, чем псаммо- и литофильные, лучше приспособленные к высоким скоростям. По окончании паводка с падением скоростей течения (до 0.3—1.0 м/с) количество сыртона сильно уменьшается. Одновременно изменяется и его состав: становится меньше пелофильных зарывающихся форм, больше подвижных или живущих на поверхности грунта амфипод, гидр, придонных личинок коретры (*Chaoborus*) и др.

Общее количество донных беспозвоночных, сносимых течением, составляет несколько экземпляров (обычно 1—5) в 1 м<sup>3</sup> воды в верхних и средних слоях воды; однако в придонных слоях их в несколько раз больше (обычно 4—15 экз./м<sup>3</sup>). Через живое сечение реки проходит несколько сот граммов донных беспозвоночных в секунду, за год — 406—1225 т «бентостока». Из них подавляющая часть (более 95%) проносится в течение половодья. Хотя эта цифра велика, но она в десятки раз меньше «планктостока», т. е. количества планктонных организмов, сносимых течением. У г. Куйбышева до зарегулирования оно составляло 35 тыс. т (Шиклеев и др., 1957).

Несомненно, для распространения и бентических, и планктонных форм, а также наземных растений имеет значение спос их во время половодья, в частности в весенней пене, которая наблюдалась на Волге вскоре после ледохода. В этой пене всегда присутствовали различные инфузории, колеловратки, нематоды, хирономиды, покоящиеся стадии многих форм, семена растений (Бешинг, 1922). Однако пассивно запесенные на затопленную сушу организмы могут удержаться только при наличии благоприятных условий, и заселение водохранилищ бентосом, видимо, совершается не этим «половодным спосом», а в основном за счет активного вселения беспозвоночных (из воздуха, по грунту и в процессе вертикальной миграции).

#### ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ

Значительная часть донных беспозвоночных не только пассивно вымывается из грунта, но активно всплывает в толщу воды. Еще в 50-х годах было показано, что личинки I возраста (ларвулы) *Glyptotendipes*, обладая положительным фототаксисом, после вылупления из яиц поднимаются в толщу воды и в течение нескольких дней ведут планктонный образ жизни (Мордухай-Болтовской, Шилова, 1955). Биологический смысл этого заключается, очевидно, в расселении, рассредоточении личинок из кладок, содержащих тысячи яиц. Позднее выяснилось, что «планктонную стадию» проходят многие формы хирономид, в том числе мотыли. Затем было обнаружено закономерное всплывание в толщу воды не только ларвул, но и личинок II—IV возрастов ряда эпибионтных, преимущественно литофильных форм хирономид в Рыбинском водохранилище и в озерах Карелии.

Всплывание и «бродяжничанье» в толще воды усиливается в периоды изменения освещенности; это было показано для нескольких видов хирономид и ортокладин (Луферов, 1965б, 1966).

Очевидно, вертикальные миграции совершают и многие каспийские ракообразные. Хотя для Волги прямых указаний на это нет, но известно, что те же или близкие виды амфипод, мизид, кумовых в Нижнем Дону, в Азовском и Каспийском морях закономерно поднимаются в верхние слои с наступлением ночи и опускаются вниз утром. Эти явления должны быть наиболее сильно выражены в дельте Волги.

Прибрежная зона в водохранилищах представляет собой область, заключенную между максимальным уровнем и нижней границей распространения высших растений. Для водохранилищ Волги граница высших растений проходит на глубине 2—2.5 м, примерно до такой же или меньшей глубины доходят высшие растения и в незарегулированных участках Волги (главным образом в затоках и староречьях). Глубина этой границы в разных водохранилищах несколько различна в связи с неодинаковой прозрачностью воды. Если уровень начинает понижаться во второй половине лета, как в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах, верхние горизонты осушной зоны до наступления морозов успевают просохнуть и прибрежная зона высших растений приблизительно совпадает с собственно зоной обсыхания. При дальнейшем понижении уровня, происходящем уже при отрицательных температурах, обнажающиеся нижние горизонты не высыхают, а промерзают или покрываются образовавшимся льдом.

В крупных водохранилищах только незначительная часть побережья зарастает водной растительностью, так как сильная прибойная волна не даст возможности растениям укрепляться. Практически граница побережья может быть прослежена по распространению водных растений только в защищенных от прибоя участках. Поэтому прибрежная зона расчленяется в горизонтальном направлении на открытую, незащищенную от волнения (прибойную), и защищенную. Последняя располагается главным образом в глубоко вдающихся в берег бухтах и заливах, в устьях рек, за островами. В этих участках волнение сильно ослаблено или отсутствует, образуются иловые отложения, в то время как открытую прибойную зону занимают песчаные отложения.

Естественно, что между открытыми и хорошо защищенными участками есть переходные, полузащищенные; такой характер имели также участки побережья, покрытые мертвыми лесами, которых было много в первые годы в водохранилищах лесной зоны.

Состав и обилие флоры и фауны в незащищенной и защищенной зонах совершенно различны. В незащищенном побережье флора и фауна очень бедны. Высшая водная растительность распространена практически только в защищенной (и полузащищенной) прибрежной зоне, где создает особые биотопы, населенные обильной и разнообразной фауной.

### ГИДРОФИЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Растительность Волги и ее водоемов изучалась неоднократно. Хорошо изучена пойменная флора этой реки и ее притоков до создания каскада водохранилищ (Фурсаев, 1928, 1940; Шенников, 1930; Крюгер, 1947; Марков,

1955; Матвеев, 1961). Выявлены закономерности зарастания дельты Волги (Доброхотова, 1945; Жилкина, 1955). В последние десятилетия ведутся исследования флоры и растительности вновь созданных волжских водохранилищ (Богачев, 1952; Белявская, Кутова, 1966; Экзерцев, 1966б; Экзерцев, Лисицына, 1974; Экзерцев и др., 1974; Экзерцев, Артеменко, 1975). При этом особое внимание уделялось изучению закономерностей формирования нового растительного покрова водохранилищ и инвентаризации вновь возникающей растительности (Калинина, 1945а, 1945б, 1946; Богачев, 1950, 1952; Кутова, 1953, 1957а, 1957б, 1958, 1971; Потапов, 1954, 1959; Шмелева, 1954; Корелякова, 1958; Экзерцев, 1959, 1960, 1961, 1962, 1963б, 1966а, 1971, 1973, 1975; Томилкина, 1960; Экзерцев, Экзерцева, 1962б, 1963; Белявская, Кутова, 1966; Голубева, 1968, 1969, 1973; Лукина, 1968). В эти же годы проведены работы по определению годовой продукции растительного покрова водохранилищ с целью выявления ее роли в общем балансе органических веществ искусственных водоемов (Экзерцев, 1958, 1973б; Экзерцева, 1961; Экзерцев, Экзерцева, 1962а, 1966).

К настоящему времени наиболее полно исследована растительность волжских водохранилищ, значительно хуже — незарегулированных участков. Поэтому в этом разделе основное внимание уделяется растительности мелководий каскада водохранилищ.

### ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Гидростроительство на Волге сильно повлияло на высшую водную растительность. Создание каскада водохранилищ привело к затоплению большей части волжской поймы и ее водоемов, в результате чего погибла вся существовавшая ранее гидрофильная растительность. Одновременно на огромных пространствах прибрежий искусственных водоемов возникла мелководная зона. Площадь мелководий с глубинами до 2 м только на 7 волжских водохранилищах составляет 3600 км<sup>2</sup>. До настоящего времени на большей ее части происходит процесс формирования и смен растительного покрова.

Основными факторами формирования высшей водной растительности в литорали водохранилищ Волги являются: географическое положение водоема, его морфологические особенности, гидрологический, в частности уровенный, режим, трофические свойства грунтов и вод, наличие зачатков гидрофитов. В разные периоды процесса становления водохранилища значение отдельных факторов различно. На первых этапах формирования, когда водная растительность только начинает появляться, ведущая роль принадлежит обеспеченности мелководий зачатками макрофитов, морфологическим особенностям, уровенному режиму. На втором этапе, в период смыкания отдельных растительных группировок, решающее влияние приобретают фитоценотические взаимоотношения, трофические условия и режим уровня.

При создании водохранилищ на крупных реках пойменные озера, заливы, притеррасные болота и другие очаги обитания водной растительности затопляются на большую глубину. Источником пополнения водной флоры вновь возникающих мелководий остаются лишь близлежащие незатопленные естественные водоемы и болота водораздела.

Обилие болот и озер не только в пойме, но и на водоразделе водохранилищ зоны хвойных лесов уже в первые годы обеспечивало семенным материалом все мелководные участки. Из многочисленных водоемов, залитых при заполнении водохранилища на небольшую глубину, начинается интенсивное распространение погруженных неприкрепленных растений. Богатство вод биогенными элементами способствует бурному разрастанию растений этой группы, наиболее тесно связанных с водной средой. Наряду с развитием погруженной растительности в первые же годы начинается процесс заселения



обсыхающих мелководий растениями воздушно-водной группы, а также некоторыми луговыми видами, обладающими широкой экологической амплитудой и способными расти во временно обводняемой зоне. Зачатки воздушно-водных растений заносятся из тех же озер и болот бассейна водохранилища, что и зачатки погруженных растений.

Основные площади мелководий водохранилищ степной и полупустынной зон приурочены к участкам, лишенным этих источников гидрофитов и занятым ксерофильной растительностью. Часто даже в верховьях водохранилища, где подпертые воды реки затопляют пойму на небольшую глубину, зона мелководий приурочена к ее возвышенным участкам, которые были покрыты ранее мезо- и ксерофильной растительностью. Поэтому в первые годы на Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах ощущался резкий дефицит семян и органов вегетативного размножения водных растений. Недостаток зачатков макрофитов можно наблюдать на Волгоградском водохранилище и в настоящее время, спустя 15 лет после его создания.

Важным фактором процесса зарастания водохранилища является уреченный режим. В зависимости от режима уровня различна скорость формирования прибрежных фитоценозов. На водохранилищах с постоянным горизонтом воды при наличии зачатков гидрофитов через 5—10 лет создаются сформированные растительные сообщества, распределение которых на мелководьях подчиняется строгой зональности. На водохранилищах, наполняемых до разных отметок, в зависимости от водности года растительный покров нарушен, пятнист, часто сильно подавлен.

Существенный фактор процесса формирования растительного покрова прибрежья водохранилища — их морфология. Водоемы с озеровидным плесом и незначительно изрезанной береговой линией, обычно возникающие в затопленных междуречьях, менее подвержены зарастанию. В долинных водохранилищах с сильно изрезанной береговой линией процесс формирования растительного покрова протекает быстрее. На более поздней стадии становления водоема морфометрия определяет некоторые трофические особенности грунтов и вод мелководий, которые в свою очередь непосредственно влияют на процесс сукцессий растительности. В этом случае в заливах и отпущенных мелководьях наблюдается накопление органического вещества в грунтах, интенсивное заболачивание с соответствующими сменами фитоценозов. На открытых же участках мелководий в связи с постоянным выносом органических веществ не происходит их накопления в грунтах и не наблюдается заболачивания. Трофические свойства грунтов и вод являются движущим фактором сукцессии гидрофитов в литорали продолжительно существующих водохранилищ.

Скорость процесса формирования растительного покрова зависит от его местоположения на водохранилище и от глубины расположения ценоза. Интенсивнее она в верховьях водохранилищ и в верховьях заливов по притокам. Благодаря обилию зачатков эти местообитания зарастают быстрее, и растительный покров их находится на более поздних этапах сукцессии, чем в других участках. Если на первых этапах формирования притоки и река обеспечивают мелководья зачатками водных растений, тем ускоряя процесс сингенеза, то на более поздних стадиях они обогащают мелководья верховий аллювиальными наносами и тем самым задерживают заболачивание и естественные сукцессии растительности.

В течение ряда лет на мелководьях волжских водохранилищ происходила смена господствующих форм растений. Для водохранилищ лесной зоны с постоянным уровнем характерны следующие этапы сукцессий: нитчатые водоросли и свободноплавающая растительность → фитоценозы широколиственных воздушно-водных и погруженных прикрепленных растений → сообщества узколистных воздушно-водных и погруженных прикрепленных растений → болотные группировки, сплавины, заросли телореза и плавающих прикрепленных растений.

В водохранилищах с колеблющимся уровнем можно выделить следующие этапы: свободноплавающая растительность → заросли воздушно-водных растений → мозаичные группировки земноводных растений.

Для водохранилищ степной зоны характерен иной порядок смен: сорняки, а также отдельные гидрофиты, перенесшие затопление → разреженные группировки узколистных воздушно-водных видов и мозаичные пятна погруженных фитоценозов → безраздельное господство сообществ *Typha angustifolia* и *Ceratophyllum demersum*.

## ФЛОРА

Факторы, определяющие развитие растительности водохранилищ, влияют и на ее флористический состав. В течение десятилетий в зоне мелководий происходит отбор видов, способных существовать в своеобразных условиях постепенного падения уровня. Хотя формирование флоры водохранилища осуществляется за счет флоры окружающей территории, но как в систематическом, так и в экологическом отношении она отличается от флоры естественных водоемов данной области. Флора водохранилища независимо от его возраста значительно богаче флоры окружающих естественных водоемов. Постепенное лентное падение уровня приводит к тому, что в зоне мелководий наряду с типичными гидрофитами постоянно встречаются мезофильные и влаголюбивые виды. Благодаря этому видовой состав растений на водохранилищах Волги и на ее незарегулированных участках значительно обогащен.

Всегда в литорали Волги нами отмечено более 340 видов высших растений из 55 семейств. Наибольшим количеством видов во флоре представлены следующие семейства.

<i>Cyperaceae</i>	55	<i>Salicaceae</i>	15
<i>Gramineae</i>	41	<i>Compositae</i>	15
<i>Polygonaceae</i>	20	<i>Juncaceae</i>	10
<i>Ranunculaceae</i>	18	<i>Cruciferae</i>	9
<i>Potamogetonaceae</i>	18	<i>Scrophulariaceae</i>	9

Остальные 45 семейств, т. е. более 80%, представлены во флоре Волги и ее искусственных водоемов небольшим числом видов. Однако именно среди них находятся семейства типично водных растений, таких как *Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Hippuridaceae*, *Butomaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Alismataceae*, *Utriculariaceae*, *Typhaceae*. Именно виды этих семейств играют основную роль в сложении растительного покрова мелководий.

По отношению к водной среде растения, встречающиеся в прибрежье Волги, можно отнести к 4 экологическим группам.

Экологическая группа	Число видов	%
Гидатофиты	65	19
Гидрофиты	65	19
Гигрофиты	149	43.4
Мезофиты	64	18.6
В с е г о:	343	100

Как видно, гидатофиты — настоящие водные растения, практически неспособные существовать вне водной среды, составляют только 19% от флоры. Гидрофиты представлены тоже небольшим числом видов. Гигрофиты, или растения влажных местообитаний, составляют почти половину видового состава флоры; однако в зарастании водохранилищ они играют подчиненную роль, встречаясь рассеянно в фитоценозах гидрофитов или разрастаясь на мелководьях в период низкого уровня. Наконец, во флоре Волги представлена большая группа мезофильных растений, казалось бы совсем нехарактерных для водной среды. Эти растения отмечены единичными экземплярами

в ассоциациях других экологических групп и по существу не играют никакой роли в сложении растительности мелководных участков.

В распределении видов по протяжению Волги можно отметить приуроченность некоторых из них к определенным географическим зонам. Так, *Ranunculus trichophyllus*, *R. gmelinii*, *R. reptans*, *Acorus calamus*, *Sparganium glomeratum*, *Eleocharis ovata*, *Scirpus radicans*, *Potamogeton heterophyllus* отмечены преимущественно в Верхней Волге. *Trapa natans*, *Nymphoides peltata*, *Vallisneria spiralis*, *Potamogeton nobosus*, *Najas marina*, *Scirpus supinus*, *S. triqueter*, *Cyperus glomeratus* встречаются только на Нижней Волге.

В ряде случаев в связи с созданием искусственных водоемов отмечено изменение распространения видов. В литорали каскада водохранилищ появляется комплекс факторов, благоприятных для растений, ранее не встречавшихся в данных климатических условиях. Так, на мелководье Куйбышевского водохранилища массового распространения достигли *Typha laxmannii*, *T. angustifolia*, *Salvinia natans*, *Lemna gibba*, ранее редко встречавшиеся в Средней Волге.

## РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Растительность верхнего участка Волги описана А. П. Белявской (1967, 1969). Исток Волги окружен обычной болотной растительностью — зарослями *Carex rostrata*, *Comarum palustra*, *Calla palustris*. По характеру растительности Верхневолжское водохранилище можно подразделить на озерную и водохранилищную часть. В озерных участках наибольшее распространение получили заросли *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Carex acuta*, *Glyceria maxima*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus circinatus*, приуроченные к верховьям озер и к устьям ручьев. В водохранилищном участке преобладают заросли *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris*. Пятнами встречаются *Agrostis stolonifera*, *Equisetum fluviatile*, *Oenanthe aquatica*, *Rorippa amphibia*.

Иваньковское водохранилище. Растительность представлена вполне сформировавшимися сообществами макрофитов, располагающимися строго зонально в зависимости от нарастания глубины и изменения трофических условий грунтов и вод. Основные площади зарослей приурочены к заливам и межостровным мелководьям. Быстрому зарастанию мелководий способствовали относительное постоянство уровня, небольшая проточность на мелководьях и отсутствие значительного волнения.

Сообщества прибрежно-водных и водных растений просты по структуре и бедны по флористическому составу. Небольшой спад воды в некоторые годы приводит к смене экологических условий в течение сезона и к проникновению в состав ассоциации нехарактерных случайных видов.

В зависимости от типа прибрежий, различающихся по гидрологическим условиям и трофическому режиму, поясное распределение сообществ гидрофитов на поперечном профиле берега различно.

Зарастание открытого побережья с песчаными грунтами, подверженного прибою, незначительно. Обычно представлен только пояс погруженных растений, состоящий из чистых фитоценозов *Potamogeton pectinatus* или *P. perfoliatus*.

На участках открытого побережья, подверженных слабому прибою, чаще встречается растительность, состоящая из двух поясов. Пояс воздушно-водных растений состоит из фитоценозов с господством *Carex acuta*, *Phragmites communis* и *Glyceria maxima*. Местами и зарослях *G. maxima* в последние годы начался процесс сплавинообразования. Пояс погруженных растений образован участками ассоциаций *Potamogeton perfoliatus purum* или *Polygonum amphibium purum*.

Защищенные мелководья с илистыми грунтами наиболее благоприятны для развития всех групп водных растений. Пояс воздушно-водных растений состоит обычно из односоставных фитоценозов *Carex acuta*, *Glyceria maxima*



Рис. 76. Ивановское водохранилище. Залив, зарастающий телорезом и кувшинкой.

*Equisetum fluviatile*. В пределах этого пояса интенсивно идет процесс сплавинообразования. На сплавинах господствуют *Typha latifolia*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*. Пояс погруженных растений также хорошо развит и представлен зарослями *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *Stratiotes aloides*. Фитоценозы последнего вида вытесняют ассоциации других растений и занимают все большие и большие площади (рис. 76). Пояс растений с плавающими листьями образован сплошными зарослями *Nymphaea candida*.

Площади зарастания Ивановского водохранилища определялись дважды — в 1957 и 1973 гг. За этот период произошли существенные изменения как в составе растительности, так и в характере ее распространения на мелководьях водохранилища. Прежде всего резко возросло заболачивание водохранилища: площадь сплавин, практически отсутствовавших в 1957 г., в 1973 г. достигла 1740 га — 22% от всей площади растительности. Значительно увеличились площади зарослей телореза алоэвидного — с 86 до 715 га. Сукцессионные процессы продолжают и в настоящее время.

Общая площадь растительности равна 7600 га, что составляет 24% площади водохранилища. Наиболее зарос Шешинский плес: 40% его площади занято фитоценозами макрофитов, среди которых 61% площади составляет воздушно-водная растительность и 18% — сплавины. На втором месте по степени распространения макрофитов стоит Волжский плес, заросший на 19%. Растительность Ивановского плеса занимает 13% от его площади. Однако мелководья этого плеса наиболее заболочены, 39% их площади занято сплавинами. Данные о площадях основных формаций приведены

Таблица 72

ПЛОЩАДЬ ОСНОВНЫХ ФОРМАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Формация	1957 г.		1973 г.	
	площадь, га	% от общей площади зарослей	площадь, га	% от общей площади зарослей
<i>Carex acuta</i>	771.7	14.6	162.2	2.1
<i>Glyceria maxima</i>	1264.9	23.0	149.3	1.9
<i>Equisetum fluviatile</i>	517.9	9.5	1607.6	21.1
<i>Phragmites communis</i>	441.2	8.1	629.9	8.3
<i>Nymphaea candida</i>	18.7	1.4	525.2	6.9
<i>Polygonum amphibium</i>	217.3	4.0	249.4	3.3
<i>Potamogeton lucens</i>	} 913.2	16.8	466.5	6.1
<i>P. pectinatus</i>				
<i>P. perfoliatus</i>				
<i>Myriophyllum spicatum</i>	361.2	6.6	4.1	0.1
<i>Stratiotes aloides</i>	86.5	1.5	715.4	9.3
Прочие	489.0	8.8	1019.1	13.3
<i>Eleocharis palustris</i>	9.9	0.2	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	292.5	5.2	—	—
<i>Rorippa amphibia</i>	12.0	0.2	—	—
<i>Potamogeton natans</i>	8.7	0.1	—	—
<i>Typha angustifolia</i>	} —	—	288.5	3.8
<i>T. latifolia</i>				
<i>Scirpus lacustris</i>	—	—	45.6	0.6
<i>Zizania latifolia</i>	—	—	10.4	0.1
<i>Acorus calamus</i>	—	—	0.4	0.0
<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	—	12.0	0.2
Сплавнины	—	—	1752.7	22.9
Всего:	5464.7	100	7638.3	100

в табл. 72.

Углическое водохранилище заросло меньше, чем Иваньковское. Довольно постоянный уровеньный режим и продолжительный срок существования этого водоема способствовали созданию в его литорали сложившихся сообществ водных и прибрежно-водных растений. Гидрофильная растительность представлена четко обособленными, равномерно сложенными фитоценозами, располагающимися поясами вдоль берегового склона. Преобладают монодоминантные и флористически бедные сообщества.

Как и в Иваньковском водохранилище, степень зарастания мелководий определялась дважды — в 1958 и 1971 гг. За 13 лет, прошедших с момента первого обследования, в составе, структуре и распределении растительности произошли некоторые изменения.

Возросло постоянство флористического состава ассоциаций, исчезли случайные виды, а структура стала более четкой. Основные площади заросших мелководий сосредоточены по заливам и на защищенных участках проток в районе рек Нерли и Медведицы. Окончание формирования береговой песчаной отмели обеспечило возможность возникновения вдоль большинства открытых прибрежий водохранилища пояса зарослей *Potamogeton pectinatus* и *P. perfoliatus*, которого ранее не было. На большинстве прибрежий водохранилища вплотную к границе зоны затопления разрослась древесная растительность, заметно затеняющая и угнетающая гигрофильные фитоценозы. Значительные площади пологих прибрежий заняли ивняки, вытеснившие заросли крупноочников.

Существенные изменения произошли в распределении растительности. Так, в верховьях заливов на месте ассоциаций *Glyceria maxima* и *Myriophyllum spicatum* стали господствовать фитоценозы *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides*, местами увеличались площади манниково-хвощевых сплавин.



Рис. 77. Угличское водохранилище. Пояс тростников у берега.

Участки, подверженные умеренному волнобою в средних частях заливов, заняли ассоциации *Glyceria maxima* и *Potamogeton perfoliatus*. На площадях прибойной зоны расширились заросли *Phragmites communis* (рис. 77). В заливах по рекам распространились комплексные группировки, состоящие из куртин *Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*. В настоящее время общая площадь заросших мелководий равна 1230 га, что составляет около 5% от площади всего водохранилища; из них 70% занято воздушно-водной растительностью, 30% — собственно водной (табл. 73).

Широкое распространение на водоеме получили ассоциации с господством *Glyceria maxima* (23.2% от общей площади зарастания), а также *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Stratiotes aloides*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*. Большие площади мелководий заросли маннико-хвощевыми и белокрыльничково-хвощевыми сплавинами (12.3%). На ряде участков литорали появились ранее не встречавшиеся формации *Nuphar lutea*, *Scolochloa festucacea*, *Typha angustifolia*. Сообщества с господством *Glyceria fluitans*, *Typha latifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Eloдея canadensis* и *Lemna trisulca* исчезли. Они относятся к конкурентно нестойкой пионерной растительности и были широко распространены лишь в начальный период становления водохранилища. Расширение зарослей *Equisetum fluviatile*, *Scolochloa festucacea*, *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea* и сплавинной растительности свидетельствует о том, что эндогенные сукцессии на водохранилище приводят к интенсивному заболачиванию отчлененных мелководий. За 13 лет площади болотных группировок увеличились здесь в 2 раза.

**Рыбинское водохранилище.** Отличительными особенностями этого водоема являются резкие колебания уровня по годам и сильное волнение на большей части мелководий. В настоящее время на водохранилищах господствуют фитоценозы амфибийных растений. В связи с неблагоприятным воздействием уровенного режима и исчезновением затопленных лесов площади зарослей собственно водных видов невелики. Площадь зарастания составляет 1.3% площади водоема. Видовой состав сообществ и их структура чрезвычайно пестры. Можно говорить лишь о сформированном поясе крупносочников. В поясе земноводных растений (полевица побегообразующая, горец земноводный, жерушник земноводный и рдест разнолистный)

Таблица 73

ПЛОЩАДЬ ОСНОВНЫХ ФОРМАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Заросли	1958 г.		1971 г.	
	площадь, га	% от общей площади зарослей	площадь, га	% от общей площади зарослей
Постоянные:				
<i>Carex acuta</i>	168.8	12.6	41.5	3.4
<i>Glyceria maxima</i>	336.1	25.1	286.0	23.2
<i>Equisetum fluviatile</i>	54.5	4.1	108.5	8.8
<i>Scirpus lacustris</i>	3.2	0.2	60.1	4.9
<i>Phragmites communis</i>	164.4	12.2	192.6	15.6
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	52.7	3.9	10.9	0.9
<i>Nymphaea candida</i>	2.1	0.2	2.8	0.2
<i>Potamogeton natans</i>	4.5	0.35	3.2	0.3
<i>P. lucens</i>	49.9	1.5	6.8	0.6
<i>P. peclinatus</i>	4.5	0.35	103.9	8.4
<i>P. perfoliatus</i>	85.0	6.3	86.9	7.0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	162.7	12.2	29.2	2.4
<i>Stratiotes aloides</i>	8.9	0.6	110.0	8.9
Растительность сплавины	120.0	8.9	151.2	12.3
Исчезнувшие:				
<i>Glyceria fluitans</i>	43.7	1.0	—	—
<i>Typha latifolia</i>	59.0	4.4	—	—
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	71.5	5.4	—	—
<i>Elodea canadensis</i>	1.2	0.1	—	—
<i>Lemna trisulca</i>	8.4	0.6	—	—
Появившиеся:				
<i>Typha angustifolia</i>	—	—	5.0	0.4
<i>Scolochloa festucacea</i>	—	—	7.3	0.6
<i>Nuphar lutea</i>	—	—	21.5	1.7
<i>Polygonum amphibium</i>	—	—	0.9	0.1
<i>Ranunculus circinalis</i>	—	—	1.5	0.1
<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	—	0.2	—
Всего:	1341.1	100	1230	100

состав господствующих и сопутствующих видов определяется водностью года и может резко меняться. Формации других растительных зон насыщены временниками или «реликтами» растительности предыдущих, отличающихся по водности лет. Поясное распределение фитоценозов выражено очень плохо.

Большинство мелководий озеровидного плеса этого водоема лишено растительности (рис. 78, 79). Основные площади сообществ макрофитов сосредоточены по заливам, заостровным мелководьям и в литорали речных участков. Каждый из этих типов прибрежья характеризуется своим комплексом факторов, которые влияют на тип зарастания. Крупных заливов на Рыбинском водохранилище немного, но имеется большое число маленьких заливчиков по впадающим ручьям и речкам. Мелководья их заняты пятнистыми зарослями *Glyceria glyceria fluitans*, *Agrostis stolonifera*, *Potamogeton heterophyllus*, *Rorippa amphibia*, *Polygonum amphibium*. В больших и малых заливах по затопленному прирусловому валу бывших речек почти всегда встречаются куртины *Scirpus lacustris*, а в приустьевых участках вдоль берега заросли *Phragmites communis*. Для заливов с притоками характерны также заросли *Potamogeton lucens*. Последний не только создает сообщества на участках с большими глубинами, но и входит в состав доминант зарослей гигрофильных растений.

Мелководья защищенной литорали озерного плеса сосредоточены в северо-западных и юго-западных участках водохранилища. Прибрежья боль-



Рис. 78. Открытое побережье с валунами в Рыбинском водохранилище.

шинства островов пологие, зарастающие *Phragmites communis*, куртинами *Scirpus lacustris*, изредка *Scolochloa festucacea*. За их барьером, иногда в понижениях, встречаются обычные группировки амфибийных видов, среди которых господствуют *Agrostis stolonifera*, *Rorippa amphibia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton heterophyllus*. Со стороны берега эти фитоценозы оцепяны зарослями *Carex rostrata* или *Typhoides arundinacea*.

Таким образом, на мелководьях водохранилища сформировался специфический растительный покров. Непостоянство обводнения побережья определило своеобразие структуры и флористического состава ассоциаций. В результате возникли фитоценозы, нетипичные для естественных водоемов. Для большинства из них характерно господство 2—3 видов, резко отличающихся по экологическим свойствам. Так, в ассоциации *Agrostis stolonifera* — *Oenanthe aquatica*—*Potamogeton lucens* на одной и том же участке высокого обилия достигают гигрофильные, гидрофильные и гидатофильные виды. Такой состав растительного сообщества обеспечивает ему устойчивое существование при различном обводнении. В годы с высоким уровнем развитие получает погруженный ярус, состоящий из рдестов блестящего и разнолистного. При низком уровне основной полог создают стелющиеся побеги полевицы, рдесты же находятся в покоящемся состоянии или развивают наземную форму.

Другой отличительной чертой растительности Рыбинского водохранилища является наличие больших площадей комплексных группировок со случайным мозаичным сложением травостоя. В таких ценозах нельзя выделить доминирующие виды, а можно говорить о целой группе ведущих растений, растущих группами, например *Agrostis stolonifera*, *Rorippa amphibia*, *Eleocharis palustris*, *Potamogeton heterophyllus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Glyceria fluitans*. В годы с низким уровнем или при быстром его летнем падении на больших площадях обнаженных мелководий появляются заросли растений-временников: *Bidens tripartita*, *Epilobium palustre*, *Polygonum scabrum*, *Rorippa islandica*, *Juncus bufonius*, *J. filiformis*. Довольно обычны для растительности водохранилища и «открытые» фитоценозы, в которых нет сомкнутого травостоя. Особенно часто такие группировки встречаются на участках с глубинами около 1 м.





Рис. 79. Открытое песчаное побережье.

Горьковское водохранилище. На большинстве его мелководий формирование гидрофильной растительности закончилось. В 1970 г. была определена степень зарастания этого водоема. Общая площадь растительности равна 2200 га, что составляет 1.4% от площади всего водоема. Зарастание крайне неравномерно. По степени зарастания водохранилища можно разделить на три участка — речной, озерный и Костромское расширение.

В речном плесе основные зарастающие мелководья сосредоточены по верховьям заливов, возникших на месте затопленных долин притоков Волги. Растительностью на этом плесе занято 804 га, что составляет 2.7 % от его площади (табл. 74). Из них воздушно-водная растительность занимает 121 га, погруженная 664, плавающая 19 га. Особенность плеса — широкое распространение вдоль открытых побережий погруженных фитоценозов, преимущественно ассоциаций с господством *Potamogeton perfoliatus* и *P. pectinatus*.

Таблица 74

ПЛОЩАДЬ ОСНОВНЫХ ФОРМАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1970 г.

Заросли	Плес			Общая площадь, га	% от всех зарослей
	костромской	речной	озерный		
<i>Carex acuta</i>	84.07	5.1	0.4	89.57	4.0
<i>C. rostrata</i>	2.5	12.5	71.05	85.75	3.9
<i>Glyceria maxima</i>	107.62	41.9	0.3	149.81	6.7
<i>Phragmites communis</i>	161.3	8.5	62.5	232.3	10.5
<i>Typha latifolia</i>	27.75	10.8	11.53	50.98	2.3
<i>Scirpus lacustris</i>	78.5	20.35	3.5	102.41	4.6
<i>S. radicans</i>	—	0.30	1.5	1.8	0.1
<i>Equisetum fluviatile</i>	336.0	10.28	0.6	346.88	15.6
<i>Butomus umbellatus</i>	75.0	4.5	—	79.5	3.5
<i>Sparganium ramosum</i>	2.55	—	0.35	2.9	0.1
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	37.5	6.8	0.5	44.8	2.0
<i>Potamogeton pectinatus</i>	—	315.0	3.23	318.25	14.3
<i>P. perfoliatus</i>	81.2	163.6	3.25	248.05	11.2
<i>P. lucens</i>	—	14.0	—	14.0	0.6
<i>Ranunculus circinatus</i>	—	2.35	—	2.35	0.1
<i>Myriophyllum spicatum</i>	—	0.5	—	0.5	0.002
<i>Potamogeton natans</i>	0.5	9.2	12.5	22.2	1.0
<i>Polygonum amphibium</i>	25.0	2.0	0.5	27.5	1.2
<i>Nymphaea candida</i>	7.25	7.9	0.55	15.7	0.7
<i>Nuphar lutea</i>	1.25	0.3	0.35	1.9	0.1
<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	72.1	12.5	84.6	3.8
<i>Stratiotes aloides</i>	116.5	96.5	1.0	213.0	9.6
Сплавнины	25.0	—	64.0	89.0	4.0
В с е г о:	1168.5	804.2	250.1	2222.8	100

Озерный плес — основная акватория водохранилища. Берега озерного плеса круты, обрывисты и совершенно лишены растительности. Ассоциации гидрофитов сосредоточены только в самых верховьях заливов, особенно по рекам Немда и Уника. Зарастание плеса ничтожно и составляет около 250 га, или 0.2% от его площади. Из них воздушно-водной растительностью занято 152 га, погруженной 20, плавающей 14, сплавиными 64 га. Последние сосредоточены главным образом по рекам Немда и Уника.

Костромской плес, возникший на месте древней равнинной долины р. Костромы, по морфологии резко отличается от остальных участков Горьковского водохранилища. Большая часть его мелководна, берега пологи и сильно изрезаны, многочисленны острова. Это наиболее заросшая часть водохранилища, в которой растительность занимает 1168 га, или 4.5%.

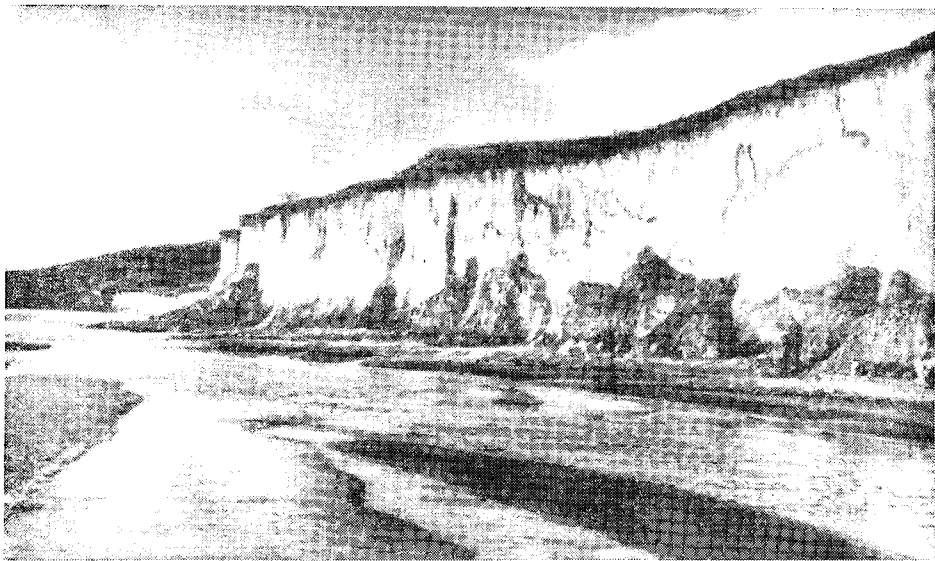


Рис. 80. Куйбышевское водохранилище. Обрывистый правый берег.

На долю воздушно-водной растительности приходится 913 га, погруженной 196, плавающей 34, славин 25 га.

В водохранилище в целом 53.4% от всех зарослей занимает воздушно-водная растительность, погруженная 39.6, плавающая 3, славинны 4%.

Наибольшее распространение получили формации *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Glyceria maxima*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Stratiotes aloides*.

К у и б ы ш е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е. До настоящего времени в его мелководной зоне нет сформированного устойчивого растительного покрова. Причиной является уреченный режим. В первые годы после достижения проектного уровня водохранилище ежегодно наполнялось до постоянной отметки, а в течение лета наблюдалось небольшое снижение уровня. Такой режим благоприятствовал развитию гидрофильной растительности, и единственным ограничивающим фактором был недостаток органов вегетативного и семенного размножения макрофитов. Зарастание литорали водохранилища происходило довольно быстро, особенно в его верховьях и в верховьях заливов, возникающих на месте затопленных рек.

Однако в последнее десятилетие режим уровня водохранилища изменился. Весеннее наполнение его в разные годы было неодинаковым, а в течение лета происходило быстрое падение уровня, превышающее иногда 2—3 м. Вновь возникшая растительность оказывалась на обнаженных участках. Повторение в течение ряда лет таких условий привело к гибели многих гидрофитов, а на обсохших грунтах появились всходы ивняков и заросли сорных трав, которые также погибали при высоком уровне. Все это привело к тому, что прежде сформированный растительный покров мелководий стал пятнистым, площади его уменьшились, сильно сократился флористический состав, а пояс погруженной и плавающей растительности на большинстве прибрежий исчез совершенно.

Кроме того, значительная часть прибрежий водохранилища обрывиста и подвержена интенсивному прибою. Такие условия исключают возможность поселения водных растений (рис. 80). Участки мелководий, на которых могла бы существовать гидрофильная растительность, находятся только по заливам правого и левого берегов, на местах, отделенных от основного плеса остро-



Рис. 81. Саратовское водохранилище. Начальные стадии зарастания побережья.

вами, и в верховьях водохранилища. Но в среднем и нижнем плесах даже эти защищенные мелководья лишены растительности.

На большинстве площадей обнаженных побережий водохранилища встречаются одиночные сорные растения и угнетенные гигрофиты: *Bidens tripartita*, *Rumex maritimus*, *Rorippa islandica*, *Potentilla anserina*, *Inula britannica*, *Eleocharis acicularis*, *Bolboschoe nusmaritimus*. Лишь в верховьях заливов по рекам и в верховьях водохранилища по Волге и Каме имеются большие массивы ассоциаций с господством *Typha angustifolia*. Этот вид оказался наиболее устойчивым к неблагоприятным изменениям уровня и продолжает занимать все большие и большие площади. Заросли же другого, массового в первые годы, растения *Phragmites communis* имеют угнетенный разреженный облик и постепенно исчезают.

Таким образом, неблагоприятный уровенный режим привел к почти полному нарушению и гибели ранее возникшей гидрофильной растительности. Степень зарастания мелководий резко сократилась.

С а р а т о в с к о е в о д о х р а н и л и щ е. Это самое молодое волжское водохранилище. Процесс формирования растительности в нем еще не закончился. Наиболее быстро он происходит в верховьях водохранилища, в районе выклинивания подпора. На этом участке прослеживается довольно четкое поясное распределение фитоценозов. Преобладают сформированные односоставные ассоциации *Typha angustifolia* и *T. laxmannii*. Фитоценозы пояса влаголюбивых и погруженных растений еще имеют пятнистый облик. Наиболее часто встречаются заросли *Stachys palustris*, *Carex acuta*, *Typhoides arundinacea*, *Bolboschoenus maritimus*, а из погруженных растений *Potamogeton perfoliatus*, *P. crispus*, *Ceratophyllum demersum*. В среднем участке водохранилища степень занятости биотопов, пригодных для произрастания гидрофитов, ниже, чем в верховьях, и флористический состав зарослей беднее. Влаголюбивые фитоценозы представлены зарослями *Carex riparia*. Пояс *Typha angustifolia* уже не всегда играет ведущую роль в сложении прибрежной зоны растительности. Погруженная растительность представлена отдельными пятнами *Potamogeton perfoliatus* и *Myriophyllum spicatum* (рис. 81).

В нижнем участке водохранилища большие площади мелководий не заняты растительностью. Имеющаяся растительность мозаична. На зарастающих участках наиболее часто встречаются ассоциации *Typha laxmannii* и

*T. angustifolia*, погруженная же растительность не развилась. Рдесты только начинают расселяться на мелководьях.

Таким образом, растительный покров водохранилища находится на начальной стадии формирования. Общая площадь растительности в 1974 г. равнялась 660 га, что составляет только 0.4% от площади водохранилищ (табл. 75). Господствующее положение занимают ассоциации *Typha angustifolia*, *T. laxmannii*, *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*.

Т а б л и ц а 75

ПЛОЩАДЬ ОСНОВНЫХ ФОРМАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1974 г.

Формации	Пло- щадь, га	% от площади зарослей	Формации	Пло- щадь, га	% от площади зарослей
<i>Typha angustifolia</i>	240.7	36.35	<i>Stachys palustris</i>	22.5	3.40
<i>T. laxmannii</i>	70.0	10.57	<i>Bolboschoenus maritimus</i>	10.0	1.51
<i>Phragmites communis</i>	13.2	1.99	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	41.0	6.19
<i>Typhoides arundinacea</i>	12.5	1.89	<i>P. lucens</i>	68.5	10.35
<i>Carex acuta</i>	60.5	9.14	<i>P. crispus</i>	22.5	3.40
<i>C. riparia</i>	51.7	7.81	<i>Ceratophyllum demersum</i>	17.7	2.67
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	16.0	2.42		662.1	100.0
<i>Eleocharis palustris</i>	15.3	2.31			

Волгоградское водохранилище. Основные площади зарастающих мелководий сосредоточены в его верхнем участке. Обилие островов, заливов рек, богатые пойменные почвы и многочисленные зачатки водных растений обусловили интенсивное формирование и распространение фитоценозов макрофитов на всех доступных для них мелководьях. Растительность в верховьях водохранилища сформирована, равномерно сложена и четко расположена поясами в зависимости от увеличения глубины. Преобладают монодоминантные группировки. Более пестрый состав и структуру имеют ассоциации верхнего пояса, расположенные на участках, подверженных периодическому обсыханию. Господствуют фитоценозы *Typha angustifolia*, *T. laxmannii*, *Bolboschoenus maritimus*, *Carex riparia*, *Ceratophyllum demersum*. Основной фон растительности создают ассоциации первого и послед-

Т а б л и ц а 76

ПЛОЩАДЬ ОСНОВНЫХ ФОРМАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
НА РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКАХ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1972 г.

Формации	Верхний (от Балаково до Саратова)		Средний (от Саратова до Камышина)		Нижний (от Камышина до впадения)		Общая по водоему, га	% от общей площади зарослей
	га	%	га	%	га	%		
<i>Typha angustifolia</i>	670.2	38.07	575.3	44.21	38.32	20.01	1283.82	39.46
<i>T. laxmannii</i>	22.0	1.25	125.0	9.61	41.5	21.67	188.5	5.79
<i>Phragmites communis</i>	59.7	3.39	292.0	22.44	3.8	33.32	415.5	12.77
<i>Carex acuta</i>	35.25	2.0	15.2	1.17	1.0	0.52	51.45	1.58
<i>Typhoides arundinacea</i>	48.2	2.74	—	—	—	—	48.2	1.48
<i>Scirpus tabernaemontani</i>	—	—	46.0	1.23	4.0	0.52	47.0	0.52
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	18.65	1.06	—	—	—	—	18.65	0.57
<i>Zizania latifolia</i>	—	—	37.4	2.87	—	—	37.4	1.15
<i>Typha latifolia</i>	338.5	19.23	12.5	0.96	—	—	351.0	10.79
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	41.1	2.33	42.6	3.27	23.95	12.51	107.65	3.31
<i>P. lucens</i>	69.5	3.95	15.0	1.15	3.0	1.57	87.5	2.69
<i>P. crispus</i>	12.0	0.68	11.2	0.86	5.0	2.61	28.2	0.87
<i>Ceratophyllum demersum</i>	395.5	22.46	76.0	5.84	5.1	2.66	476.6	14.65
<i>Myriophyllum spicatum</i>	50.0	2.84	83.0	6.38	8.81	4.6	141.81	4.36
В с е г о:	1760.6	100	1301.2	100	491.48	100	3253.28	

него видов (табл. 76). В среднем участке заросли гидрофитов сосредоточены под защитой островов в верховьях заливов по р. Еруслан. Здесь к настоящему времени полностью сформированы только ассоциации с господством *Typha angustifolia* и *Phragmites communis*. Пояс влаголюбивой и погруженной растительности еще не закончил формирования. Первый представлен преимущественно *Carex acuta* и зарослями сорняков. Погруженная растительность образована отдельными скоплениями *Myriophyllum spicatum*. В нижнем участке водохранилища преобладают заросли *Phragmites communis*, *Typha laxmanii*, *T. angustifolia*, *Potamogeton perfoliatus*, но огромные площади мелководий лишены растительности.

Общая площадь высшей водной растительности водохранилища равна 3253 га, что составляет 0.9% от площади водохранилища. Наиболее заросли верховья водохранилища, здесь сосредоточено 54% от всей площади растительности (табл. 77), в нижнем участке всего 5%.

Т а б л и ц а 77

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПО УЧАСТКАМ  
ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1972 г.

Заросли	Верхний	Средний	Нижний	Всего
Площадь зарослей, га	1761	1301	192	3254
В % от растительности всего водохранилища	54.1	40.0	5.88	100
В % от площади участков водохранилища	2.3	0.8	0.2	0.9

Дельта Волги с ее многочисленными протоками, заливами, озерами и временными водоемами является настоящим царством гидрофильной растительности. Создание каскада водохранилищ и искусственное регулирование стока Нижней Волги не могли не сказаться на ее природных условиях и прежде всего на гидрологическом режиме. После зарегулирования стока половодье заканчивается на 20—25 дней раньше, чем в естественных условиях. Резко снизилась высота подъема весенних вод, исчезли многие водоемы. Все это вызвало направление изменения гидрофильной растительности в сторону ее ксерофитизации, к сокращению разнообразия и степени развития сообществ макрофитов.

Как и прежде, фон растительности дельты создают заросли *Phragmites communis*, занимающие большую часть временно затопляемых участков и заходящие в аванделту. Довольно большие площади рукавов и проток заняты зарослями *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Scirpus lacustris*. Постоянно встречаются *Scirpus triqueter*, *Bolboschoenus maritimus*, *Sagittaria sagittifolia*. Ближе к морю с возрастанием глубины тростники сменяются сплошными зарослями *Sparganium ramosum* и *Butomus umbellatus*. Среди плавающей растительности на постоянно обводненных участках доминируют *Trapa natans*, *Nymphoides peltata*, *Nymphaea candida*, *Nuphar lutea*.

Из группы погруженной растительности преобладают заросли *Potamogeton nodosus*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Elodea canadensis*, *Vallisneria spiralis*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Najas marina*, *Stratiotes aloides*.

Степень зарастания отдельных рукавов, заливов и озер различна и зависит от их положения в дельте, продолжительности паводка, проточности и степени минерализации вод.

Общая годовая продукция растительного покрова водохранилища определялась как произведение фитомассы ассоциаций в период максимального развития на их площадь. Поправочный коэффициент на потери не вводился, так как при подсчете общей годовой продукции растительности на водохранилищах-гигантах основная ошибка возникает при вычислении площадей зарослей и коэффициентом «на опад» можно пренебречь. Во всех случаях учитывалась только наземная часть биомассы ассоциаций, так как в основном она, ежегодно отмирая, вступает в биотический круговорот водоема.

Фитомасса сообществ макрофитов на волжских водохранилищах (табл. 78) колеблется в широких пределах и определяется их флористическим составом

Т а б л и ц а 78

ФИТОМАССА ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ (воздушно-сухой вес, г/м<sup>2</sup>)

Формации	Иваньковское		Угличское		Горьковское	Саратовское	Волгоградское
	1957 г.	1973 г.	1958 г.	1971 г.	1970 г.	1974 г.	1972 г.
<i>Carex acuta</i>	716	672	404	716	757	700	703
<i>Glyceria maxima</i>	719	861	336	716	767	—	—
<i>Phragmites communis</i>	946	1172	540	975	842	1000	1427
<i>Equisetum fluviatile</i>	604	1162	465	784	599	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	327	—	256	207	357	400	186
<i>Typha latifolia</i>	—	—	—	—	405	—	797
<i>T. angustifolia</i>	—	1972	468	855	—	700	703
<i>Polygonum amphibium</i>	187	87	—	89	407	—	87
<i>Potamogeton natans</i>	147	147	203	170	228	—	—
<i>P. lucens</i>	216	144	100	241	367	400	569
<i>P. pectinatus</i>	165	—	82	87	184	—	128
<i>P. perfoliatus</i>	223	58	167	103	286	200	195
<i>Myriophyllum spicatum</i>	154	—	198	253	—	—	131
<i>Stratiotes aloides</i>	521	534	302	1151	855	—	—

и экологическими условиями. Однако средние величины фитомассы одной и той же формации на разных водохранилищах довольно близки. Максимальную растительную массу на единицу площади создают сообщества *Phragmites communis*, *Typha angustifolia*, *Glyceria maxima*, *Stratiotes aloides*, минимальную — заросли *Potamogeton pectinatus* и *P. perfoliatus*.

Годовая продукция растительности рассматриваемых водохранилищ равна 126 тыс. т органического вещества (табл. 79). Наибольшее его количество продуцируется растительностью на Иваньковском водохранилище, наименьшее — на Саратовском. Ведущее место в создании первичной продукции принадлежит формациям, занимающим наибольшие площади: в Верхней Волге — *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites communis*, *Stratiotes aloides*, в Нижней Волге — *Typha angustifolia*, *Ceratophyllum demersum*. 80% всей годовой продукции макрофитов падает на долю погруженной растительности и только 20% на погруженную.

На Иваньковском и Угличском водохранилищах гидрофильная растительность может оказать существенное влияние на продукционные процессы водоема (табл. 80). Роль макрофитов в биотическом круговороте Горьковского и Волгоградского водохранилищ в целом ничтожна, влияние ее сказывается лишь на отдельных участках (табл. 81). Так, в Костромском плесе Горьковского водохранилища создается 63% всей продукции макрофитов, в озерном

Т а б л и ц а 79

ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ  
(Органическое вещество, т)

Формация	Иваньковское		Угличское		Горьковское	Саратовское	Волгоградское
	1957 г.	1973 г.	1958 г.	1971 г.	1970 г.	1974 г.	1972 г.
<i>Carex acuta</i>	5144	952	633	260	603	377	322
<i>Glyceria maxima</i>	7968	1085	988	1730	—	—	—
<i>Phragmites communis</i>	3744	6123	796	1551	1635	116	5280
<i>Equisetum fluviatile</i>	2579	14211	209	641	1630	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	696	—	98	18	116	276	—
<i>Typha latifolia</i>	—	—	125	—	176	—	2471
<i>T. angustifolia</i>	—	4965	—	37	—	1486	7955
<i>T. laxmannii</i>	—	—	—	—	—	613	1738
<i>Polygonum amphibium</i>	312	175	—	1	95	—	—
<i>Nymphaea candida</i>	108	557	5	3	22	—	—
<i>Nuphar lutea</i>	—	—	—	22	1	—	—
<i>Potamogeton natans</i>	11	—	8	4	40	—	—
<i>P. lucens</i>	521	350	15	13	39	201	366
<i>P. pectinatus</i>	86	—	3	64	436	—	—
<i>P. perfoliatus</i>	870	—	109	68	518	57	147
<i>P. crispus</i>	—	—	—	—	—	25	25
<i>Myriophyllum spicatum</i>	347	4	203	60	—	—	146
<i>Stratiotes aloides</i>	332	2711	19	904	1327	—	—
<i>Ranunculus circinatus</i>	—	—	—	3	4	—	—
<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	54	—	1	596	70	1278
Растительность сплавины	—	15633	449	930	88	—	—
Прочие заросли	2208	7311	—	406	1693	254	743
<b>В с е г о:</b>	<b>24926</b>	<b>54131</b>	<b>3824</b>	<b>6716</b>	<b>10008</b>	<b>3450</b>	<b>20386</b>

Т а б л и ц а 80

СТЕПЕНЬ ЗАРАСТАНИЯ И ПРОДУКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

	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	24900	75.8	22.2	457.5
	1973	7883	24.0	54100	148.0	48.0	613.0
Угличское	1958	1341	5.3	3800	15.4	3.1	285.0
	1971	1230	5.0	6700	26.9	5.3	546.0
Рыбинское	1956	7600	1.3	27950	7.0	1.1	367.0
Горьковское	1970	2222	1.4	10000	6.3	1.1	450.3
Саратовское	1974	662	0.4	3450	2.0	0.3	521.1
Волгоградское	1972	3253	0.9	20400	5.8	0.6	626.6

Т а б л и ц а 81

ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
В ОТДЕЛЬНЫХ ПЛЕСАХ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Годовая продукция	Костромской	Речной	Озерный	Всего
В т	6322	2688	998	10008
В % от общей продукции	63	27	10	100
В г/м <sup>2</sup> площади водохранилища	24.3	8.9	0.9	6.3



Таблица 82

ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
В ОТДЕЛЬНЫХ ПЕТЕСАХ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Годовая продукция	Верхний	Средний	Нижний	Всего
В т	9515	9363	1508	20386
В % от общей продукции	47	46	7	100
В г/м <sup>2</sup> площади водохранилища	12.8	5.8	1.5	5.8

же, составляющем 2/3 площади этого водоема, заросли гидрофильной растительности создают всего лишь 10% от всей продукции (табл. 81).

Подобные же закономерности прослеживаются и на Волгоградском водохранилище (табл. 82).

Таким образом, ввиду различной морфологии волжских водохранилищ роль высшей водной растительности в их жизни различна. На небольших мелководных водохранилищах Верхней Волги заросли макрофитов могут влиять на биотический круговорот веществ в водоеме в целом. На водохранилищах-гигантах макрофиты не могут играть существенной роли в повышении их продуктивности. В этом случае лишь на отдельных участках продукция растительности составляет основную часть общей первичной продукции.

### ФАУНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Как упоминалось выше, состав и обилие фауны прибрежной зоны зависят от ее характера. Открытое побережье в крупных водохранилищах испытывает отрицательное влияние прибойного волнения. С уменьшением силы прибоя условия обитания флоры и фауны улучшаются и наилучшего состояния достигают в хорошо защищенных от волнений участках. Эта общая закономерность прослеживается во всех водохранилищах, но в зависимости от их размеров, изрезанности береговой линии, возраста и положения в каскаде прибрежная флора и фауна в разных водохранилищах неодинакова.

#### ИВАНЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Береговая линия этого водоема сильно изрезана, защищенное побережье занимает большую площадь, многочисленные заливы и заостровные участки зарастают высшими растениями, занимающими до 24% его площади. Обыхание побережья начинается только зимой; водная растительность образует четко выраженные зоны.

Население открытого побережья беднее, чем защищенного. Но различие между ними невелико. На открытом побережье нередко тоже развиваются высшие растения, хотя и в меньшем количестве, чем в заливах и за островами.

Наибольшее разнообразие и богатство фауны отмечается в самом верхнем горизонте защищенного побережья — до глубины 1 м. Основные заросли локализуются именно в этом поясе; наиболее распространены ассоциации манника, рдестов, гречихи, а на самых малых глубинах и в глубине заливов, где наблюдаются уже признаки заболачивания, — сплошные густые заросли телореза и хвоща. На глубинах 1—1.5 м уже нет непрерывных зарослей, а встречаются лишь отдельные куртины.

Среди зарослей развивается чрезвычайно богатый фитофильный биоценоз, наиболее хорошо выраженный в ассоциациях манника и рдестов. В его составе много крупных моллюсков (прудовиков, вивипар) и насекомых, а среди

хириноид доминирует *Glyptotendipes*. Общая биомасса фауны высока: в среднем за май—сентябрь 54—80 г/м<sup>2</sup> (в Рыбинском водохранилище 32 г/м<sup>2</sup>) максимальная — 200—300 г/м<sup>2</sup> (Фенюк, 1959; Дьяченко, 1968; Жгарева, Биочино, 1974).

Зоопланктон в прибрежье наиболее богат в верхнем горизонте. Он отличается преобладанием *Ceriodaphnia*, обилием *Diaphanosoma* и хироноид; в 1974 г. здесь появилась в большом количестве *Moina micrura*. На глубине 0.5 м в Корчевском заливе биомасса зоопланктона за апрель—октябрь составляла 6—7 г/м<sup>3</sup>, временами 30—35 г/м<sup>3</sup>. На глубине 1—1.5 м она колеблется обычно между 1 и 5 г/м<sup>3</sup>, на защищенном прибрежье равна в среднем 3—4 г/м<sup>3</sup>, на открытом — 1—2 г/м<sup>3</sup> (Столбунова, 1976).

Зоопланктон этого водохранилища за пределами прибрежья в последние годы (1970—1975) стал заметно богаче и по средней биомассе мало отличается от прибрежного.

В зообентосе прибрежной зоны преобладают мотыли и фитофилы — суммарная биомасса 6—15 г/м<sup>2</sup>. Наиболее богат бентос под зарослями на глубинах менее 1 м; с увеличением глубины до 4—5 м биомасса бентоса понижается, но далее вглубь снова повышается до 8—12 г/м<sup>2</sup>. На участках открытого прибрежья с песчанистыми грунтами на глубине 0.5—1 м бентос обеднен, но его биомасса все же составляет 1—2 г/м<sup>2</sup>.

### РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Фауна прибрежной зоны этого водоема в настоящее время изучена лучше, чем в других водохранилищах. Здесь отличие открытого прибрежья от защищенного особенно велико.

Открытое (незащищенное) прибрежье занимает подавляющую часть прибрежной зоны. При большой ширине водоема (до 55 км) и сильных ветрах прибойная волна полностью разрушила и перемила первоначальные грунты, создав у открытых берегов полосу мелкопесчаных пляжей, иногда с камнями. В первые 10—15 лет существования водохранилища во многих местах открытого прибрежья стояли мертвые леса, создававшие некоторую защиту от волнения, но постепенно они подмывались и выпадали. В настоящее время они сохранились лишь кое-где в виде остатков, преимущественно в более защищенных от волн заливах (рис. 82, 83).

Открытое (незащищенное) прибрежье. Фауна открытого прибрежья чрезвычайно бедна. Состав его зоопланктона в общем такой же, что и вдали от берегов, но наблюдается примесь прибрежно-придонных видов среди всех групп (коловраток, циклопид, кладоцер), в частности некоторых видов *Chydoridae*, *Acanthocyclops*, *Eucyclops*.

Средняя биомасса зоопланктона (г/м<sup>3</sup>) здесь всегда значительно ниже, чем за пределами прибрежной зоны (Мордухай-Болтовской, 1974; Столбунова, 1976).

	Открытое прибрежье	Водоохранилище глубже 3 м
Лето 1952 г.	0.25	1.0
VI 1960	0.18	0.9—1.0
VIII 1960	0.10	0.5—0.6
VII 1973	0.29	0.87

Количество зоопланктона в открытом прибрежье зависит от гидрометеорологической обстановки. При длительной тихой погоде зоопланктон становится заметно богаче, а при ветрах, вызывающих прибой, начинается его обеднение. После сильного прибоя во время штормов число планктонных ракообразных может уменьшиться в десятки раз, причем погибают главным образом кладоцеры, остается преимущественно копепоидный зоопланктон. С наступлением



Рис. 82. Мертвые леса в Рыбинском водохранилище.

тихой погоды прежний состав планктона понемпогу восстанавливается, но его обилие обычно остается пониженным.

Зообентос также чрезвычайно беден и представляет собой фрагменты пело- и литофильных биоценозов. Это отдельные экземпляры личинок хирономид (*Glyptotendipes*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*), олигохет (тубифицид и люмбрикулид), иногда пиявок, дающие в сумме ничтожную биомассу — 0.1—0.2 г/м<sup>2</sup>. В макрофауне специфически псаммофильных форм, которые были характерны для речных песков, здесь не найдено.

В маловодные годы, когда уровень воды в водохранилище в летние месяцы был на 1.5—2 м ниже НПУ (например, в 1954, 1971—1973 гг.), прибрежная зона располагалась на более низком горизонте. Здесь грунты не так сильно размыты, содержат примесь детрита и бентос был несколько богаче, с биомассой 1—2 г/м<sup>2</sup>.

Среди мертвых лесов бентос был богаче, но главным образом за счет элементов биоценоза обрастаний, жившего на деревьях. Это преимущественно

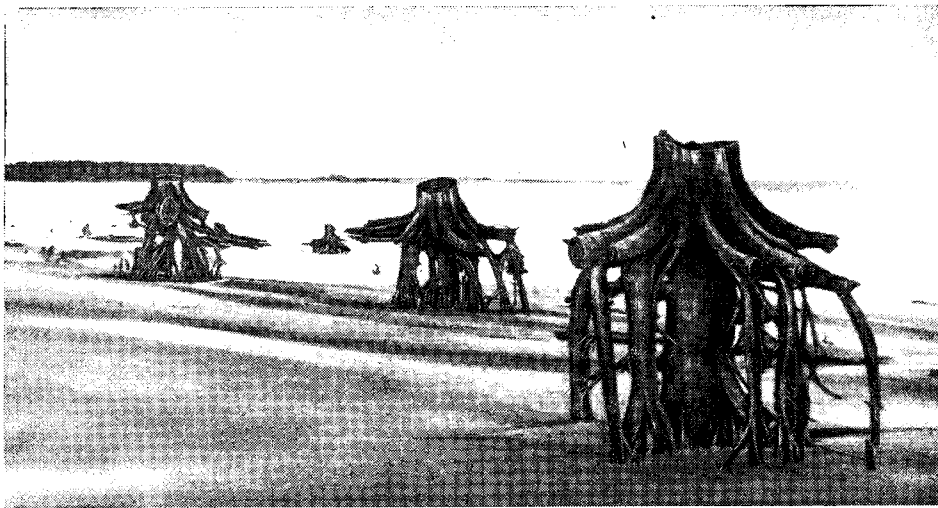


Рис. 83. Обнаженные размывом корни сосен на берегу водохранилища.

хируномиды *Glyptotendipes* и пиявки *Erpobdella*, составлявшие основную массу биоценоза обрастаний и падавшие с деревьев на дно; они значительно повышали биомассу бентоса, составившую в среднем уже  $5.5 \text{ г/м}^2$ . Как упоминалось, в настоящее время мертвые леса в Рыбинском водохранилище практически уже не встречаются.

Таким образом, большая часть прибрежной зоны в этом водохранилище населена гораздо беднее, чем его глубже лежащие участки. Картина коренным образом меняется с переходом к защищенному побережью.

**З а щ и щ е н н о е о т в о л н е н и я п р и б р е ж ь е.** На защищенном побережье вследствие отсутствия волнения взвешенные частицы детрита оседают на дно, вызывая образование слоя ила. Так как в хорошо защищенных заливах затопленные почвы не размывались волнением, а в периоды обсыхания вновь зарастали наземной растительностью, грунты здесь обычно представляют собой заиленную задренованную почву. Местами в углублениях рельефа образуются толстые слои ила. Кое-где сохранились еще остатки деревьев, но большей частью это пни или части корней, более или менее заиленные. Наиболее важно для биологического режима побережья зарастание его высшими растениями. Здесь наблюдается разнообразная флора макрофитов.

Защищенное побережье расчленяется на несколько вертикальных зон. Сплошные заросли макрофитов развиваются только в верхнем горизонте побережья (до 1.5 м глубины). В нижнем горизонте (от 1.5 до 2.5—3 м) распространяются только некоторые виды погруженных растений, образующих отдельные куртинки.

В верхнем горизонте различается несколько поясов: верхний (до глубины 0.3 м) с осоками, полуводной и гидрофильной растительностью; средний (0.3—1 м) с полуводными растениями с примесью наземных и погруженных; нижний (1—1.5 м) с более редкими зарослями преимущественно погруженных растений с примесью полуводных. Между глубинами 2.5—3 м и 4.5—5 м расположена нижняя часть временно затопляемой зоны, полностью лишенная высших растений.

Схема вертикальных зон в защищенных частях побережья Рыбинского водохранилища показана на рис. 84.

Фауна беспозвоночных защищенного заросшего побережья Рыбинского водохранилища сильно отличается от фауны открытого побережья и глубинной области этого водоема. Здесь, особенно в верхнем горизонте, образуется

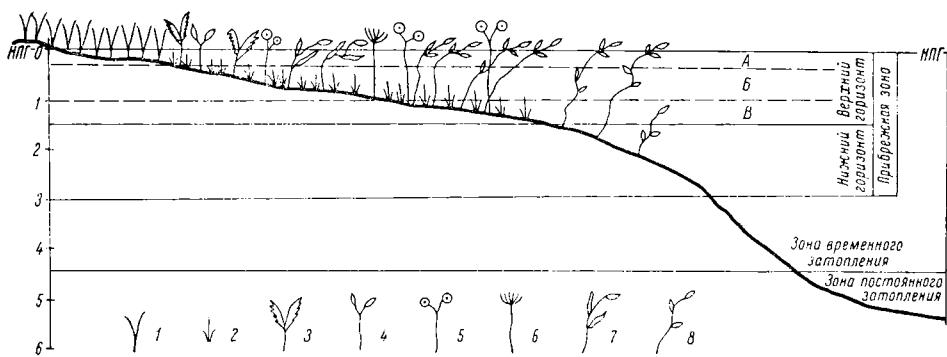


Рис. 84. Схема вертикального расчленения прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в защищенных участках (по А. П. Белявской).

А — верхний пояс, Б — средний, В — нижний пояс. 1 — *Carex*, 2 — *Agrostis*, 3 — *Rorippa*, 4 — *Alisma*, 5 — *Sparganium*, 6 — *Oenanthe*, 7, 8 — *Potamogeton*. По оси ординат — глубина, м.

как бы иной водоем, живущий другой жизнью, чем остальное водохранилище.

Как и в других водоемах, среди зарослей обитает богатый фитофильный биоценоз, одновременно на грунте под растениями — пелофильный, а в массе воды между растениями — планктон. В разнообразном составе фитофильного биоценоза есть макро- и микрофауна. При его полном развитии макрофауна представлена главным образом легочными брюхоногими моллюсками, особенно видами *Planorbidae*, пиявками *Glossiphonia*, водяными жуками, клопами, личинками стрекоз *Zygoptera*, некоторых ручейников и многочисленных хирономид, среди которых преобладают виды *Endochironomus*, *Psectrocladius*, *Cricotopus*, *Corynoneura*, *Ablabesmyia*. В микрофауне господствуют различные фитофильные и придонные клadoцеры: *Sida*, *Simoscephalus*, *Eurycereus* и другие хидориды, циклопы родов *Eucyclops*, *Microcyclops*, остракоды, олигохеты из сем. *Naididae*. Фитофильная фауна появляется еще до развития высших растений на дне из покоящихся стадий животных или из «пагона» (вмерзших в лед или грунт активных, часто в зарослых особей), затем популяется гетеротопными формами из воздуха. С развитием высших растений она сильно размножается и достигает максимума к концу июля—августу. В это время численность беспозвоночных достигает сотен тысяч на 1 м<sup>3</sup>, биомасса — 30—40 г/м<sup>3</sup>; местами последняя равна 100—120 г/м<sup>3</sup>, причем большую ее часть составляют легочные моллюски и клadoцеры (особенно в начале осени). Фитофильный биоценоз богат, но беднее, чем в Иваньковском водохранилище.

Зообентос защищенного побережья, располагающийся под зарослями, обеднен по видовому составу. Почти нет олигохет из *Tubificidae* и двусторчатых моллюсков (сфебрид и дрейссены), не выносящих обсыхания грунта, но вследствие сильного развития мотылей *Chironomus plumosus*, мелких гастропод и примеси попадающих с растений фитофильных форм биомасса зообентоса довольно велика — в среднем 7—10 г/м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Мордухай-Болтовской, 1974).

Зоопланктон в заросшем побережье отличается пестротой видового состава, преобладанием эвритопных коловраток, клadoцер *Bosmina longirostris*, видов, свойственных мелким водоемам, — *Polyphemus*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*, некоторых видов *Acanthocyclops*, а среди планктона, как и среди бентоса, всегда есть значительная примесь фитофильных (и придонных) форм. Его биомасса в июне—сентябре составляет 2—3 г/м<sup>3</sup>, что значительно больше, чем в открытом водохранилище (0.5—1 г/м<sup>3</sup>).

Нижний горизонт побережья (1.5—3.0 м) занимает промежуточное положение между верхним горизонтом побережья и «глубинной» областью по-

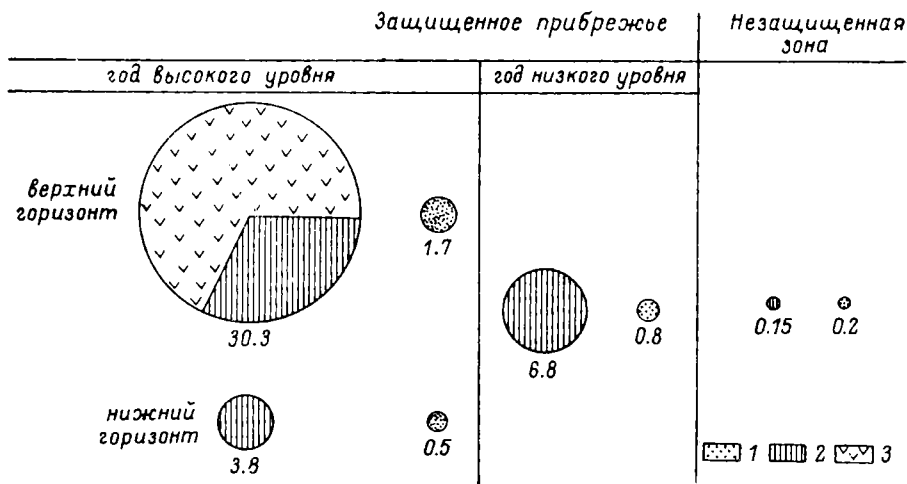


Рис. 85. Средняя биомасса беспозвоночных в различных участках и биотопах Рыбинского водохранилища.

1 — зоопланктон, 2 — зообентос, 3 — фитофильная фауна.

стоянного затопления как по составу, так и по обилию фауны. Фитофильный биоценоз здесь развивается на отдельных куртинках макрофитов. Бентос отличается отсутствием почвенных и фитофильных элементов и наличием тубифицид и сфериид. Мотылей заметно меньше и биомасса (в среднем 3—4.5 г/м<sup>2</sup>) ниже, чем на верхнем горизонте, но выше, чем за пределами побережья. Зоопланктон тоже носит переходный характер, но преобладают уже пелагические формы, биомасса понижена.

Таким образом, фауна защищенного побережья (верхнего горизонта) имеет совершенно иной состав (другие руководящие виды и группы) и не менее чем в 10 раз большую биомассу (в среднем вся фауна под 1 м<sup>2</sup> поверхности воды — около 30 г), чем в открытом водохранилище за пределами предустьевых районов (около 3 г/м<sup>2</sup>). Но вследствие осенне-зимнего понижения уровня водохранилища фауна в активном виде появляется здесь только в мае, достигает максимума в августе и осенью (после обнажения побережья), частично погибает, часть переходит в покоящееся состояние. Погибают почти все олигохеты-тубифициды, большинство двусторчатых моллюсков, часть хирономид и других насекомых. Но промерзание грунта организмы переносят вообще значительно лучше, чем высыхание. В побережье Рыбинского водохранилища после зимовки погибает 30—40% бентоса (Луферов, 1965б), остальная часть благополучно перезимовывает в промерзшем грунте в виде «пагона». Погибает большая часть беспозвоночных, если после этого, как бывает в маловодные годы, грунты побережья обсыхают. Однако часть моллюсков и покоящихся стадий все же сохраняется в состоянии анабиоза. Даже после трехлетнего обнажения грунтов (три зимы и два лета) в 1971—1974 гг. некоторые виды переднежаберных брюхоногих, в частности виды *Valvata*, частично оживали после помещения в воду. Несмотря на промерзание и осушение прибрежной зоны, фауна беспозвоночных здесь гораздо богаче, чем в зоне постоянного затопления. После затопления побережья оно быстро заселяется фауной не только за счет пагона и покоящихся стадий, но и организмами, поступающими с водой, и особенно гетеротопными насекомыми из воздуха, а обилие водной и наземной растительности создает для фауны большие запасы пищи.

Но зарастающее защищенное побережье занимает только незначительную часть, всего 1.3% площади Рыбинского водохранилища. В маловодные годы осохший верхний горизонт зарастает мезофильной растительностью,

прибрежная зона перемещается на нижний горизонт, в котором настоящей зоны зарослей и богатой фитофильной фауны не развивается.

Соотношение открытого и защищенного побережья в Рыбинском водохранилище по обилию фауны показано на рис. 85.

#### ГОРЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Водохранилище слабо зарастает (0.9—1.4% площади), различие между открытым и защищенным побережьем невелико. В побережье преобладают илисто-песчаные грунты, в бентосе много хирономид, есть байкальская гаммариды *Gmelinoides*, Биомасса (в среднем 3—4 г/м<sup>2</sup>) выше, чем на затопленной суше за пределами побережья (Стругач, 1974).

#### КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В этом водохранилище с сильно развитой прибойной волной и значительными колебаниями уровня открытое побережье, как и в Рыбинском водохранилище, очень бедно. Оно большей частью имеет песчаные грунты с глиной, заселенные каспийскими амфиподами (особенно *Stenogammarus*) и мизидами, небольшим количеством хирономид и олигохет при биомассе обычно в пределах 0.1—0.8 г/м<sup>2</sup>, местами до 4—5 г/м<sup>2</sup>. Защищенное побережье богаче, в бентосе преобладают хирономиды. Биомасса (без моллюсков) колеблется в широких пределах (от 2 до 10 г/м<sup>2</sup>), а заливах она выше, чем в глубинной части водохранилища.

Фитофильный биоценоз развивается только в верховьях заливов, где есть заросли рдестов и рогузов. Заросли вообще развиты слабо, поэтому этот биоценоз сравнительно беден и состоит главным образом из тех же, что и в других водохранилищах, фитофильных хирономид и *Stylaria*, дающих невысокие биомассы — 4—10 г/м<sup>2</sup>; под зарослями — бентос с преобладанием мотылей и биомассой 8—12 г/м<sup>2</sup>. Таким образом, здесь наблюдается та же закономерность в распределении фауны по побережью, что и в Рыбинском водохранилище, но вследствие очень слабого развития высших растений фитофильный биоценоз характеризуется меньшим видовым разнообразием и обилием (Бородич, 1974; Миловидов, 1974).

#### ВОЛГОГРАДСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В открытом побережье этого водохранилища средняя биомасса бентоса равна 2.6—3.8 г/м<sup>2</sup>, а на песках 1—2.5 г/м<sup>2</sup> (без моллюсков), но около трети ее образуют каспийские амфиподы. В защищенном побережье биомасса в среднем значительно выше (5—12 г/м<sup>2</sup>), на илах преобладают хирономиды, но значительную часть тоже дают амфиподы, особенно *Pontogammarus obesus*. Здесь бентос значительно богаче, чем в глубинных частях водоема (Нечваленко, 1974).

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ИХТИОФАУНЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РЫБ

До реконструкции и усиления антропогенного воздействия в Волге, ее притоках и водоемах поймы было обнаружено 74 вида и подвида рыб. На различных участках от верховьев до устья число таксонов рыб (виды, подвиды, морфы) до (I) и после (II) зарегулирования изменялось следующим образом.

	I	II		
Верхняя Волга	44	46	14	}
Средняя Волга	59	51	13	
Нижняя Волга	52	58	13	
Дельта Волги	63	66	16	
Весь бассейн	74	88	18	

С развитием в последние десятилетия акклиматизационных работ общий список рыб Волги пополнился 14 таксонами из 3 семейств. Всего в водоемах бассейна постоянно или временно обитает в настоящее время 59 видов, 23 подвида и 6 морф рыб; их полный список с указанием встречаемости каждого таксона по крупным регионам Волги приведен в конце книги.

Во всем бассейне сейчас расселены следующие виды рыб: стерлядь, щука, плотва, елец, голавль, язь, голянь, красноперка, жерех, овсянка, линь, подуст, пескарь, укляя, густера, лещ, белоглазка, синец, чехонь, золотой и серебряный караси, щиповка, вьюн, сом, налим, судак, берш, окунь, ерш, обыкновенный подкаменщик. В каждом районе численность их популяций и площади освоенных биотопов различны.

По характеру использования водоемов бассейна Волги обитающие в них рыбы принято подразделять на три категории: проходных и полупроходных, заходящих в реку для икрометания, а основную часть жизни проводящих в море, и туводных, весь жизненный цикл которых проходит на речных биотопах (Берг, 1948; Никольский, 1961). Первую и вторую категории составляют 4 вида осетровых, 6 видов и 3 подвида сельдевых, 1 вид и 2 подвида лососевых, 2 вида и 3 подвида карповых, 1 вид угревых и 1 вид миноги, всего 23 таксона, или около 24% от общего видового состава рыб и круглоротых. К третьей категории относятся перечисленные выше рыбы повсеместного распространения и все виды, постоянно населяющие отдельные участки Волги.

Исследования последних лет (Поддубный, 1971) показали, что популяции всех рыб, населяющих водоемы бассейна Волги, как и в других водоемах, существуют в форме отдельных территориальных единиц — локальных стад. Локальное стадо это одновидовая разновозрастная самовоспроизводящаяся группировка особей, связанных общностью происхождения на одном нерестовом участке, имеющая определенные места нагула и зимовки. Локальное стадо существует до тех пор, пока сохраняется его нерестовый участок.



Разрушение его приводит к снижению численности потомства и постепенной гибели стада. Лишь часть производителей из числа впервые созревающих рыб отправляется на поиски новых нерестилищ, вливаясь в соседние стада.

Особь смежных стад, как показывает мечение, часто используют общие места нагула и зимовки. Группы локальных стад, размножающиеся на соседних нерестилищах одного района, относительно обособлены от таких же групп стад других районов и аналогичны поселениям животных, описанным в зоологической литературе под названиями «экологическая популяция» или локальная популяция» (Наумов, 1963).

В реке и водохранилище речного типа (рис. 86) популяция вида представлена обычно множеством локальных стад с резко обособленными у каждого из них местами размножения и совпадающими у смежных стад участками нагула и зимовки (Поддубный, 1966). В водохранилище озерного типа, озере и море ареалы, плотность особей и степень обособленности отдельных локальных стад варьируют в большей степени (рис. 87) в связи с большим разнообразием во взаиморасположении и качестве жизненно важных биотопов.

Путем мечения и сравнения морфо-биологических признаков среди особей локального стада у подавляющего большинства видов, независимо от географического положения освоенной территории, четко выделяются эколого-физиологические группы оседлых и мигрирующих рыб (Поддубный, 1971).

Оседлые особи локального стада на протяжении всей жизни обитают вблизи от места рождения, используя для нагула и зимовки свой нерестовый участок и смежные с ним биотипы.

Мигрирующие особи приходят на нерестовый участок на короткое время. Места их нагула удалены от нерестилищ на десятки и сотни километров. Зимуют они в районе мест нагула (яровые рыбы) или, закончив нагул, — в районе нерестилищ (озимые рыбы). В популяциях разных видов рыб соотношения по численности мигрирующих и оседлживущих особей различны. В водоемах бассейна Волги встречаются популяции рыб со следующими основными вариантами этих соотношений.

1. Популяции, состоящие только из оседлживущих рыб (бычки, пескарь, горчак, шиповка, вьюн, др.), всю жизнь проводящих на ограниченном по площади биотопе и часто охраняющих занятую территорию от проникновения в нее других особей своего вида.

2. Популяции, в которых по численности резко преобладают оседлые особи (лινь, карась, густера, уклея, ерш, елец и др.).

3. Популяции с одинаково многочисленными и оседлживущими и мигрирующими особями (лещ, плотва, сазан, стерлядь, язь, сиги, окунь, судак и многие другие виды).

4. Популяции, состоящие только из мигрирующих рыб (проходные сельди, белуга, осетр, севрюга, шип, белорыбица).

Видов, представленных популяциями 2-го и 3-го типов, в составе волжской ихтиофауны большинство.

В условиях свободно текущей реки до ее гидротехнической реконструкции основными местообитаниями волжских рыб были следующие.

1. Русловые участки реки и ее протоков. На этом биотопе происходило размножение проходных рыб, нагул их молоди и взрослых особей до ската в море. Весь жизненный цикл проводили здесь туводные реофилы.

2. Участки поймы, затопляемой во время паводков. На этом биотопе размножалась и нагуливалась основная масса туводных волжских рыб лимно-реофильного комплекса. При падении уровня воды в реке они скатывались в русло и обитали в нем и на прилегающих участках с меньшим течением остальную часть года. В Нижнюю Волгу из Северного Каспия приходили для икрометания полупроходные карповые и окуневые рыбы.

3. Остаточные водоемы (озера и старицы) поймы. Этот биотоп населяли типичные лимнофильные рыбы, проводившие здесь и на прилегающих участках залитой поймы всю жизнь.

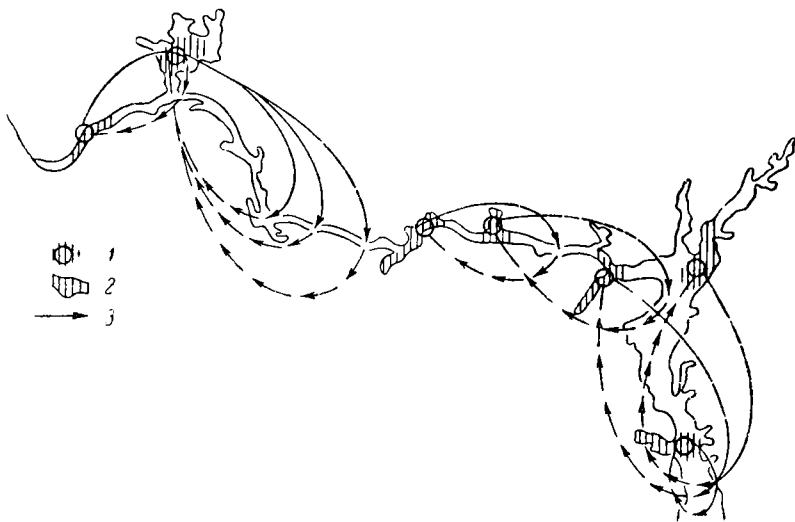


Рис. 86. Миграции леща в реке и водохранилище речного типа.

1 — нерестовый участок локального стада, 2 — места поимки оседлых рыб, 3 — удаление мигрирующих особей стада от нерестового участка во время нагула и зимовки.

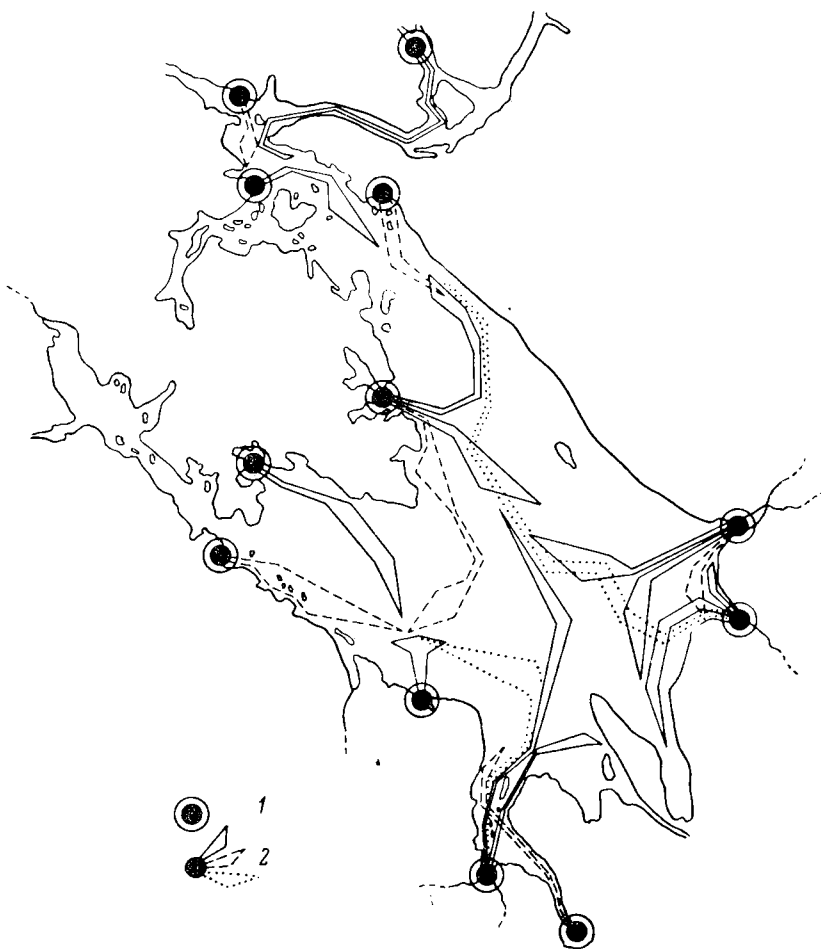


Рис. 87. Миграционные циклы леща в Рыбинском водохранилище.

1 — нерестовые участки, 2 — годовые циклы движения.

Качество, разнообразие и соотношение площадей этих биотопов менялись на протяжении реки в зависимости от степени развития поймы, уклонов дна русла и площади водосбора участка. Наибольшее разнообразие условий обитания рыб наблюдалось на Средней Волге.

Гидростроительство последних десятилетий коренным образом изменило облик реки и условия существования ихтиофауны. Незарегулированными остаются только район Нижней Волги от Волгограда до устья и небольшой участок верхнего течения между Ивановским и Верхневолжским водохранилищами. Только здесь и в верховьях притоков водохранилищ, хотя и в измененном виде, сохраняются перечисленные выше типичные для реки местообитания рыб. На остальной акватории происходит резкая перестройка жизненно важных для ихтиофауны биотопов. Ухудшаются условия существования реофильных видов (псаммофилы, литофилы), приспособленных к размножению на сильно проточных участках русел. Их популяции сокращают численность в притоках водохранилищ и в нижних бьефах плотин. Значительно расширяются ареалы озерно-речных рыб, способных к размножению в слабо проточной или стоячей воде с использованием в качестве субстрата для икры растительные и древесные остатки. Они быстро начинают составлять основное рыбное население водохранилищ.

Типично озерные виды, жившие ранее в водоемах поймы Волги, в водохранилищах лишаются своих местообитаний, не могут приспособиться к резким колебаниям уровня воды в литорали этих водоемов, большинство из них высокой численности не достигает.

С образованием водохранилищ на всем протяжении реки возник новый обширный биотоп пелагиали, пригодный для использования стайными пелагическими рыбами, ранее в ихтиофауне Волги представленными минимально.

В волжских водохранилищах рыбы сейчас населяют 11 стаций, расположенных в литорали и в глубинной зоне. Это защищенные от волнобоя прибрежья с растительностью и без нее, открытые прибрежья с песчаным и галечно-валунным грунтом, стации размываемых и не размываемых почв и песков, зон интенсивного и слабого илонакопления (Поддубный, 1971). В различных водохранилищах в зависимости от топографии их ложа и гидрологического режима соотношение перечисленных местообитаний по площади сильно варьирует.

Наибольшее значение в жизни большинства рыб имеют две группы участков: заросшее прибрежье и зоны интенсивного илонакопления с расположенными над ними участками пелагиали. В прибрежье происходит массовое размножение фитофильных рыб и нагул их молоди, а над зонами интенсивного илонакопления в озерных плесах создаются условия для аккумуляции живого населения, что привлекает сюда на нагул молодь и взрослых особей разных видов рыб. Площади участков, обеспечивающие повышенную плотность гидробионтов в водохранилищах, невелики (не более 10—20%). Этим определяются сравнительно низкие показатели биомассы и рыбопродуктивности водоемов данного типа.

Среди местообитаний волжских рыб в настоящее время заметно выделяются приплотинные участки верхних и нижних бьефов. Повышенные скорости течения сохраняют здесь условия для размножения реофилов, но нестабильные уровенный и температурный режимы резко снижают эффективность воспроизводства рыб. Основными обитателями нижних бьефов оказываются задержанные плотиной половозрелые мигранты и туводные хищники, питающиеся покатной молодью и взрослыми особями, прошедшими сюда из водохранилищ через турбины гидростанций, водосливы и судоходные шлюзы.

В ихтиофауне Волги на всех ее участках (табл. 83) преобладают рыбы лимнофильного комплекса, весенне-нерестующие фитофилы, псаммофилы и литофилы. По характеру питания наибольшее видовое разнообразие наблюдается у бентофагов, хищников и зврифагов, потребляющих наряду с беспоз-

		Число таксонов			
		Верхняя Волга	Средняя Волга	Нижняя Волга	дельта
Лимнофилы	—	28	28	32	37
Реофилы	—	18	23	26	29
Время нереста	Весна	25	30	37	46
	Лето	14	17	17	17
	Осень	6	3	3	2
	Зима	1	1	1	1
Отношение к нерестовому субстрату	Фитофилы	23	33	34	39
	Псаммолитофилы	22	14	15	17
	Пелагофилы	1	3	8	9
	Остракофилы	—	1	1	1
Тип питания взрослых особей	Фитофаги	3	5	5	5
	Планктофаги	9	7	6	8
	Бентофаги	17	16	19	24
	Хищники	8	10	12	12
Тип динамики стада	Эврифаги	9	13	16	17
	Короткоцикловые	30	32	39	46
Численность популяций	Длинноцикловые	16	19	19	20
	Высокая	11	13	18	18
	Низкая	18	27	28	35
	Единичные особи	17	11	12	13

вночными животными и рыбу. Основу рыбного населения составляют виды со сравнительно коротким жизненным циклом и относительно ранним наступлением половой зрелости. У 11—18 видов популяции имеют высокую численность. От 11 до 17 видов встречаются в регионах единичными экземплярами.

По мере движения сверху вниз по течению заметно увеличение числа реофилов, откладывающих икру на песчано-галечный грунт или в толщу воды. В низовьях больше видов рыб со смешанным питанием.

К числу редких видов относятся шип, черноморский и каспийский лососи, таймень, евразийская ряпушка<sup>1</sup>, хариус, кутум, каспийский усач, шемая. Эти виды встречались в уловах на соответствующих участках Волги в небольших количествах и ежегодно уже в начале XX в., до гидротехнической реконструкции реки (Биск, 1939; Державин, 1947; Берг, 1948, 1962; Танасийчук, 1951; Казанчев, 1963; Лукин, 1971).

Вторую группу редко встречаемых видов составляют акклиматизанты. В Верхней Волге это ладожский рипус, пелядь, озерно-речной сиг, чудской сиг, нельмушка, кубенская нельма и речной угорь, выпускавшиеся в разные годы с целью натурализации или для товарного выращивания в верховья реки, Ивановское, Рыбинское и Горьковское водохранилища (Биск, 1939; Васильев, 1950; Титенков, 1951; Никаноров, 1974; Яковлева и др., 1976).

В Средней и Нижней Волге из вселенцев встречаются четыре вида амурских растительноядных рыб, пелядь и угорь. Их встречаемость в уловах ежегодно зависит от объема рыбоводных работ и условий выживания выпущенной молодежи (Гавлена 1968; Пирожников, 1972; Яковлева и др., 1976). Факты естественного размножения амурских рыб в Волге пока не зарегистрированы. Единично наблюдаются здесь снеток, скатывающийся из Рыбинского водохранилища, и черноморская игла-рыба, случайно завезенная при акклиматизации беспозвоночных в Волгоградском и Куйбышевском водо-

<sup>1</sup> В Переславском (Плещеево) озере обитает очень ценная ее разновидность *C. albula pereslavicus* Borisov (Борисов, 1924), которая, несмотря на связь озера с волжской речной системой, в другие водоемы не проникает.

хранилищах (Шаронов, 1971). Речной угорь попал в Волгу из оз. Селигер, куда в 1960—1967 гг. было выпущено 4.6 млн стекловидных угрей, завезенных из Франции. Единичные особи этого вида вылавливались в районе Калинина, Рыбинска, Костромы (Никаноров, 1974) и в опресненных участках Каспия (Абдурахманов, Кулиев, 1965). Ежегодно несколько экземпляров этого вида ловится вентерями, неводами и тралами на Рыбинском водохранилище. По опросным данным, покатные угри были пойманы также в Волго-Донском канале, Цимлянском водохранилище и в Таганрогском заливе Азовского моря.

В 1968 г. в двух притоках Куйбышевского водохранилища (Гавлена, 1968) обнаружена хорошо сохранившаяся популяция форели. До зарегулирования форель встречалась в небольших количествах в верховьях многих притоков Волги и Камы (Берг, 1962). По данным А. В. Лукина (1949), в Средней Волге обитает жилой осетр, сохранившийся здесь и после сооружения Куйбышевского водохранилища.

По мнению Л. С. Берга (1948), в Волге встречается лещ *Abramis brama* L. и его подвид *A. brama orientalis* (Berg.), типом которого является аральский лещ. Подвид отличается от вида главным образом большим числом жаберных тычинок на I дуге. Среди лещей, населяющих сейчас Ивановское и Куйбышевское водохранилища, в массовом количестве обнаружены особи с одно- и с двухрядными глоточными зубами (Саппо, 1974; Лукин и др., 1976), что рассматривается как адаптация вида к измененным условиям температуры и проточности. В популяциях плотвы волжских водохранилищ можно выделить прибрежную тугорослую форму, питающуюся растительностью, планктоном и мягким бентосом, и быстрорастущих моллюскоядных особей, по образу жизни близких к полупроходным рыбам (Желтенкова, 1949; Поддубный, 1966).

Озерная и речная формы обнаружены в волжских водохранилищах у судака (Поддубный, Ильина, 1965) и корюшки (Володин, Иванова, 1973).

Популяции типичных полупроходных рыб, размножающихся в реке, а нагуливающих и зимующих в море, имеются у многих окуневых и карповых Нижней Волги (Казанчев, 1963). В списке видов рыб Камского водохранилища Е. А. Зиновьев и Н. С. Соловьева (1975) указывают наряду с типичным голяком *Phoxinus phoxinus* (Linne) наличие озерного *Ph. percnurus* (Pallas). Для Саратовского водохранилища вместо проникающей сюда сверху белозерской ряпушки *Coregonus sardinella vessicus* (Drjagin) приводится типичная европейская *C. albula* Linne (Яковлева, 1975), а в Волгоградском кроме нее отмечается присутствие обычной кильки (*Clupeonella delicatula* Nordman) (Небольсина, 1975) и воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jakowlew), ранее никогда выше дельты и прилегающего участка Нижней Волги не поднимавшихся (Казанчев, 1963). Имеет ли в данных случаях место экологическая изменчивость под влиянием условий водохранилищ или это просто неточности в определениях видовой принадлежности — пока сказать трудно. Экологическая изменчивость волжских рыб изучена еще недостаточно, но очевидно, что она свойственна подавляющему большинству видов и способствует оптимизации их выживания в динамичных условиях.

Особое место в ихтиофауне Волги занимают чархальская тюлька, сазан и карп. Чархальская селедочка (тюлька) *Clupeonella delicatula morpha tscharchalensis* (Bolodin) до перекрытия Волги у Волгограда встречалась в ильменах дельты и в затоках Волги и не поднималась выше Саратова. После образования Волгоградского водохранилища началось продвижение ее вверх по Волге. За сравнительно короткий срок она расселилась по всей акватории Волгоградского водохранилища и в 1963 г. уже встречалась в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. Ленина. К 1968 г. тюлька проникла в Куйбышевское водохранилище, поднялась по нему до устья р. Суры, вошла в Каму (Шаронов, 1971), а в 1972 г. уже в массовом количестве отнерестились в Воткинском водохранилище (Пушкин, 1975). За сравнительно короткий срок тюлька освоила обширную акваторию и стала массовой рыбой в новых

для нее водоемах, потеснив многих аборигенов. Несмотря на значительное продвижение на север, показатели роста и упитанности тюльки в новых районах остались высокими; она может быть объектом промыслового пелагического лова. Разрядка численности тюльки в Волгоградском, Саратовском и Куйбышевском водохранилищах необходима, так как она ухудшает здесь условия существования ценных планктофагов из местной фауны. Данные о морфологической изменчивости тюльки в связи с переходом на новый образ жизни в водохранилищах отсутствуют.

Чистопородные популяции сазана, поддерживающие способность к естественному воспроизводству, сохранились, видимо, только в Нижней и частично в Средней Волге. Среди них различают стада туводного сазана, постоянно обитающего в пресной воде и не совершающего значительных миграций, полупроходного, нерестящегося в низовьях дельты и зимующего здесь же на ямах, и морского или ходового сазана, зимующего в предустьевом пространстве. Кроме того, в самом море (в довольно осолоненных частях его) живет сазан, никогда не заходящий в реку и размножающийся в солоноватоводных сорах (Казанчев, 1963).

На туводного сазана возлагались большие надежды как на ценный объект акклиматизации в водохранилища Средней и Верхней Волги. Был осуществлен значительный по объему выпуск производителей и молоди (Яковлева и др., 1976), однако успеха он не принес, так как сазан оказался неспособным существовать в водоемах с нестандартно переменным уровнем воды и неустойчивой литоралью (Яковлева, 1973), а в верхневолжских водохранилищах, кроме этого, его естественному воспроизводству препятствует низкая летняя температура воды.

Особь смешанных пород карпа встречаются единично в уловах на всех водохранилищах в первые несколько лет после их случайных или запланированных выпусков из прудовых питомников или специальных завозов из других районов.

Белозерский снеток за последние 35 лет распространился во все водохранилища Верхней, Средней и Нижней Волги. Наиболее мощное стадо его сформировалось в Рыбинском водохранилище. Естественное воспроизводство снетка отмечается также в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, а в последние годы единично молодь местного происхождения ловится в Саратовском и Волгоградском. В отличие от Рыбинского водохранилища в нижележащих водоемах снеток представлен только короткоцикловой формой (Иванова и др., 1971), условия для его массового развития отсутствуют, пополнение численности идет в основном за счет отставших в росте покатных особей.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МИГРАЦИИ РЫБ

Обитающие в бассейне Волги рыбы совершают миграции 4 типов: предзимовальные, преднерестовые, нагульные, вынужденные зимовальные. У проходных и полупроходных рыб, осуществляющих нагул в море, миграции в реку и выход из нее осложнены необходимостью резкой перестройки водно-солевого обмена (Баранникова, 1962), а в ходе перемещений туводных мигрантов важное значение имеет способность их адаптации к фото- и термопериодическим факторам.

Осетровые, совершающие анадромную преднерестовую миграцию, заходят в реку в основном весной (яровые особи), поздним летом и осенью (озимые рыбы). Нерест происходит с мая по июль на каменисто-галечных грядах. Молодь и отнерестившиеся производители скатываются в море или задерживаются в реке на год и более длительный срок (Лукин, 1949; Вовк, 1966; Осетровые..., 1971).

До образования Волжско-Камского каскада водохранилищ и усиления антропогенного воздействия белуга поднималась по Волге до Рыбинска

и Калинина, а по Каме — до Перми (Киселевич 1926). Осетр встречался в Верхней Волге, севрюга — выше г. Калинина (Державин, 1947).

Преднерестовая миграция проходных сельдей (черноспинки, волжской сельди и каспийского пузанка) происходит в марте—апреле, скат в море молоди и оставшихся в живых производителей — в течение лета и осени данного года (Остроумов, 1947; Танасийчук, 1948, 1951). До зарегулирования черноспинка и волжская сельдь поднимались вверх к Саратову, Куйбышеву и Горькому, а пузанок единичными экземплярами и нежегодно — к Казани (Лукин, 1971).

Проходные лососи заходят в Волгу в августе—декабре, перест — в октябре—ноябре. После нереста большая часть производителей погибает. Черноморский лосось раньше единично встречался у г. Ульяновска (Берг, 1962), каспийский — выше г. Куйбышева (Лукин, 1971). В XVII в. он был массовой промысловой рыбой в Волге, Каме, Чусовой и Оке (Державин, 1941).

Белорыбца поднималась по Волге до Твери и Ржева, по Шексне — до оз. Белого, по Каме — в систему р. Белой до устья р. Нугуша, по р. Уфе — до Красноуфимска (3300 км от устья Волги) (Тримм, 1896). Последний массовый подход белорыбцы под плотину Рыбинской ГЭС (2600 км от устья Волги) наблюдался нами осенью 1955 г. перед образованием Горьковского водохранилища. Л. С. Берг (1948) обнаружил у белорыбцы озимую и яровую расы.

Единственный представитель проходных волжских круглоротых — каспийская минога — мигрирует из моря с сентября по январь. Икра откладывается на песчаных и каменистых участках, после чего производители погибают, а личинки (пескоройки), проведя в реке до метаморфоза 1—3 года, скатываются в море (Дюжигов, 1958). До образования Куйбышевского водохранилища отдельные особи миноги поднимались по Волге выше устья Камы (Лукин, 1949).

В последнее десятилетие основная масса проходных рыб задерживается плотинной Волжской ГЭС им. XII съезда КПСС у Волгограда. Часть производителей заходит в рыбоподъемник и транспортируется в верхний бьеф. По численности среди пропускаемых ценных рыб преобладают осетр и сельди (табл. 84). Некоторое количество осетров и сельдей, прошедших Волгоградское водохранилище, пропускается рыбоподъемником Саратовской ГЭС у г. Балакова. Часть их образует небольшие скопления в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. В Куйбышевском и вышележащих водохранилищах особи проходных рыб в настоящее время не обнаруживаются.

Телеметрические и гидролокационные исследования поведения рыб в нижних и верхних бьефах плотин показали, что топография их скоплений, скорость и ритмика перемещений и вероятность попадания в удовлетворительные по конструкции и местоположению рыбопропускные сооружения зависят от суточного и недельного режимов работы гидростанций.

Т а б л и ц а 84

ПРОПУСК ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ПРОХОДНЫХ РЫБ РЫБОПОДЪЕМНИКОМ ВОЛЖСКОЙ ГЭС ИМ. XII СЪЕЗДА КПСС (шт.)

Вид	1964 г.	1965 г.	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.
Осетр	17217	19939	27145	65932	37190	51956
Севрюга	355	554	199	709	562	362
Белуга	3	1	12	18	27	32
Белорыбца	37	130	349	324	390	720
Сельди	873600	1228400	434900	598897	340000	484307
Все виды	891212	1249024	462605	665880	378169	537377

Вид	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.
Осетр	31700	27374	29869	60840	33118	27875	27356
Севрюга	805	177	108	210	61	30	739
Белуга	15	15	26	38	5	1	16
Белорыбца	426	231	373	387	610	767	1682
Сельди	319075	682140	741700	470800	214800	462720	403205
Все виды	352021	709937	772076	532275	248594	491393	436998

Трассы движения рыб в зонах плотин достаточно сложны. Основные скопления осетровых образуются в нижних бьефах над углублениями дна с циркуляционным течением и на границах разделения смежных потоков. Подход рыбы к плотине происходит в основном вдоль русловых склонов. В верхнем бьефе основная масса рыб после серии поисковых перемещений находит правобережный склон бывшего русла Волги и вдоль него активно продвигается вверх. Часть рыб при неблагоприятной гидрологической обстановке оказывается неспособной ориентироваться в водохранилище и скатывается через турбины и водослив в нижние бьефы. Весенний скат отнерестившихся производителей через водосливные части плотин происходит успешно. Подавляющее большинство скатывающейся молодежи осетровых опасную приплотинную зону во все времена года проходит без повреждений.

Производители белуги и стаи сельдей, видимо, способны проникать в водохранилище через камеры судоводных шлюзов. Осетр и севрюга, как показало прослеживание меченых ультразвуковыми передатчиками особей, этой способностью не обладают.

Пропускная способность Волгоградского рыбоподъемника невелика, поэтому в нижнем бьефе скапливается и длительное время обитает значительное количество производителей проходных рыб. В процессе передержки под воздействием неблагоприятного температурного режима (Вовк, 1966) у большей части осетровых озимой расы к следующей весне происходит перерождение половых продуктов (Леманова, Нусенбаум, 1969). Вопрос о сроках и объеме пропуска производителей проходных осетровых для естественного воспроизводства на сохранившихся в верховьях и притоках Волгоградского и Саратовского водохранилищ нерестилищах, равно как и о хозяйственном использовании остающейся в нижних бьефах рыбы, до сих пор удовлетворительно не решен.

Кроме проходных рыб в нижних бьефах в массе концентрируются и попадают в рыбоподъемники сом, судак, чехонь, жерех, язь, лещ, синец, белый амур и другие местные или вселяемые рыбы (Исаев, 1967), идущие на нерест в Волгоградское и Саратовское водохранилища или совершающие нагульные перемещения в пределах их приплотинных зон.

Преднерестовая миграция большинства местных рыб, постоянно обитающих в озерно-речных условиях Воляско-Камского каскада, завершается массовыми весенними заходами производителей в зону прибрежных мелководий и притоки. У разных стад отмечается один или несколько таких заходов, что связано у одних видов с порционным созреванием икры (уклея, ерш, густера и др.), у других — с вынужденными перерывами в икрометании при понижениях температуры воды на нерестилищах. В целом после зарегулирования стока наблюдается тенденция к сокращению численности популяций с порционным икрометанием.

Нерестовые скопления осенненерестующих рыб (налим, ряпушка) образуются над песчано-галечными биотопами литорали перед ледоставом или вскоре после него.



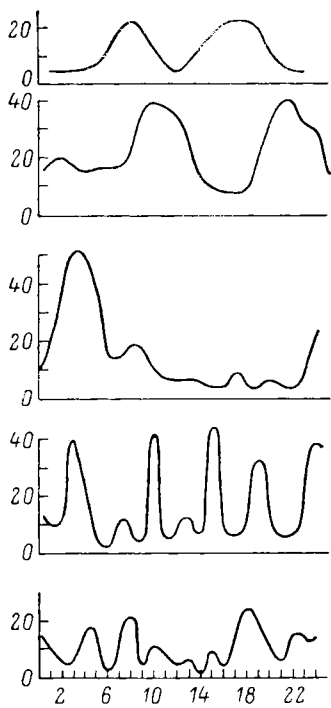
После икрометания наблюдаются более растянутые во времени перемещения отнерестившихся рыб на расположенные в профундали и пелагиали водоемов места нагула. Мечением установлено, что перемещения туводных рыб в нагульный период представляют собой пассивный скат в пределах «своей» водной массы или состоят из двух фаз: активной миграции в зону скопления планктона и бентоса и местных подвижек в ее пределах (Поддубный, 1971).

Перед ледоставом озимые особи местных популяций на зимовку подходят в район нерестилищ, а яровые остаются до следующей весны в озерных плесах водоемов. В водохранилищах в связи с осенне-зимним падением уровня воды и локальным ухудшением кислородного режима часть рыб вынуждена менять места зимовки, совершая миграции в глубь водоема (Ильина, Поддубный, 1963). У большинства мигрирующих рыб движение чередуется с отдыхом, и скорость его в разные часы суток различна. Анализ суточных ритмов двигательной активности показал (Поддубный, 1971), что они, сохраняя видовую специфику, в значительной мере изменяются в разные сезоны под влиянием гидрофизических и трофических факторов. Это иллюстрируется изменениями средней для группы рыб скорости движения, измерявшейся во время прослеживания их пути каждые 30 мин. в течение суток (рис. 88, 89). Типичным для осетров, идущих в сравнительно однообразной обстановке реки или руслового участка водохранилища с постоянным течением, является двухпиковый ритм с повышением скорости в вечерние и утренние часы (рис. 88, I). Примерно этот же ритм сохраняется у рыб, находящихся в приплотинной зоне (рис. 88, II), где он полностью совпадает с суточным режимом сброса воды через турбины ГЭС. Резко меняется двигательная активность осетров в нижнем бьефе. Например, на участке, расположенном в 100 км ниже плотины, рыба наиболее активна в ночные и предрассветные часы (рис. 88, III), когда через этот участок проходит волна от утреннего максимума сброса воды гидростанцией в предыдущие сутки.

Совершенно не похож на рассмотренные ритм активности группы осетров, прошедших на места преднерестовой зимовки в левобережной слабо проточной части озерного плеса Волгоградского водохранилища с однообразным рельефом дна. В течение суток эти рыбы (рис. 88, IV) пять раз резко увеличивали скорость и после каждого броска вперед, продолжавшегося 2—4 ч, видимо для отдыха и ориентации, замедляли движение. Белорыбица, подошедшая к плотине снизу и ищущая проход вверх, наиболее активна в утренние и вечерние часы (рис. 88, V). Броски чередуются у нее с отдыхом и сплыванием по течению.

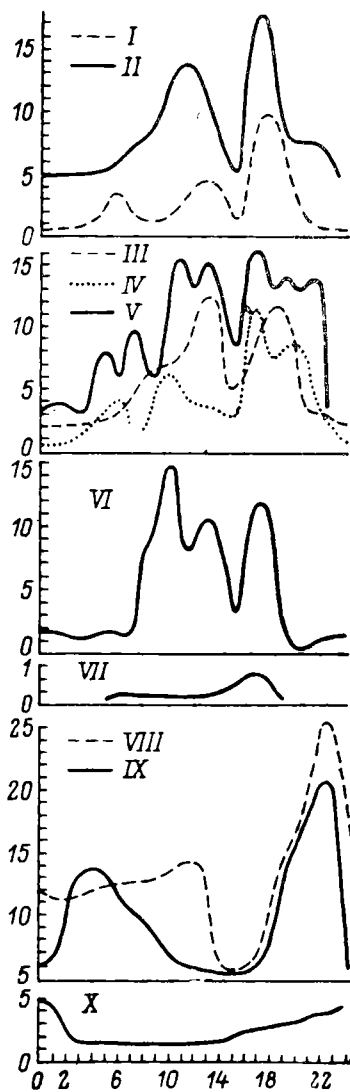
В период нагула характер перемещений и ритмика двигательной активности разных рыб из бывшей ранее единой нерестовой популяции находятся в прямой зависимости от экологической ситуации на биотопе. Данные о скорости рыб, прослеженных в разных участках водохранилища (рис. 89), показывают, что при нагуле в эстуарии речного плеса лещ 3 раза в сутки резко убыстряет движение (рис. 89, I), а в мелких притоках и прибрежьях только 2 раза (рис. 89, II). В озерных плесах (вдали от берега) на участках с однородным рельефом и кормовыми условиями пиков активности также два (рис. 89, III). Наиболее сложен суточный ход двигательной активности особей, обитающих в речных плесах (верхний участок водохранилища) и посещающих для нагула попеременно кормовые участки профундали и литорали (рис. 89, IV). Ранний утренний пик активности у рыб связан с переходом из прибрежья на глубину, второй отражает кормовые перемещения на русле реки, третий (двойной) совпадает с обратным перемещением в литораль и началом там поиска пищи. Ход активности леща четко согласуется с суточными изменениями наполнения кишечника.

После искусственной пересадки в нехарактерную ситуацию (например, из озерной части в чисто речную или наоборот) рыбы активно перемещаются в течение почти всего светлого времени суток (рис. 89, V), не питаясь при



←  
Рис. 88. Вариации скорости движения волжского осетра и белорыбицы при миграциях.

По оси ординат — скорость, м/мин, по оси абсцисс — часы суток.



→  
Рис. 89. Двигательная активность рыб при нагульных и зимовальных перемещениях.

По оси ординат — скорость, м/мин, по оси абсцисс — часы суток. Остальные обозначения см. в тексте.

этом, а затем, если остаются на новом месте, постепенно приспособливают ритм активности к новым условиям (рис. 89, VI).

Зимой лещ малоподвижен, но в утренние часы при переходе подводной освещенности через порог 0.1—1.7 лк все же перемещается на несколько метров в пределах выбранного места зимовки (рис. 89, VII). У судака (рис. 89, VIII), пересаженного в период нагула из одной части озерного плеса в другую, примерно до 13 ч сохраняется равномерно высокая скорость движения, затем происходит спад активности и ее новый резкий подъем в 21—23 ч. У местных особей судака (рис. 89, IX) наблюдается четко выраженный предрассветный пик активности, длительная пауза в дневные часы и резкое увеличение скорости движения после заката солнца. Налим в поисках пищи перемещается только ночью (рис. 89, X).

Типичным для большинства волжских туводных и проходных рыб следует считать двухпиковый ритм, определяемый функционально-физиологической спецификой их жизнедеятельности в условиях периодической смены освещенности во время миграций, особенно на местах нагула, где питающиеся особи включаются в систему отношений триотрофа.

Скат молоди и взрослых рыб из притока в водохранилище и из реки в море обычно носит характер пассивного сноса по течению с более или менее длительными остановками в зонах его замедления.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И УЛОВЫ РЫБЫ

Из 88 видов, подвидов и морф рыб, обитающих в водоемах бассейна Волги, основное промысловое значение имеют около 20: в Волго-Каспийском районе осетр, севрюга, белуга, сельдь-черноспинка, волжская сельдь, каспийский пузанок, килька, щука, жерех, вобла, чехонь, лещ, язь, густера, сазан, сом, судак, красноперка, окунь; в Средней и Верхней Волге лещ, плотва, синец, густера, щука, сом, судак, налим, окунь, сеток, ерш.

Наиболее ценная по породному составу и качеству рыба вылавливается в Нижней Волге и ее дельте. Этому району принадлежат и наиболее высокие уловы. В начале XX столетия здесь добывалось более 2 млн ц рыбы, позднее уловы снизились и не превышали 1 млн ц (Гуревич, Лопатин, 1962). Характерны довольно резкие ежегодные колебания вылова (рис. 90), связанные с колебаниями численности воблы, леща и судака, дающих основу уловов. Вылов осетровых, составлявший в Волго-Камском районе в 1910 г. 270 тыс. ц, не превышает сейчас 100 тыс. ц в основном вследствие регулирующих мер, а не низкой численности промысловых стад (Вовк, 1966). Уловы в Нижней Волге до зарегулирования (Яковлева, 1956) базировались на проходных (17%) и местных рыбах (83%). Среди местных рыб (крупный частик) преобладали лещ (22%), щука (24.5%), язь (19.4%). В категории мелкого частика основу составляли лещ (46.3%), синец (30.4%) и густера (11%). Промысловые уловы на трассе будущего Волгоградского водохранилища с 1909 по 1953 г. колебались в пределах 5—18.3 тыс. ц.

Основу промысла Средней Волги на трассе будущего Куйбышевского водохранилища составляли стерлядь, плотва, язь, линь, густера, лещ, синец, чехонь, карась, щука, окунь и судак, дававшие в целом 90% улова (Лукин, 1949). Уловы рыбы на этом участке достигали 23.6 тыс. ц (Тихий, 1933).

На участках Средней и Верхней Волги, занятых ныне Горьковским и Рыбинским водохранилищами, промысловое значение имели 12 видов рыб: стерлядь, лещ, белоглазка, густера, плотва, чехонь, елец, язь, подуст, щука, окунь, судак (Кулемин, 1944). В 40—50-е годы на протяжении реки от Рыбинска до Чкаловска промыслом вылавливалось ежегодно 2—3 тыс. ц рыбы (Кальниболоцкий, 1965; Кожевников, 1965), а на территории современных Угличского, Ивановского и отчасти Рыбинского водохранилища около 300 ц товарной продукции при общем вылове промыслом и любителями 900—1000 ц, или 2.6 ц на 1 км течения реки (Себенцов и др., 1940). Основу уловов на Верхней Волге составляли щука, лещ и плотва.

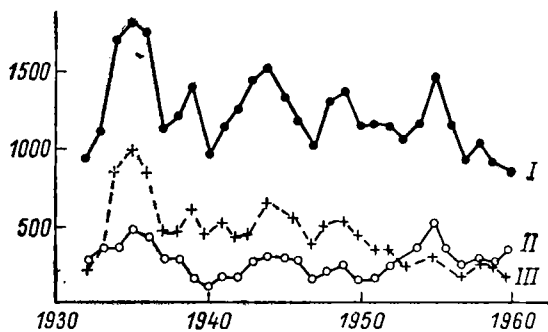


Рис. 90. Динамика уловов рыбы в дельте Волги (по: Гуревич, Лопатин, 1962).

■ I — общий, II — вохла, III — лещ и судак. По оси ординат — уловы, тыс. ц; по оси абсцисс — годы.

Создание водохранилищ в первые годы резко улучшило условия существования рыб лимнофильного комплекса. Численность их популяций быстро увеличилась, уловы в отдельных водоемах превысили речные в Верхней Волге в десятки раз, в Средней и Нижней Волге в 5—10 раз. После первой вспышки численности началось закономерное для искусственных водоемов замедленного стока уменьшение величин промыслового запаса основных рыб, а затем падение уловов и стабилизация численности на примерно вдвое сниженном уровне (Поддубный, Фортунатов, 1961). Общая схема взаимосвязи элементов, определяющих урожайность поколений, одинакова во всех водоемах (Никольский и др., 1976), но в водохранилищах многие из этих элементов испытывают на себе неблагоприятное воздействие большего числа динамических факторов, определяющих здесь более низкий уровень естественного воспроизводства рыб. Основное развитие в водохранилищах получают рыбы, способные откладывать икру на различные виды растительности, ее остатки и песок в стоячей или слабопроточной воде.

Фитофильные рыбы в большинстве равнинных водохранилищ (за исключением ряда головных водоемов каскада) вскоре после заполнения или сразу попадают в условия резкой необеспеченности нерестилищами. На первых этапах формирования положение несколько улучшается в многоводные годы, следующие за маловодными, когда субстратом икре служит свежезатопленная луговая растительность летовавших земель. На этом фоне не менее важное, а в ряде случаев решающее значение приобретают ход нерестовых температур и его согласованность с режимом весеннего наполнения.

Различные сочетания хода уровня и температуры воды в крупном водохранилище могут ежегодно проявляться на его разных участках. Часто наблюдаются кратковременные спады уровня, вызывающие гибель отложенной икры в результате обсыхания. При пестроте условий и разобщенности нерестилищ в нерестовых популяциях многих видов рыб, особенно на первых этапах формирования водохранилища, обособляются группы производителей, обладающие специфичным набором признаков и отличающиеся требованиями к качеству субстрата и температуре воды (Трусов, 1961). Не все они оставляют потомство ежегодно, так как недостаток нужных нерестилищ вынуждает рыбу откладывать икру на нетипичном субстрате, не вовремя или совсем отказываться от икрометания, что приводит к массовой атрезии и резорбции икры и к пропуску данными особями подряд двух сезонов икрометания. В результате четко проявляются локальные различия в эффективности размножения рыб и численности ежегодного пополнения местных популяций.

По уровню трофии в формировании водохранилищ различаются три фазы: начальная вспышка, депрессия, стабилизация (Баранов, 1961).

Общим для всех водохранилищ является резкое улучшение условий питания большинства видов рыб в годы заполнения. Этот период исключителен и в дальнейшей истории водоема не повторяется. Второй этап формирования отличается прежде всего снижением численности донной фауны беспозвоночных детритофагов (Мордухай-Болтовской, 1963а) при высокой численности дрейссены (Ляхов, 1965). По-прежнему обилен в водохранилище и зоопланктон. Среди молодежи рыб, служащей пищей хищникам, начинают преобладать по численности или эврибионтные обитатели литорали (плотва, окунь), или не связанные с прибрежной зоной пелагические и придонные рыбы (снеток, укляя, тюлька). На втором этапе лучше обеспечены пищей планктофаги, моллюскоеды, пелагические хищники, в меньшей степени — типичные бентофаги, фитофаги, а в русловых водохранилищах и хищники — засадчики литорали. На третьем этапе формирования водоема условия питания изменяются сравнительно мало — лишь несколько увеличивается обеспеченность пищей бентофагов.

Во многих водохранилищах существенное влияние на выживание поколений рыб оказывают условия зимовки. Заморные явления возникают локально в результате выхода на места зимовки рыбы обескислороженных вод поймы или притоков при подледной сработке уровня. Очень опасны в это время заморы, спровоцированные поступлением в водоемы сточных вод. Основная масса рыбы, обитающей в водохранилищах, переживает зиму при температуре воды, близкой к 0°.

Сочетание неблагоприятных условий размножения более низкой кормности и наличия дополнительных факторов прямой гибели приводят к тому, что плотность рыбного населения в волжских водохранилищах оказывается значительно ниже, чем в естественных водоемах соответствующей широты. Например, в Рыбинском водохранилище на 1 га акватории приходится около 1500 экз. разновозрастных рыб, а в озерах, лежащих на той же широте, — от 6 до 10 тыс. экз. Данные о величине фактической ихтиомассы и уловах рыбы в крупных водохранилищах Волжско-Камского каскада в последние 7—10 лет приведены ниже (табл. 85).

Т а б л и ц а 85

ИХТИОМАССА И УЛОВЫ РЫБЫ В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (тыс. ц.)

	Ихтиомасса без личинок		Все виды вылова	
	тыс. ц	кг/га	тыс. ц	% от ихтиомассы
Верхневолжское	74	404	3.9	5.2
Иваньковское	132	403	7.8	5.8
Угличское	98	390	4.2	4.2
Рыбинское	1258	277	53.5	4.2
Шекснинское	318	190	3.2	1.0
Горьковское	193	121	12.0	6.2
Куйбышевское	1500	203	87.0	5.8
Камское	160	83	11.4	7.0
Воткинское	92	82	5.9	6.4
Саратовское	230	125	12.0	5.2
Волгоградское	741	240	58.0	7.9
Все водоемы	4796	—	258.9	5.4

Примечание. Расчеты ихтиомассы произведены по методике Н. А. Гордеева, А. Г. Поддубного и Л. К. Ильиной (1974).

Можно видеть, что плотность рыбного населения в отдельных водоемах различается в 2—5 раз. Это связано с особенностями их режима, продолжительностью существования и степенью антропогенного воздействия. Вылавливается в среднем около 5% наличных рыб по весу (Константинов и др., 1976).

Видовой состав уловов рыбы в разных водохранилищах Волги изменяется мало, а соотношение отдельных видов по численности — значительно.

Верхневолжское водохранилище по рыбохозяйственной классификации относится к лещево-судачьему типу. Кроме леща, щуки, судака, язя, окуня, плотвы и уклей в уловах значительное количество ряпушки (Лузанская, 1965; Шимановская и др., 1974). Плотность рыбного населения здесь наиболее высока, но ниже, чем в незарегулированных озерах, так как производимые два раза в год весной и осенью сбросы воды через бейшлот приводят к гибели икры, молоди и взрослых рыб, сокращая численность их поколений. Промыслом вылавливается ежегодно около 2 тыс. ц рыбы и примерно столько же добывают рыбаки-любители.

Иваньковское водохранилище — водоем лещевого типа, единственный в Волжском каскаде, где условия размножения не ограничивают численность фитофильных рыб (Ильина, Поддубный, 1963). Мелководья водохранилища интенсивно зарастают и заболачиваются. В отдельные годы при кратковременных весенних сработках уровня воды наблюдается гибель отложенной икры плотвы и леща. Условия развития популяции щуки и судака неблагоприятны. Из 33 видов рыб, населяющих водохранилище, промысловые уловы составляют лещ, плотва, щука, налим, окунь, язь. Плотность рыбного населения такая же, как в Верхневолжском водохранилище. Удельный вес леща в промысловых уловах с 1936 по 1972 г. возрос с 1 до 68.9%. Промысловый запас его оценивается в 18—19 тыс. ц (Никаноров, 1975). Второе место в уловах занимает плотва (22.5%). Максимальный улов (8477 ц) всех видов рыб был достигнут в водохранилище в 1952 г. на 15-м году формирования его экосистемы — 26 кг/га. 25 видов рыб обитают в Иваньковском водохранилище в зоне подогретых вод ГРЭС площадью 5 тыс. га. Здесь наблюдается их более раннее созревание и нерест.

Спортивно-любительский лов изымает из водоема не менее 18—20 кг/га рыбы (Никаноров, 1975) с преобладанием леща, плотвы, окуня, щуки.

В Угличском водохранилище ведущее место в промысловых уловах также занимают лещ и плотва, а всего в списке ихтиофауны 29 видов рыб. Максимальный улов (6041 ц, из них лещ 1780 ц, плотва 1600 ц) был достигнут в 1952 г., на 12-м году существования водоема. С учетом любительского рыболовства здесь вылавливается, как и в Иваньковском водохранилище, не менее 30 кг/га рыбы (Ефимова, 1975). Плотность рыбного населения немногим ниже, чем в вышележащих водоемах.

В Рыбинском водохранилище более половины промысловых уловов составляют крупные бентофаги и одну треть ценные хищники (Буторин и др., 1975). Максимальный улов (43038 ц) и здесь был достигнут промыслом на 13-м году существования водоема: лещ 17.8 тыс. ц, судак 8.5, щука 7.3, плотва 5.9, синец 5.6, налим 5.1 тыс. ц. Любительский лов базируется в основном на запасах окуня и плотвы, весьма интенсивен и изымает в настоящее время не менее 11 тыс. ц рыбы ежегодно.

В основном водоеме и его притоках обитает 37 видов и подвидов рыб, 28 из них жили здесь и до образования водохранилища. От вышележащих Рыбинское водохранилище отличается относительным обилием крупной моллюскоядной плотвы, синца, судака, снетка и налима. Наблюдаемая у основных видов тенденция к снижению уловов вызвана сокращением нерестовых площадей и ухудшением условий выживания молоди. Плотность рыбного населения в Рыбинском водохранилище ниже возможной, но в ряду других водоемов каскада оно занимает среднее положение.

Шекснинское (Череповецкое) водохранилище уникально по запасам судака и снетка в своей озерной части (оз. Белое). Эти виды составляют здесь основу промысловых уловов (Негоновская, 1975). Наибольший улов снетка 8.4 тыс. ц был достигнут в 1971 г., судака в 1967—1971 гг. вылавливалось в среднем 3.2 тыс. ц. Средний общий улов составил 11 тыс. ц. Эффект зарегулирования способствовал увеличению численности щуки, в значительном количестве выедающей молодь судака.

Численность леща в водоеме резко снижается из-за отсутствия нерестовых площадей. Уловы в речной части водохранилища не превышают 1.5 тыс. ц и состоят в основном из щуки, леща, налима, уклей и плотвы. Развитие промысла сдерживается сильной засоренностью дна. Заморные явления здесь не наблюдаются. В последние годы водохранилище интенсивно осваивается рыбаками-любителями.

Горьковское водохранилище, относящееся к типу равнинно-речных, имеет плотность рыбного населения в 3 раза более низкую, чем озеровидное Рыбинское. По классификации П. А. Дрягина, оно является лещево-плотвичным водоемом (Кожевников, Лесникова, 1975).

Из 35 видов и разновидностей рыб 43% составляют бентофаги и 20% хищники. Максимальный промысловый улов 8.6 тыс. ц с основой из леща (2.6 тыс. ц), щуки (2.1 тыс. ц) и плотвы (3.2 тыс. ц) был получен в 1963 г., на 9-й год существования водоема. В последние годы уловы не превышают 6—6.5 тыс. ц. Такое же или несколько большее количество рыбы вылавливается рыбаками-любителями. Условия естественного воспроизводства ценных рыб в Горьковском водохранилище неблагоприятны (Кожевников, 1965). Водоем загрязняется промышленными стоками.

В Куйбышевском водохранилище, наиболее крупном в системе Волжско-Камского каскада и расположенном южнее верхне-волжских, плотность рыбного населения ниже, чем в Рыбинском. Успешному воспроизводству рыбных запасов препятствует необеспеченность фитофильных рыб нерестилищами и массовая гибель икры, молоди и взрослых рыб при весенней и осенне-зимней сработках уровня воды (Махотин, 1964; Лукин, 1975).

Максимальный улов был достигнут в водохранилище в 1964 г. и составил 52.8 тыс. ц (8.2 кг/га). Основу промысловых уловов дают лещ, плотва, густера, судак, щука. В водохранилище сохранились нерестилища стерляди, численность ее популяции значительна. Увеличивается численность берша (Браславская, 1972). В отличие от вышележащих водоемов в Куйбышевском водохранилище способны осуществлять массовое размножение сазан и сом (Васянин, 1968). До последних лет единично встречается молодь белуги. А. В. Лукин (1971) считает ее повторным потомством от производителей, задержавшихся на этом участке реки и созревших в условиях водохранилища. По нашему мнению, эта молодь обязана своим появлением единичным особям белуги, прошедшим вверх через плужовые системы благодаря своей уникальной способности преодолевать подобные преграды.

Всего в этом водохранилище и его притоках встречается сейчас 46—47 видов и разновидностей рыб. Спортивно-любительский лов по объему в четыре раза превышает промысловый (Болотов, Фатхуллин, 1972). Если расчет данных авторов справедлив, то в Куйбышевском водохранилище в среднем ежегодно вылавливается не 87 тыс. ц (табл. 85), а не менее 180 тыс. ц рыбы.

В Камском водохранилище, наиболее загрязняемом и отличающемся интенсивной зимней сработкой уровня воды, условия для формирования продуктивной ихтиофауны неблагоприятны (Зиновьев, Соловьева, 1975). Обитает здесь 32 вида рыб. Плотность рыбного населения менее 100 кг/га, в промысловых уловах преобладают лещ (до 64%), плотва (11%), окунь, щука, судак (от 3 до 5%). Максимальный улов был достигнут на 12-м году существования водоема (7024 ц).

Для Воткинского водохранилища характерно преобладание малоценных рыб, затянувшийся процесс формирования популяций леща и судака и наличие промыслового количества карася (Пушкин, 1975). Плотность рыбного населения низка (табл. 85). Максимальный улов (3717 ц) относится к 10-му году после зарегулирования. Он состоял из плотвы (67%), карася (16%), щуки (5%) и уклей (2%).

В водохранилище наблюдаются зимние заморы, загрязнение его промышленными и бытовыми стоками в некоторых случаях ведет к заболеваниям и гибели рыбы.

В Саратовском водохранилище, существующем всего 10 лет, промысловые запасы рыб еще находятся в стадии формирования, плотность рыбного населения пока немногим более 100 кг/га. Здесь встречается 40 видов (из них три вида проходных рыб). Максимальный промысловый улов был достигнут на 7-й год после залития (7551 ц) и состоял примерно на 76% из плотвы (14%), густеры (5%), леща (26%), синца (6%), щуки (15%) и судака (10%).

В верхней части водохранилища сохраняются условия для массового нереста проходных и туводных осетровых. Фитофильные рыбы испытывают недостаток нерестилищ. Выживанию икры и молоди препятствуют замедление прогрева и ранний сброс воды из водохранилища в весенний период (Яковлева, 1975). В верхнем плесе отрицательное влияние на размножение рыб оказывают недельные и суточные колебания уровня воды, вызываемые работой Куйбышевской ГЭС.

В Саратовском водохранилище весьма интенсивен спортивно-любительский лов рыбы, общий вылов с единицы площади, как и в Куйбышевском, может быть выше указанного в табл. 85.

В Волгоградском водохранилище, последнем из крупных искусственных водоемов Нижней Волги, наибольшее рыбохозяйственное значение имеют крупные притоки (Большой Иргиз, Еруслан и др.). Их пойма служит местом нереста массовых рыб и нагула молоди. Здесь круглогодично ведется промысловый лов рыбы (Виноградов, 1965; Небольсина, 1975). В водохранилище постоянно или временно обитает 50—52 вида разновидностей рыб. Максимальный промысловый улов 31,4 тыс. ц (около 10 кг/га) был получен на 13-й год после зарегулирования стока. В уловах преобладают лещ, плотва, сом, судак, берш, щука (Небольсина и др., 1971).

В верхней части водохранилища и крупных притоках сохранились нерестилища осетровых. Условия воспроизводства фитофилов неблагоприятны из-за колебаний уровня, вызывающего обсыхание отложенной икры и гибель молоди. Любительский лов рыбы интенсивен, по объему он равен промысловому или несколько больше.

Потенциальная рыбопродуктивность экосистемы водоема сравнительно невысока (Небольсина, 1977).

Ни в одном из волжско-камских водохранилищ уловы рыбы не достигли проектных величин (Кудерский, 1974). Объясняется это двумя главными причинами: недоучетом при прогнозировании суммы неблагоприятных факторов, снижающих уровень естественного воспроизводства рыбных запасов в водоемах данного типа, и недостатками в организации рыбного хозяйства.

В большинстве водохранилищ, как не раз уже отмечалось (Константинов и др., 1976; Никольский и др., 1976), наблюдается высокая смертность воспроизводимого популяциями рыб потомства, вызванная нарушениями в ходе подготовки производителей к размножению и на всех этапах развития новых поколений. Наибольшее неблагоприятное воздействие оказывают необеспеченность рыб нерестовым субстратом, резкие изменения гидрофизических и гидрохимических условий при повышениях и понижениях уровня воды, снижение иммунно-биологической устойчивости особей под влиянием загрязнений и нарушения естественного хода годовой и сезонной динамики температуры воды.

Частично действие на популяции рыб неблагоприятных факторов может быть компенсировано комплексом рыбоводно-мелиоративных мероприятий, но в этом направлении сделано еще чрезвычайно мало. Несмотря на низкую в целом плотность рыбного населения во всех водохранилищах, имеется недоиспользуемый промысловый запас пелагических и тугорослых рыб, селективные способы изъятия которых не разработаны или не применяются.



Уже сейчас при осуществлении комплекса обязательных компенсационных мероприятий по воспроизводству и внедрению селективных способов лова можно увеличить уловы в 2.5—6 раз на одиннадцати крупных волжско-камских водохранилищах (Кудерский, 1974; Никольский и др., 1976) и тем самым достичь и превзойти показатели запроектированной рыбопродуктивности. Снижение плотности рыбного населения на незарегулированном участке Нижней Волги от Волгограда до дельты реки вызвано резким сокращением нерестовых и нагульных площадей в результате недостатка воды, сокращения объема паводка после зарегулирования стока и нарушения сроков затопления поймы (Астахова, Катунин, 1971; Катунин, 1971). Нарушения в условиях воспроизводства проходных осетровых рыб могут быть компенсированы рыборазведением, обязательно сочетаемым с частичным поддержанием естественного размножения для сохранения генофонда (Кожин и др., 1963; Борзенко, 1964; Кожин, 1964).

Поддержание популяции белорыбицы, в массе нерестующей один раз в жизни (Подлесный, 1947), осуществляется за счет рыборазведения, которое достаточно эффективно. Естественный нерест ее в нижних бьефах Волгоградской, Саратовской и Куйбышевской плотин не может быть результативным (Летичевский, 1968).

Для сохранения промысловых запасов полупроходных рыб в 50 км выше Астрахани построено вододельитель, который, по расчетным данным (Катунин и др., 1971), должен обеспечить затопление 70—75% восточной части дельты, тем самым поддержать там благоприятные условия для нереста леща, воблы, судака, сазана и других рыб и успешного выживания их молоди перед скатом в море.

В дельте Волги развивается воспроизводство молоди полупроходных, туводных и акклиматизируемых рыб в нерестово-выростных хозяйствах (Васильченко, 1971) с последующим выпуском ее в реку или вывозом в Северный Каспий, а также выращивание рыбы до товарных навесок в прудовых хозяйствах (Летичевский, Горюнова, 1971) и на рисовых полях (Иванов, Астахова, 1971).

## РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО ВОЛГИ

Добыча рыбы на водоемах бассейна Волги производится рыбопромышленными трестами Министерства рыбного хозяйства РСФСР и рыболовецкими колхозами. Для лова используются различной конструкции ставные сети, невода, ловушки и тралы. На каждом водоеме имеется разветвленная сеть рыбоприемных и рыбообрабатывающих организаций. Значительное количество рыбы, соизмеримое с промышленными уловами, а в ряде случаев превышающее их, вылавливается в реке и водохранилищах рыболовами-любителями.

Лов рыбы производится в сроки и в местах, определенных «Правилами рыболовства», орудиями разрешенных конструкций в установленном комплексе. Для промыслового лова ежегодно определяется план вылова рыбы с водоема с указанием вылова ценных лимитируемых видов рыб. Рыбакам-любителям разрешен вылов до 5 кг рыбы нелимитируемых видов за один выход. Основу вылавливаемой рыбы составляют особи популяций местных видов, воспроизводимых за счет естественного нереста. На рыборазводящие организации и общества рыболовов-любителей возложены функции поддержания уровня естественного воспроизводства рыбных запасов и рыборазведения под контролем органов рыбоохраны и регулирования рыболовства Министерства рыбного хозяйства СССР.

Для поддержания численности популяций ценных рыб осуществляется комплекс мероприятий, в который кроме рыбоохранных мер (борьба с загрязнением водоемов, регулирование режима наполнения и сброски уровня воды водохранилищ, мелиорация мест нереста, нагула и зимовки рыб, ихтиопатологическая служба, защита рыб от попадания в водозаборные со-

оружения, пропуск производителей через плотины и др.) входят разведение рыб на искусственных и регулируемых нерестилищах, выращивание молоди ценных рыб в нерестово-выростных прудовых хозяйствах и в отчлененных заливах (Кудерский, 1974). В целях повышения эффективности использования кормовой базы и увеличения численности промысловых стад в отдельные водоемы производится вселение новых видов рыб (Кудерский, 1973).

Представление об объемах работ по воспроизводству запасов ценных рыб дает табл. 86, составленная нами по материалам Министерства рыбного хозяйства СССР. Искусственное разведение осетровых началось на Волге в 1916 г., а массовый характер приобрело в 40—60-е годы. Параллельно с осетровыми на рыбоводных заводах выращивается молодь белорыбицы.

Т а б л и ц а 86

НЕРЕСТОВО-ВЫРОСТНЫЕ РЫБНЫЕ ХОЗЯЙСТВА (НВХ)  
И РЫБОПИТОМНИКИ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КАСКАДА

	Число НВХ по объектам выращивания						мощность, млн шт.
	осетровые (белуга, осетр, севрюга)	лососевые (белорыбица)	сиговые (целядь)	карповые		окуневые (судак)	
				(лещ, сазан)	(амур, толстолобик)		
Нижняя Волга	6	2	—	—	—	—	45.4
	—	—	—	2	—	2	4542.0
	—	—	—	—	2	—	24.7
Средняя Волга	—	—	—	1	—	—	0.4
	—	—	2	—	—	—	3.2
	—	—	—	2	—	—	13.6
Верхняя Волга	—	—	—	—	1	—	1.7
	—	—	1	—	—	—	0.3
	—	—	—	1	—	—	0.2
Всего:	6	2	3	6	4	2	4631.2

Основные рыбоводные заводы расположены на Нижней Волге, они обеспечивают поддержание численности промысловых запасов проходных и полупроходных рыб Волго-Каспийского района.

Нерестово-выростные хозяйства и рыбопитомники Средней Волги выпуском подрощенной молоди ценных туводных рыб предназначены увеличивать в ихтиофауне удельный вес ценных рыб и компенсировать ущерб рыбному хозяйству от антропогенного воздействия на водоемы других водопользователей. Одновременно часть из них занимается натурализацией новых видов рыб (сиги) или выпуском молоди быстрорастущих растительноядных рыб (амур, толстолоб) и сазана для товарного выращивания.

Строительство рыбоводных предприятий в бассейне Волги продолжается. Для направленного формирования видового состава ихтиофауны в водохранилища в 1930—1973 гг. был произведен выпуск разновозрастных особей ценных видов рыб (табл. 87).

Особо перспективными объектами для натурализации в верхне- и средне-волжских водохранилищах сейчас считается пелядь, а для ежегодного товарного выращивания — амур и толстолобики (Яковлева и др., 1976).

Эффективное рыбохозяйственное использование водоемов Волжско-Камского каскада невозможно без проведения рыбоводных работ, направленных на поддержание в каждой эксплуатируемой экосистеме оптимальной плотности рыбного населения. Без рыбоводной помощи нельзя достичь нужной полноты использования рыбами имеющейся естественной кормовой базы и направленно формировать видовой состав ихтиофауны.

	Годы вселения	Объекты вселения	Количество экз., тыс.	Возраст рыб
Верхневолжское	1930—1960	Чудской сиг, сазан, снеток	155.0	Икра, сеголетки, производители
Иваньковское	1948—1970	Большеротый окунь, сазан, амур, толстолобик	557.0	Сеголетки, производители
Рыбинское	1953—1974	Кубенская нельма, сига, сазан, в том числе пелядь	Более 8000.0	Икра, сеголетки, производители
Горьковское	1955—1961	Чудской сиг, рипус, карась, байкальский осетр	Более 6500.0	Личинки, сеголетки, производители
Куйбышевское	1969—1973	Пелядь, амур, толстолобик	29213.0	Подращенная молодь
Волгоградское	1967—1973	Толстолобик, амур	17528.0	То же

В своем переходе от «дикого рыболовства» к организованной системе рыбное хозяйство проходит этапы становления, полного использования имеющегося резерва промыслового запаса и активной перестройки эксплуатируемой экосистемы с целью оптимизации ее биопродуцирования (Никольский и др., 1976). Волжские рыбохозяйственные комплексы находятся в настоящее время на начальных этапах развития, что связано со значительной сложностью эксплуатируемых ими экосистем и еще недостаточным объемом материально-технических средств целевой интенсификации.

Изучение паразитофауны Волги было начато еще в прошлом столетии и касалось преимущественно отдельных находок паразитов осетровых рыб. Планомерное и систематическое исследование в этом плане началось в 1931—1932 гг. под руководством В. А. Догеля (Догель, Быховский, 1939). Паразитологи работали в 50 пунктах верхнего, среднего и нижнего течений реки. Было установлено, что паразитофауна 49 видов рыб Волги насчитывает 267 видов паразитов (Богданова, Никольская, 1965). По систематическим группам они распределялись следующим образом: *Flagellata* — 18, *Sporozoa* — 4, *Cnidosporidia* — 39, *Ciliata* — 7, *Coelenterata* — 1, *Monogenoidea* — 56, *Cestoidea* — 28, *Trematoda* — 50, *Nematoda* — 37, *Acanthocephala* — 8, *Nirudinea* — 5, *Mollusca* — 1, *Crustacea* — 13. Как видно, наибольшим числом видов были представлены простейшие, моногенеи и трематоды. В результате проведенных исследований оказалось, что ни одна река в СССР, да и во всем мире, не была обследована так детально и планомерно, как Волга.

Зарегулирование стока Волги, появление каскада водохранилищ, изменение гидрологического и гидробиологического режимов этой огромной реки в значительной степени сказались и на фауне паразитов рыб. Отношения между паразитами и хозяевами, сложившиеся в условиях естественного водоема, под влиянием различных экологических и антропогенных факторов стали иными.

Почти одновременно со строительством водохранилищ на Волге по инициативе В. А. Догеля были начаты и паразитологические исследования с целью прежде всего установить закономерности формирования фауны паразитов рыб и выявить те изменения, которые произошли в паразитофауне этих водоемов. Систематические исследования проводились на Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах.

Исследования, проведенные в водохранилищах Волги (Столяров, 1959; Кошева, 1961; Барышева и др., 1963; Марков, Иванов, 1968; Донцов, Косарева, 1969; Вагин и др., 1972; Изюмова, 1977), показали, что формирование паразитофауны рыб водохранилищ шло параллельно с общим процессом становления всей экосистемы водоема. Однако формирование фауны паразитов несколько отставало от общего процесса, происходящего в водоеме, в силу сложности связей между паразитами, их промежуточными и окончательными хозяевами. Чем сложнее эти связи (наличие в цикле развития одного или нескольких промежуточных хозяев), тем труднее и медленнее шел процесс становления новой фауны.

В результате разрушения исходных биоценозов, разрыва связей между паразитами и их хозяевами соотношение видов, численность паразитов и количество зараженных рыб в водохранилищах оказались другими, чем это было в Волге. В условиях водохранилищ все группы паразитов рыб Волги претерпели значительные изменения, и процесс формирования фауны паразитов рыб был растянут на период от 3 до 10 лет.

Процесс формирования фауны паразитов с прямым циклом развития — *Protozoa*, *Monogenoidea*, *Crustacea* — заканчивается в водохранилищах в 2—3 года. В Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском водохранилищах было обнаружено почти полное исчезновение реофильного паразитического рачка *Lamproglena pulchella*. В Волге он ранее встречался у 12 видов рыб при экстенсивности заражения, доходящей до 66.6%. Наряду с этим формы лимнофильного комплекса нашли благоприятные условия и широко распространились в этих водоемах. Так, микроспоридии *Myxobolus sandrae*, *Henneguya oviperda* в Волге отмечались единично, в водохранилищах зараженность рыб этими паразитами достигает 66.6—100%.

Широкое распространение получили также моногенеи *Dactylogyrus chrani- lovi*, *D. simplicimalleata*, паразитические раки *Ergasilus sieboldi*, *Achtheres percarum*, Фауна *Nematoda*, а также *Cestoda*, связанных в своем развитии с планктонными ракообразными, главным образом с *Copepoda*, формировалась в 3—4 года. Во всех водохранилищах Волги широко распространились цестоды *Triaenophorus nodulosus*, *Ligula intestinalis*, *Digramma interrupta*, *Diphyllobothrium latum*, *Eubothrium rugosum*, *Proteocephalus osculatus*, нематоды *Camallanus truncatus*, представители рода *Philometroides*.

Весьма характерно, что формы, связанные в своем развитии с *Ephemeroptera*, *Amphipoda*, — нематоды родов *Rhabdochona*, *Capillaria*, а также *Acanthocephala* — в большинстве водохранилищ резко сократили свою численность и теперь почти не регистрируются. Так, в Волге в районе Горьковского водохранилища *Rhabdochona denudata* встречалась у *Abramis brama* (18.2%), *Rutilus rutilus* (13.3%), *Leuciscus cephalus* (13.2%), *Skrjabillanus tincae* отмечалась у *Tinca tinca* (66.6%), *Capillaria brevispicula* у *Leuciscus leuciscus* (15.2%). В водохранилище эти формы практически исчезли. Единичные находки их отмечаются в эстуариях рек, впадающих в водохранилища.

Паразиты, развивающиеся с участием тубифицид *Caryophyllidae*, широко распространены в водохранилищах. Процесс их формирования закончился к 5—7-му году существования этих водоемов. Так, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на 2-м году его существования *Caryophyllaeus laticeps* встречались только у *Abramis brama* (26.6%). В последующие годы нарастала не только степень зараженности рыб паразитами (40% — 5-й, 53.3% — 6-й, 76.4% — 7-й год существования водохранилища), но и расширился круг хозяев (*Rutilus rutilus*, *Blicca bjoerkna*, *Abramis ballerus*, *Pelecus cultratus*).

Трематоды, развивающиеся с участием *Mollusca* семейств *Unionidae* и *Sphaeriidae*, в водохранилищах оказались в угнетенном состоянии, как и их промежуточные хозяева. Представители родов *Bucephalus*, *Rhipidocotyla*, *Allocreadium* встречаются редко и преимущественно в эстуариях рек. В то же время формы, связанные в своем развитии с *Limnaeidae*, *Viviparidae*, *Bithynidae*, на 5—6-й год существования водохранилища приобрели широкое распространение. Это прежде всего метацеркарии родов *Diplostomum*, *Tetracotyle*, *Cotylurus*. Окончательными хозяевами этих трематод служат водоносающие птицы, чаще чайки, которые образуют значительные колонии на водохранилищах. Зараженность рыб метацеркариями рода *Diplostomum* в Рыбинском водохранилище достигает 70—72.6%, в Горьковском — 84.6—100, в Куйбышевском — 66.6—90, в Волгоградском — 66.6—74.2%. Метацеркарии группы *Tetracotyle* доминируют в фауне паразитов рыб водохранилищ Волги. Особенно много этих гельминтов в Рыбинском

водохранилище у *Acerina cernua* (100%), *Perca fluviatilis* (72.6%), *Esox lucius* (66.6%).

Во всех водохранилищах Волги, когда процесс формирования фауны и флоры был уже завершен, сложился определенный комплекс паразитов рыб, где доминируют лимнофилы: представители цестод (*Trienophorus*, *Ligula*, *Digramma*, *Proteocephalus*, *Caryophylleus*), трематод (*Diplostomum*, *Cotylurus*), нематод (*Camallanus*, *Philometroides*), раков (*Ergasilus*, *Achtheres*).

Паразитофауна рыб водохранилищ неоднородна в различных участках и плесах. В Рыбинском водохранилище наибольшая численность паразитов, разнообразие форм, а также максимальная зараженность рыб приходится на Волжский плес. Самая низкая концентрация паразитов наблюдается в Главном плесе. Данные по распределению паразитов вполне согласуются с материалами по распределению рыб и их кормовых объектов. В водохранилище сформировалась типичная лимнофильная фауна паразитов.

В Горьковском водохранилище четко выделяются два типа паразитофауны — в верхнем и нижнем участках. В верхнем участке наблюдается сочетание реофильных и лимнофильных форм с преобладанием последних. Здесь преобладают формы, характерные для Рыбинского водохранилища: *Myxosporidia*, *Ligula intestinalis*, *Digramma interrupta*, метацеркарии *Diplostomum*, *Tetracotyle*, *Cotylurus*. В нижнем участке доминируют чисто лимнофильные формы — *Caryophyllidae*, *Philometroides*, паразитические *Copepoda*.

В Куйбышевском водохранилище распределение паразитов рыб очень близко к таковому Горьковского. В Волжском плесе фауна паразитов более разнообразна и численность ее больше, чем в Новодевичинском. Там преобладают *Caryophyllidae*.

В Волгоградском водохранилище — водоеме руслового типа, где сохраняется значительная проточность, распределение паразитов относительно равномерно, лишь в заливах концентрируются лигулиды.

Характер зараженности рыб паразитами подтверждает наличие локальных популяций рыб в водоеме (Поддубный, 1971). Это видно в большинстве случаев по личиночным формам, в течение ряда лет находящимся в рыбах. Паразиты служат своего рода естественными метками, по которым можно судить о перемещениях рыб в водоеме. Так, личинки и половозрелые формы *Viscephalus polymorphus* встречаются только в русловой части Шекснинского и Моложского плесов Рыбинского водохранилища. Личинки обнаружены только у синца, а половозрелые формы — у судака. В остальных частях водохранилища паразит практически отсутствует. Это свидетельствует о том, что рыбы Шексны и Мологи не заходят в основную акваторию водохранилища. Аналогичный пример можно привести и для личинок *Diphyllbothrium latum*, которые встречаются главным образом в рыбах Волжского и Шекснинского плесов в связи с наибольшей заселенностью их берегов. В Главном плесе при значительной зараженности рыб водохранилищ *D. latum*, особенно щуки, личинки паразита не обнаружены.

Колебания численности паразитов в водохранилищах в различные годы определяются рядом биотических, абиотических и антропогенных факторов.

Уровенный режим водохранилищ — один из главных факторов, определяющих характер биоценологических отношений в водоеме. С изменением уровня воды изменяются характер течений, распределение высшей водной растительности и гнездовой рыбадных птиц, плотность популяций беспозвоночных и рыб, наблюдается временное перемещение, а иногда и гибель многих гидробионтов. Все это существенным образом сказывается на видовом составе и численности паразитов рыб. Наиболее благоприятные условия для развития паразитов в водохранилищах создаются в годы с низким весенним паводком при оптимальной температуре, необходимой для их развития. Искусственное поднятие уровня водоема весной, а затем постепенное его снижение, временное осушение прибрежной зоны способствуют уничтожению яиц, спор и других покоящихся стадий паразитов.

Видовой состав и численность паразитов находятся в прямой зависимости от амплитуды колебаний уровня воды и скорости течения. С увеличением скорости течения уменьшается число видов и количество паразитов в водоеме.

Температурный режим водоема — важный фактор, определяющий жизнедеятельность гидробионтов. С изменением температуры воды сдвигается прохождение многих стадий и фаз жизненного цикла паразитов. Значительное прогревание водоема ограничивает развитие форм с низким температурным оптимумом. Понижение температуры ниже оптимальной тормозит развитие теплолюбивых форм.

Работы, проведенные на Иваньковском водохранилище в зоне сброса теплых вод Конаковской ГРЭС, обнаружили значительные сдвиги в сроках развития ряда паразитов и заражения рыб (Стрижак, 1973). Повышение температуры вызывает значительное увеличение численности *Ichthyophthirius multifiliis*, *Myxidium rhodei*, *Myxobolus bramae*, *Dactylogyrus nanus*, *D. crucifer*, *D. wunderi*, *D. zandti*. Так, интенсивность заражения плотвы *I. multifiliis* в теплом заливе почти в 6 раз выше, чем в холодном, у леща соответственно почти в 5 раз. В другой группе паразитов (*Myxobolus mülleri*, *M. exiguus*, *Dactylogyrus similis*, *D. falcatus*, *D. auriculatus*, *Ergasilus sieboldi*) с повышением температуры выше 26°, наоборот, отмечается понижение интенсивности заражения. У многих паразитов в зоне теплых вод ускоряются сроки созревания и выхода личинок во внешнюю среду, что изменяет сроки и степень зараженности рыб. Например, цикл развития *Caryophyllaeus laticeps* сдвинут более, чем на два месяца, что приводит к наиболее ранним срокам зараженности рыб в зоне теплых вод. Созревание *Ligula intestinalis* и *Digamma interrupta* до инвазионной стадии под влиянием теплых вод также происходит значительно быстрее. При повышении температуры воды до 26—28° у *Myxobolus mülleri* и *M. exiguus* уменьшается длина спор. В то же время у *Diplostomum paraspathaceum* отмечается увеличение размеров паразитов.

Мутность воды является одним из факторов, ограничивающим численность паразитических ракообразных. Повышенная мутность воды, поглощая свет, лимитирует развитие фитопланктона, которым питаются многие зоопланктеры. Взвешенные частицы оказывают непосредственное влияние на планктонные стадии паразитических ракообразных, засоряя их пищеварительные и фильтративные аппараты.

Высшая водная растительность занимает прибрежье, мелководные участки, заливы водохранилищ. В этих заросших участках водоемов создаются наиболее благоприятные условия для развития паразитов и их контакта с хозяевами — промежуточными и окончательными.

Каскадность расположения водоемов оказывает определенное влияние на формирование фауны паразитов рыб в водохранилищах. В тех случаях, когда выше нового водоема располагается водохранилище, уже закончившее в основном процесс своего становления, формирование фауны во вновь созданном водохранилище значительно ускоряется. Так, например, паразитофауна рыб Горьковского водохранилища находилась под влиянием уже сложившейся фауны паразитов рыб Рыбинского, расположенного выше. В результате многие паразиты, неизвестные ранее для данного участка Волги, уже в первые годы существования водохранилища появились в этом водоеме (*Zschokkella nova*, *Dactylogyrus intermedius*, *D. vastator*, *Eubothrium rugosum*). Широко распространенные в Рыбинском водохранилище *Ligulidae*, *Tetracotyle*, *Diplostomatidae* в Горьковском заняли доминирующее положение уже в первые 3—4 года.

Изучение сезонной динамики паразитофауны рыб Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ позволило установить наличие определенной цикличности в появлении и исчезновении многих видов и групп паразитов.

В результате исследований, проведенных на водохранилищах Волги, было установлено, что фауна паразитов рыб насчитывает 330 видов (см. «Приложение»). По систематическим группам паразиты распределяются следую-

щим образом: *Flagellata* — 18, *Sporozoa* — 8, *Cnidosporidia* — 62, *Ciliata* — 15, *Suctoria* — 1, *Coelenterata* — 1, *Monogenoidea* — 76, *Cestoidea* — 29, *Trematoda* — 59, *Nematoda* — 35, *Acanthocephala* — 7, *Hirudinea* — 5, *Mollusca* — 2, *Crustacea* — 13. Значительное увеличение числа видов по сравнению с таковыми в Волге произошло главным образом за счет описания новых видов *Cnidosporidia* и *Monogenoidea* в последнее десятилетие. Видовой состав паразитов рыб, если не считать новых видов, остался почти таким же, каким он был в Волге до зарегулирования ее стока. Однако произошли существенные изменения в количественном отношении. Значительно сократилась численность реофилов, лимнофилов, наоборот, увеличилась. Во всех водохранилищах Волги четко прослеживается общая тенденция, характерная для многих водохранилищ, — замена реофильной фауны паразитов фауной лимнофильной.



С зоогеографической точки зрения бассейн Волги относится к одной области — Палеарктике. По Л. С. Бергу (1948), он входит целиком в одну Средиземноморскую подобласть и в одну Понто-Каспийско-Аральскую провинцию. По Я. И. Старобогатову (1970), бассейн Волги принадлежит к Европейско-Сибирской подобласти: Нижняя и Средняя Волга к Волго-Уральской провинции, Верхняя — к Балтийской. Поэтому Волгу и водоемы ее бассейна населяет в основном пресноводная палеарктическая фауна с ее различными экологическими группами: реофильной, лимно-(или стагно-)фильной, эфемерной (фауной временных водоемов), амфибийной, фреатической (или подземной).

Однако в состав фауны Волги входят и фаунистические элементы других соседних регионов: немногие арктические виды (из северных провинций) и виды Каспийской области. Это объясняется как существующими в настоящее время связями с соседними регионами, так и геологической историей бассейна Волги, которая раскрывает некоторые особенности фауны, хотя ее значение многие авторы были склонны переоценивать.

#### АРКТИЧЕСКАЯ ФАУНА

Настоящих представителей арктической фауны в Волге чрезвычайно мало. К ним относятся два вида рыб. Это прежде всего белорыбица *Stenodus leucichthys* (Güld.) — подвид нельмы *S. l. nelma* (Pal.), обитающей в северном Полярном бассейне. Белорыбица живет в Каспийском море и поднималась раньше на нерест главным образом в Каму и ее притоки (особенно Белую и Уфу), в небольшом количестве — в Верхнюю Волгу и Оку. Другой вид арктического происхождения — каспийский лосось *Salmo trutta caspius* Kessler, также живущий в Каспии и поднимающийся на нерест высоко в реки, в том числе и в Волгу. Раньше он доходил до Казани и в небольшом количестве проникал в Оку и Каму и в ее притоки. Едва ли можно сомневаться в том, что эти рыбы проникли в Каспий из северных морей через Волгу в то время, когда между бассейнами Волги и рек Белого и Балтийского морей существовала прямая связь и на месте верховьев Волги находилось Молого-Шекснинское озеро (Behning, 1928; Мордухай-Болтовской, 1960). Таким путем проникли в Каспийское море, очевидно, и другие обитающие в нем арктические элементы — тюлень *Phoca hispida caspia* и группа ракообразных: копепода *Limnocalanus grimaldi*, амфиподы *Gammaracanthus loricatus caspius*, *Pseudalibrotus platyceras*, *P. caspius*, *Popno-*

*poreia affinis microphthalma*, мизиды *Mysis caspia*, *M. amblyops*, *M. macrolepis*, *M. microphthalma*, изопода *Mesidothea entomon glacialis*. Все эти виды, очень близкие к ныне обитающим в северных морях (полярных, Белом, Балтийском) или составляющие их подвиды, живут в Каспийском море в условиях низких температур на глубинах 50—100 м и больше, сохраняя таким образом экологические черты своих прародителей. Они не могли, конечно, сохраниться в Волге после того, как талые ледниковые воды сошли и она превратилась в реку с полностью прогреваемой толщей воды. Только проходные рыбы, белорыбица и лосось, периодически ежегодно возвращаются в Волгу для размножения. Свидетельством того, что верховья Волги были некогда связаны с бассейном Белого моря, по мнению Л. С. Берга (1948), может служить сибирская ряпушка, обитающая в Белом озере.

Исходные (или близкие к ним) формы арктических ракообразных, обитающих в Каспии, живут во многих озерах северо-запада европейской части СССР, где они считаются ледниково-морскими реликтами. Из них два вида обитают также в оз. Селигер, относящемся к району истоков Волги. Это амфипода *Pallasea quadrispinosa* G. Sars и мизиды *Mysis oculata relicta* Loven (Бенинг, 1924; Дексбах, 1936).

## ПРЕСНОВОДНАЯ ФАУНА

Среди пресноводной фауны Палеарктики есть виды, живущие в ее северных частях и отсутствующие или редко встречающиеся на юге; кроме того, существуют южные теплолюбивые виды, не наблюдающиеся на севере. Естественно, что при большом широтном протяжении Волги ее пресноводная фауна разнообразна. В Верхней и отчасти в Средней Волге, как и в Каме, есть северные элементы в планктоне, бентосе и среди рыб.

Из рыб к ним относятся некоторые пресноводные лососевые и сиговые: таймень *Hucho taimen* (Pal.), живший в Каме и ее притоках, ряпушка европейская *Coregonus albula* L., обитающая в озерах верховьев Волги (а ее подвид *C. a. pereslavicus* Bor. в Переславском озере), белозерский подвид ряпушки сибирской *C. sardinella vessicus* Drjag. — в Белом озере, снеток или пресноводная форма корюшки *Osmerus eperlanus spirinchus* Pal. — в озерах Белом и Селигер. Северным по происхождению видом можно считать и налима *Lota lota* L., размножающегося зимой и живущего преимущественно на севере, хотя встречающегося в небольшом количестве и на юге.

Из беспозвоночных к северным формам относятся из бентических видов кладоцера *Plyocryptus acutifrons*, клещ *Halacarus alpinus*, ручейники *Hydropsyche instabilis*, *Apatania*, некоторые хирономиды, поденки *Heptagenia*, *Ecdyonurus*, клоп *Aphelocheirus*, моллюск *Ancylus fluviatilis* и другие; из планктонных форм — коловратки *Conochilus unicornis*, *Notholca longispina*, *N. striata*, *N. acuminata* и кладоцеры *Daphnia cristata*, несколько видов босмин из подрода *Eubosmina*, *Limnosida*, *Bythotrephes*, копеподы *Heteroscope appendiculata*, *Eurytemora lacustris* и некоторые др.

С мощным потоком Волги многие не только планктонные, но и мелкие или подвижные бентические виды постоянно сносились вниз по течению к югу, и таким образом некоторые северные формы оказывались в несвойственных им южных широтах. Так, *Limnosida frontosa* неоднократно встречалась в районе Саратова (Behning, 1928), а *Bythotrephes* даже был найден в дельте Волги (Чугунов, 1922). Моллюск *Ancylus fluviatilis* наблюдался у Камышина, клоп *Aphelocheirus* — в Нижней Волге (Бенинг, 1924). Волга была важным путем распространения на юг северных форм. Однако лишь немногие из них прижились на юге и входили в постоянный состав фауны; большинство из них, не прижившись в новых условиях, исчезало.

Волга была также путем, по которому могло идти и в какой-то мере шло распространение к северу южных видов. Так, в Средней Волге были найдены субтропическая коловратка *Brachionus forficula* и южная гарпакти-

когда *Ectinosoma abrau*, а многие южные виды (например, *Daphnia lumholtzi*) встречались в дельте Волги (Behning, 1928).

После реконструкции Волги возможности распространения северных форм на юг улучшились. В крупных водохранилищах с замедленным течением образовались обширные массы воды с термической стратификацией; в них возникли гиполимнионы с постоянно пониженными температурами, облегчившими выживание северных форм. В течение первых лет после образования Куйбышевского водохранилища его зоопланктон обогащался несколькими видами пелагических ракообразных, характерными для северных озер и занявшими уже прочное место в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Насчитывается в общей сложности 12 видов этих «северных вселенцев»: копеподы *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Eurytemora lacustris*, *Cyclops kolensis*, клadoцеры *Limnosida frontosa*, *Daphnia cristata*, *Bythotrephes longimanus*, пять форм босмин подрода *Eubosmina*, рассматриваемых иногда как самостоятельные виды — *B. coregoni*, *B. longispina*, *B. kessleri*, *B. obtusirostris*, *B. crassicornis*. Из них 10 видов прочно вошли в состав зоопланктона Куйбышевского водохранилища, два (*Eurytemora lacustris*, *Bosmina crassicornis*) появляются временами. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах вполне акклиматизировались только 6 видов (*Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis*, *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina*, *B. coregoni*, *Bythotrephes*). Большинство этих «северных вселенцев» нуждаются не столько в низких температурах, как в условиях озерной пелагиали. Несомненно холодолюбивы и держатся летом в гиполимнионе лишь *Heterocope appendiculata*, *Daphnia cristata*, *Bosmina longispina* (Дзюбан, 1962; Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976).

Вместе с озерными ракообразными распространились и некоторые северные сиговые рыбы-планктофаги — снеток и белозерская ряпушка. Они размножились в Рыбинском водохранилище, причем снеток не только стал массовой (промысловой) рыбой, но его жизненный цикл удлинился (от 2 до 5—6 лет), став таким же, как у корюшки (Иванова и др., 1969). В дальнейшем эти два вида проникли в Горьковское, а потом и в Куйбышевское водохранилище, которое заселили вплоть до плотины. Снеток иногда встречается и в Саратовском водохранилище (Шаронов, 1971; Володин и др., 1974).

Судьба арктических проходных рыб после реконструкции Волги оказалась иной. Большинство нерестилищ белорыбицы и лосося в водохранилищах было заилено или сильно загрязнено, а пути их нерестовых миграций преграждены плотинами. В настоящее время количество этих рыб во много раз уменьшилось, они локализуются в основном лишь ниже Волгоградской плотины. Некоторое количество их в Куйбышевском водохранилище поддерживается искусственным разведением.

## КАСПИЙСКАЯ ФАУНА

Каспийская фауна в Волге и ее притоках представлена несколькими десятками видов беспозвоночных и рыб, относящихся к автохтонному каспийскому комплексу. Эта группа чрезвычайно характерна для Волги и других крупных рек Понтокаспийского бассейна и придает им особый зоогеографический облик, резко отличающий их от рек других бассейнов.

Все живущие в бассейне Волги каспийские виды обитают в Каспийском море и обладают значительной эвригалинностью (выносят колебания солености от 0.3—0.4 до 12—13‰ при каспийском составе солей). Вместе с тем все или почти все эти виды в большей или меньшей степени оксифильны. Поэтому в реках они оказываются реофилами, живущими в основном в русле, в незначительной степени заходя в рукава и затоны и отсутствуя в поймен-

ных водоемах. На пойме каспийские элементы появлялись только в половодье и в дальнейшем, в меженное время, исчезали.

До начала строительства водохранилищ каспийская фауна была распространена по всему течению Нижней и Средней Волги, частично заходила и в Верхнюю. Но число каспийских видов, а также их численность и встречаемость были наибольшими в низовьях, вверх по реке постепенно уменьшалось.

Наличие каспийской фауны в Волге, как и в других крупных реках Понтокаспия, представляет собой интересное явление. Предметом оживленной дискуссии был вопрос о природе каспийских элементов в реках Понтокаспия. Одни авторы считали каспийские виды в Волге, по крайней мере ниже Камы, реликтами плиоценовых (Акчагыльской) или нижнечетвертичных (Бакинской) трансгрессий Каспия (Бенинг, 1924; Державин, 1939). С точки зрения других (Беклемисhev, 1923; Бирштейн, 1935; Мордухай-Болтовской, 1960), даже если бы каспийские виды после отступления моря остались в реке, они никак не могли бы удержаться в ней в эпоху таяния ледников, когда Волга и другие реки превратились в бурные потоки, насыщенные взвешенными наносами. Очевидно, эти виды вселились в нее позднее, но иммиграция каспийской фауны в Волгу могла начаться только после того, как основная масса талых вод сошла, скорости течения уменьшились и началось отступление моря. Приняв такую точку зрения, необходимо признать, что реликтовую природу могут иметь только те каспийские виды, которые встречаются ниже Саратова, т. е. на границе послеледниковой Хвалынской трансгрессии. Таких реликтов находили в оз. Челкар, находящемся внутри границ этой трансгрессии, в 400 км от Каспия (Behning, 1928; Мордухай-Болтовской, 1960).

Однако в реке сохранение каких-либо видов возможно только при наличии способности противостоять сносу или при наличии глубоких, не промываемых паводками ям или подпорных участков в районе впадения крупных притоков. Такие участки есть в Дунае и Днестре сразу ниже порогов и в Дону у впадения Сев. Донца, где действительно сохраняются некоторые каспийские реликты, не способные распространяться против течения. Но в Волге ниже Саратова, где нет порогов и крупных притоков, таких участков, видимо, не было.

Возможность сохранения реликтов — остатков морских трансгрессий — становится больше в собственно низовьях Волги, каковыми можно считать участок реки ниже Волгограда (в 576 км от устья), где отделяется рукав Ахтуба и ряд мелких «воложек» и рукавов. Приблизительно до этого района, по мнению некоторых геологов, доходил залив Каспийского моря во время Ново-Каспийской трансгрессии. Именно в этом районе и ниже, особенно в дельте Волги, где скорости течения значительно понижены (не более 0.2 м/с), появляется большое количество каспийских видов, отсутствующих выше и явно не способных распространяться вверх по течению. Строго говоря, реликтовые популяции многих видов и должны образовываться на наших глазах в процессе непрерывно идущего нарастания дельты в сторону моря.

Итак, все каспийские виды, обитающие в Волге выше ее низовьев, представляют собой несомненно иммигрантов, проникших в реку и расселившихся по ней в течение нескольких последних тысячелетий. По дальности распространения среди них можно различить несколько групп.

I. Виды, проникшие в Верхнюю Волгу: моллюск *Dreissena polymorpha* Pall., узкопалый речной рак *Astacus leptodactylus* Esch., мизиды *Paramysis illskii* Czern. = *Metamysis trauchi* G. Sars (рис. 91). Последняя была обнаружена Третьяковым еще в 1908 г. между городом Мышкином и устьем Мологи, т. е. в нижних частях Верхней Волги (в 2935 км от моря). Нет указаний на нахождение ее в вышележащих участках, но по главным протокам Волги она найдена еще дальше от моря: в Каме в 3023 км (у Соликамска), в Оке в 3175 км (выше Рязани).

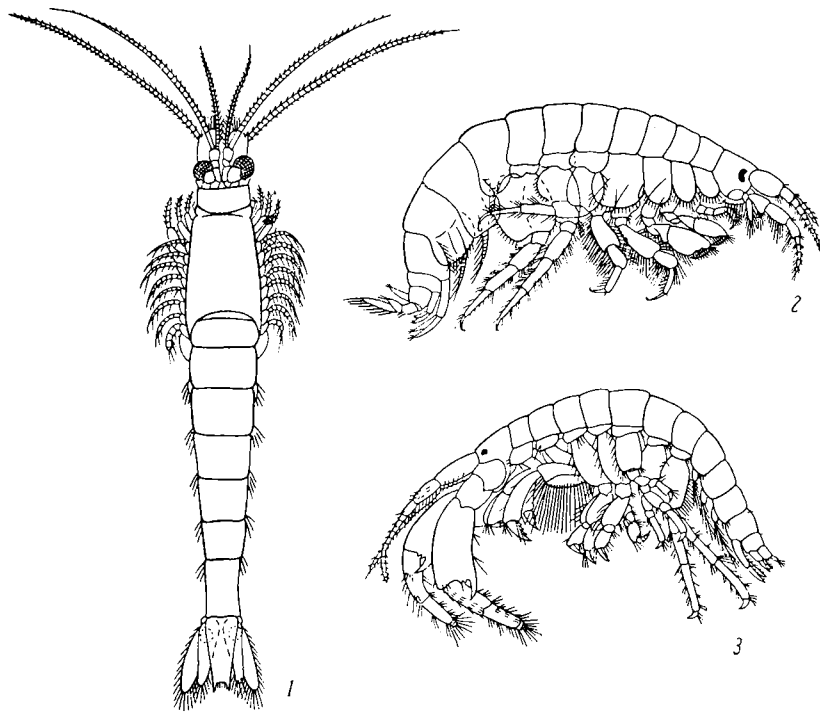


Рис. 91. Каспийские ракообразные, распространившиеся до Верхней Волги.

1 — мизиды *Paramysis ullshyi* Czern., 2 — амфипода *Pontogammarus sarsi* Sow., 3 — амфипода *Corophium curvispinum* G. Sars.

Дрейссена и речной рак, как известно, давно распространились за пределы бассейна Каспийского моря и всего Понтокаспия — проникли в бассейн Сев. Двины и Балтийского моря.<sup>1</sup>

Очевидно, к этой же группе следует относить три вида амфипод, найденных в верхних частях Средней Волги: гаммариды *Pontogammarus sarsi* Sow. (между Ярославлем и Рыбинском, около 2830 км от моря), *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.) и корофийда *Corophium curvispinum* G. Sars (оба до района Ярославля, 2780 км от моря) (рис. 91). По Оке эти виды распространились дальше: дикерогаммар и корофий почти до Калуги (3250 км от моря), понтогаммар Сарса, как и парамизис, до Рязани. В Каме корофий доходил до района Перми (2750 км), а гаммариды тоже проникли далее, чем на 3100 км от моря, в ее приток Вишеру (Громов, 1971). Перечисленные шесть видов беспозвоночных можно считать «передовыми иммигрантами», которые продвинулись вверх по течению дальше всех других, преодолев расстояние около 3 тыс. км (или несколько меньше, если считать, что они начали иммиграцию из областей трансгрессии). Четыре из них — подвижные сравнительно крупные (длиной 1.5—3 см, рак 15 см и более) ракообразные: псаммофилы, зарывающиеся в песок (парамизис, понтогаммар Сарса), или эвритоппные преимущественно литофильные (рак, дикерогаммар).<sup>2</sup> Корофий и дрейссена поселяются на плотных субстратах, в том числе на корпусах судов, и рас-

<sup>1</sup> В бассейн Балтийского моря проникли еще каспийские бокоплавы *Chaetogammarus ischnus* Steb. и *Corophium curvispinum* G. Sars, но, по всей видимости, через притоки Днепра (Мордухай-Болтовской, 1960).

<sup>2</sup> Интересно, что везде в русле Волги, где обитали каспийские гаммариды, совершенно отсутствовали обычные для рек и озер пресноводные *Gammarus (Rivulogammarus) pulex* и *G. lacustris*, встречавшиеся лишь в пойменных водоемах. Это наблюдается и в других реках Понтокаспия; очевидно, каспийские иммигранты вытесняют пресноводных аборигенов (Бенинг, 1924; Мордухай-Болтовской, 1960).

пространялись несомненно пассивно с помощью судоходства, первые же четыре — очевидно, активно по песчаной медиали или у берегов, где течение ослаблено.

Кроме этих беспозвоночных в Верхней Волге из каспийских рыб жила стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.), иногда заходили во время своих нерестовых миграций осетр (*A. güldenstädti* Brandt) и белуга (*Huso huso* L.), в очень редких случаях и севрюга (*A. stellatus* Pal.) (Берг, 1948). Стерлядь проникла в бассейн Белого моря и рек Сибири и, вероятно, вместе с нею — паразит ее икринок *Polypodium hydriforme* Us.

II. Виды каспийских раков, проникших в Среднюю Волгу или Каму: псаммофильные *Stenogammarus macrurus* G. Sars, доходившие до устья р. Суры (2183 км от моря) и *Pontogammarus abbreviatus* G. Sars — по Волге до Казани (1935 км). Последний поднимался по Каме до Перми. В Оке эти виды не найдены. Немного не доходили до границы Средней Волги гаммариды *Chaetogammarus ischnus* Steb., *P. obesus* G. Sars и изопода *Jaera sarsi* Valk. (рис. 92), найденные выше Ульяновска (Жадин, 1948; Ляхов, 1958). Эти три вида литофилы, а *P. obesus* нередок и в обрастаниях. В Средней Волге и Каме обитал также другой вид корофид — *C. sowinskyi* Mart., которого ранее не отличали от *C. curvispinum*. Живет преимущественно на плотных грунтах на дне, но не в обрастаниях (Мордухай-Болтовской, 1947); очевидно, именно этот вид, а не *C. curvispinum* образовывал массовые скопления домиков «корофийный грунт» на дне Нижней Оки (Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941).

Кроме беспозвоночных в Среднюю Волгу заходили проходные сельди: черноспинка *Alosa kessleri* (Gr.), поднимавшаяся высоко в Оку (до Калуги) и Каму (до Перми), волжская сельдь *A. k. volgensis* (Berg.), единично и каспийский пузанок *A. caspia caspia* (Eichw.), доходивший иногда до Ярославля.

III. Сюда можно отнести тех беспозвоночных, которые встречались не выше района Саратова: гаммариды *Stenogammarus compressus* G. Sars, *Pandorites platycheir* G. Sars, *Niphargoides compactus* G. Sars, *Iphigenella acanthopoda* Grimm и планктонная копепода *Heterocope caspia* G. Sars. Очевидно, это тоже иммигранты; первые три вида — псаммофиллы, *Iphigenella* распространялась вместе с речным раком, на котором живет как «квартирант». Планктонная *Heterocope*, встречающаяся в основном в рукавах и затонах, видимо, распространилась вверх по течению при помощи рыб, в кишечниках которых ее покоящиеся яйца не перевариваются. Есть указания на то, что в районе Саратова обитала и гаммариды *Stenogammarus minutus* (Steb.) (Константинов, 1953). Таким образом, общее число каспийских беспозвоночных, живших в Волге под Саратовом, т. е. приблизительно в 1000 км от моря, составляло 17—18 видов.

IV. Сюда относятся остальные каспийские виды, не поднимавшиеся выше Волгограда: все кумовые, мизиды (кроме *Paramysis ullskyi*), многие гаммариды, корофииды, моллюски-кардииды, полихеты, бычки (рис. 92). Из них некоторые были распространены в районе Волгограда: *Pontogammarus robustoides* (G. Sars) (Дремкова, Мирошниченко, 1962), *P. crassus* (G. Sars) (Белявская, Вьюшкова, 1970). Мизиды *Paramysis baeri* (Czern.) и *P. lacustris* (Czern.) распространились тоже довольно далеко, на 300—400 км от моря. Эти виды с большей вероятностью могут считаться иммигрантами. Остальные поднимаются только немного выше дельты или не выходят за ее пределы и, вероятно, могут рассматриваться как реликты последних трансгрессий Каспия. Почти все виды этой группы псаммопелофильные, обитающие или находящиеся оптимум на илисто-песчаных грунтах, образующихся при незначительном течении. Такие условия наиболее характерны для дельты, где каспийских форм больше всего по числу видов и обилию, и они часто преобладают в биоценозах. Общее количество каспийских видов, обитающих в дельте Волги, не менее 60 из беспозвоночных и около 20 из рыб.

Такова была картина распространения каспийской фауны по Волге до ее реконструкции (рис. 93). Несомненно, распространение каспийских

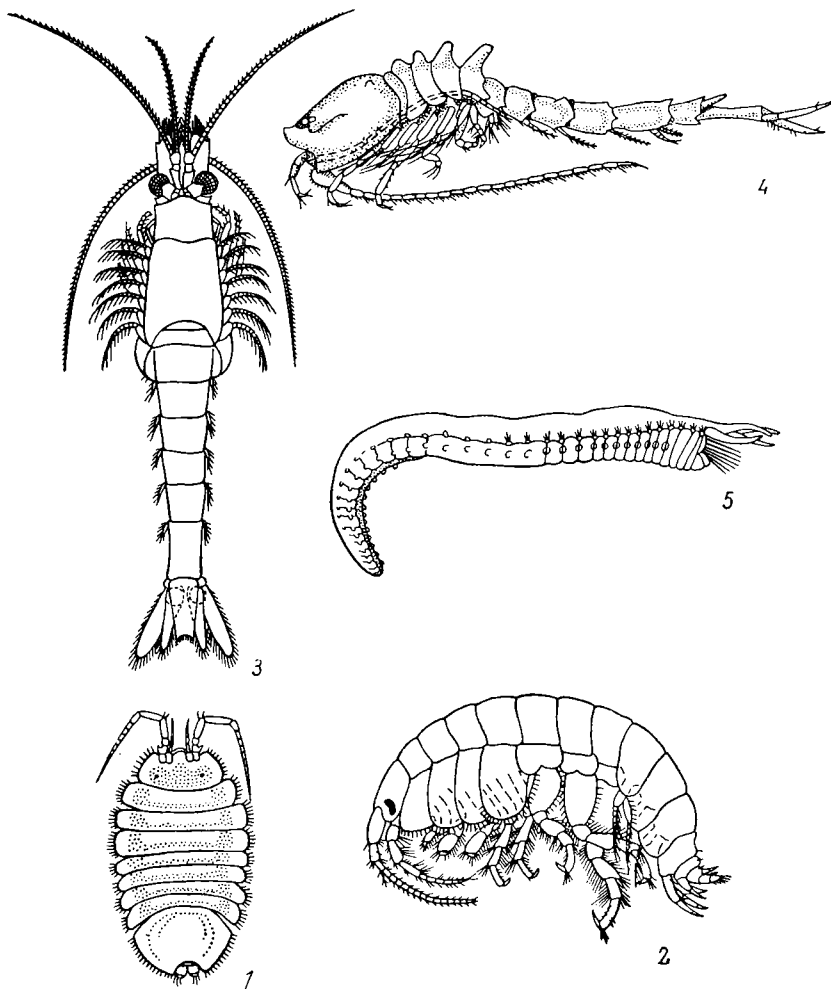


Рис. 92. Некоторые каспийские виды из Средней и Нижней Волги.

1 — изопода *Jaera sarsi* (Valk.), 2 — амфипода *Pontogammarus obesus* (G. Sars), 3 — мизиды *Parameysis lacustris* Czern, 4 — кумовая *Pterocuma sowinskyi* G. Sars, 5 — полихета *Hypania invalida* Gr.

видов вверх по Волге, начавшееся после прекращения интенсивной эрозионной деятельности талых вод ледников, еще не закончилось.

Из беспозвоночных дальше всего проникли сравнительно крупные псаммофильные и прибрежные формы, а также 2—3 вида, живущие в обрастаниях и пассивно расселенные судами. За ними, растянувшись на сотни километров по Средней и Нижней Волге, следовали более мелкие формы из тех же экологических групп, постепенно поднимавшиеся вверх по реке. Ниже по течению возрастало и число видов, и численность популяций. Большая группа видов, не обладавших способностью расселяться против течения, оставалась в низовьях, особенно в дельте. Их ареалы медленно передвигались вниз вместе с нарастанием морского края дельты, повышением проточности и размывом илистых отложений у ее верхней кромки.

Антропогенные воздействия, начавшиеся еще давно, но резко усилившиеся в 50—60-х годах, вызывали сильные нарушения в этой более или менее стройной системе, сложившейся за тысячелетия. Органические бытовые загрязнения ухудшают кислородный режим, промышленные сбросы создают накопления в водоеме токсических веществ, образование водохранилищ на большом протяжении реки уменьшает проточность и вызывает заиление дна. Вследствие этого более требовательные к кислородному ре-

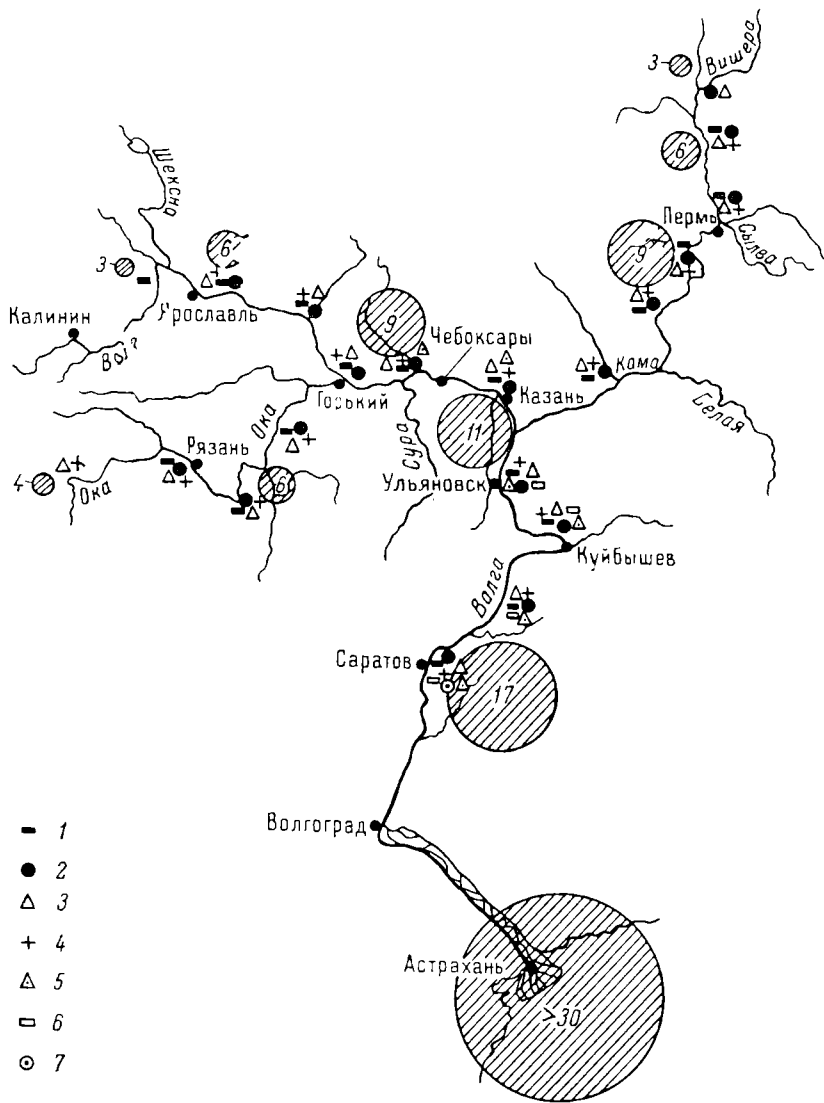


Рис. 93. Распространение некоторых видов каспийских перакарид по бассейну Волги до начала гидротехнической реконструкции. (Площадь кружков пропорциональна числу видов).

1 — *Paramysis ullskiyi* Czern., 2 — *Pontogammarus sarsi* Sow., 3 — *Diheterogammarus haemobaphes*, 4 — *Corophium curvispinum* G. Sars., 5 — *Stenogammarus macrurus* (вероятно, *St. dzjubani*), 6 — *Pontogammarus obesus* (G. Sars.), 7 — *Jaera sarsi* (Valk.).

жиму и чувствительные к загрязнению виды уменьшаются в количестве или исчезают, реофильные лито- и псаммофильные формы от заиления погибают, сохраняясь лишь в еще незарегулированных участках реки или в верховьях водохранилищ. В результате к концу 60-х—началу 70-х годов распространение каспийской фауны выглядело следующим образом.

Группа «передовых иммигрантов» в Верхней Волге и верхней части Средней исчезла почти полностью; остались только дрейссена и кое-где редко встречающийся рак. Парамизис, понтогаммар, дикерогаммар и корофий пропали не только на заиленном русле в водохранилищах, но и на сохранившихся между Рыбинском и Костромой участках песчаного и каменистого дна и в обрастаниях, очевидно, под влиянием усилившегося загрязнения реки. По этим же причинам в Оке уже в 1959 г. почти исчез пара-



мизис, на большей части реки выпал корофий, сохранившись лишь в обособленных ареалах в верхнем течении и низовьях. Ареалы понтогаммара и дикерогаммара сильно сократились (Жадин, 1964).

Сильное влияние оказало загрязнение, особенно промышленное, на бентос р. Камы. Здесь еще в конце 30-х годов началось загрязнение реки сбросами целлюлозно-бумажных комбинатов, вызвавшее постоянный дефицит кислорода и постепенное исчезновение реофильных беспозвоночных на сотни километров ниже по течению. На большей части реки выпали парамизис и все каспийские амфиподы.

В настоящее время некоторые из амфипод сохранились лишь в обособленных очагах: *Dikerogammarus* и *Pontogammarus sarsi* в р. Вишере и в низовьях Камы ниже Воткинского водохранилища. Кроме того, дикерогаммар, корофий и дрейссена живут в незагрязненном Сылвенском заливе Камского водохранилища (Громов, 1958, 1971). На незарегулированном участке Волги между Горьким и Чебоксарами еще встречаются понтогаммар *Carpa*, дикерогаммар и парамизис. Последние два вида распространены, как *P. obesus* и *St. dzjubani*, по Куйбышевскому водохранилищу, особенно в верховьях Волжского и Камского плесов и на илисто-песчаных мелководьях. В Саратовском водохранилище к ним присоединяется *Chaetogammarus ischnus*, в Волгоградском — *Pandorites platycheir*, *Pontogammarus crassus*, *P. robustoides*, *St. minutus*, *St. compressus*, локализуясь преимущественно на незаиленных грунтах (Дремкова, Мирошниченко, 1962; Белявская, Вьюшкова, 1970). Из ихтиофауны Верхней и Средней Волги исчезли все сельди, проходные осетровые, а также виды арктического происхождения — лосось и белорыбица (Шаронов, 1971). Каспийская фауна в низовьях Волги осталась примерно в том же составе, что и раньше.

Одновременно с вымиранием одних каспийских видов под влиянием изменившихся условий обитания продолжал идти начавшийся еще тысячулетия назад процесс распространения вверх по Волге тех видов, которые могли противостоять перемене условий. Уменьшение или прекращение течения само по себе облегчало продвижение организмов вверх по Волге. Прежде всего чрезвычайно широко расселилась и в большом количестве размножилась *Dreissena polymorpha*. На развитии дрейссены благоприятно сказалось уменьшение скорости течения, сносившего ее пелагических личинок (велигеров), и количества минеральных взвесей, ухудшавших условия питания ее в реке. Поселяясь на плотных субстратах (затопленные деревья, камни, гидротехнические сооружения), дрейссена в массе заселила все водохранилища Нижней и Средней Волги, включая Горьковское. В Рыбинском она долгое время встречалась единично, но с 1958 г. сильно размножилась и здесь. В Ивановском водохранилище дрейссены очень мало; здесь она развивается преимущественно в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС.

Некоторые виды каспийских ракообразных, продолжая расселяться, были найдены значительно выше по течению, чем ранее. Мизиды *Paramysis ullskyi* обнаружена в 1955—1958 гг. в Шексне в 78 км выше Рыбинского водохранилища и в 3080 км от моря, т. е. за 40 лет она поднялась вверх по этой реке на 145 км (раньше сюда не заходила). В Шексне образовался обособленный ареал «островок», так как в водохранилище, а теперь и в Волге (выше и ниже его) парамизис отсутствует. Гаммариды *Pontogammarus obesus*, ранее не доходившая до Камы, в начале 60-х годов была найдена в Горьковском водохранилище у Юрьевца, т. е. на 800 км выше, а по Каме поднялась до устья р. Белой.

Изопода *Jaera sarsi*, ранее встречавшаяся ниже Казани, тоже дошла по Каме до устья р. Белой (Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1973). Брюхоногий моллюск *Theodoxus pallasi* Lind., живший только в низовьях, был найден между Волгоградом и Саратовом (Кирпиченко, Ляхов, 1963). Возможно, что распространению трех последних видов способствовали усиление судоходства и уменьшение течения в прибрежной зоне.

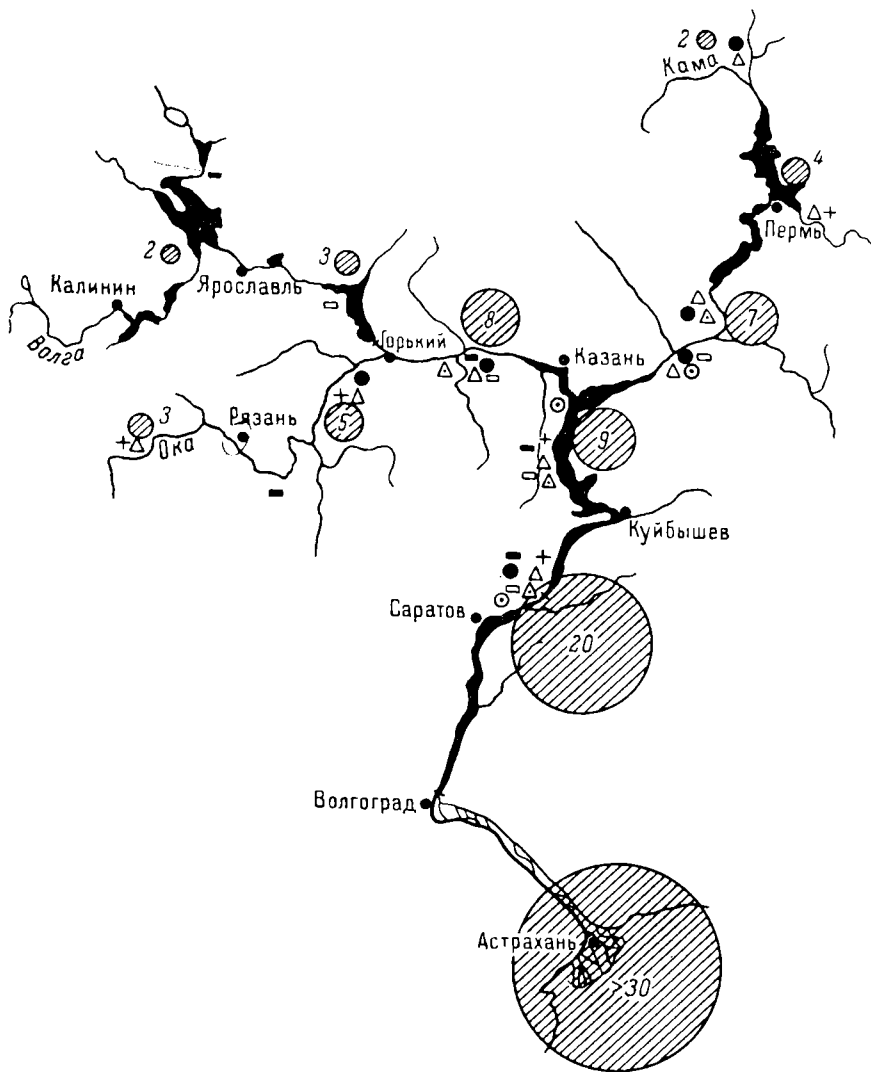


Рис. 94. Распространение некоторых видов каспийских перакарид по бассейну Волги после ее реконструкции.

Обозначения те же, что на рис. 93.

Псаммофильный стеногаммар, определявшийся ранее как *St. macrurus* и встречавшийся в Волге до устья Суры, по всей видимости, относится к другому, недавно описанному (Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972), виду *St. dzjubani* M.-Volt. et Ljach., очень многочисленному на песках прибрежной зоны Куйбышевского водохранилища. Он распространился по Волге до Козьмодемьянска, т. е. несколько выше по течению, а по Каме отступил до устья р. Белой. Значительно продвинулись также вверх по Волге жившие ранее только в дельте и в низовьях (Бенинг, 1924) гаммариды *Pontogammarus robustoides* (G. Sars), найденный у Волгограда, *P. crassus* (G. Sars) и *St. diminutus* (Steb.), обнаруженные между Волгоградом и Саратовом (Дремкова, Мирошниченко, 1962; Белявская, Вьюшкова, 1970). Распространение каспийских донных беспозвоночных после реконструкции Волги показано на рис. 94.

Другие антропогенные воздействия могут вновь сократить ареал. Так, парамизис в Шексне теперь исчез, вероятно, под влиянием огромных масс минеральных взвесей во время перестройки Волго-Балтийского водного пути.

В последние годы наблюдалось распространение вверх по Волге и некоторых планктонных каспийских форм. Копепода *Heteroscope*, найденная ранее под Саратовом, распространилась по всему Куйбышевскому водохранилищу вплоть до низовьев Камы (Дзюбан, 1962). Другая копепода *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch. широко распространяющаяся в Понтокаспии и встречающаяся в низовьях рек, а в 1967 г. также появилась в Волгоградском водохранилище (Вьюшкова, Гурова, 1968). В этом водохранилище в том же году обнаружена каспийская полифемовдея (подонида) *Cornigerius maeoticus* Renko. Здесь же появилась понтоазовская цветная монодакна (*Hypanis colorata* Eichw.), расселившаяся по водохранилищу до устья р. Еруслан и заселившая дельту (Воробьев, Пирогов, 1969). В дельте был найден брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* Pfeif. (Пирогов, 1972). Последние три вида имеют азовское происхождение и проникли, очевидно, каким-то образом через Волго-Донской канал.

Размножение планктонных форм и их расселение в пределах водохранилищ становятся возможным благодаря озерным условиям в них, проникновение же организмов в лежащие выше по течению водоемы происходило, очевидно, пассивно: в виде латентных яиц в кишечнике рыб и птиц, с балластной водой судов, вместе с перевезившимися в волжские водохранилища объектами акклиматизации. Для каспийских полифемовдей можно ожидать распространения в вышележащие волжские водохранилища (особенно Куйбышевское), как это наблюдалось в днепровских (Мордухай-Болтовской, Галинский, 1974).

В водохранилищах Волги в последние годы появились и некоторые виды рыб, ранее не заходившие выше низовий. Особенно далеко распространилась тюлька *Clupeonella delicatula caspia* (точнее ее пресноводная морфа или так называемая «чархальская селедочка» — *m. tscharchalensis*), ранее доходившая до района Саратова, а в 1963—1966 гг. заселившая в массе все Куйбышевское водохранилище и Волгу до устья Суры, а Каму до Воткинского (Шаронов, 1971; Пушкин, 1975). В 1968 г. в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища появился каспийский бычок *Neogobius melanostomus affinis* (Eichw.), а в 1970 г. несколько выше (у Ундор) — бычок-пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage) (Гавлена, 1970, 1973). Ранее бычки обитали только в низовьях Волги, не заходя выше Астрахани, и только *N. melanostomus* достигал Саратова. В это же водохранилище проникла (до Ульяновска) черноморская игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* Eichw. (но не та форма этого вида, которая живет в Каспии).

Ранее предполагалось, что в районе тепловых станций, образующих зону подогрева в Ивановском и Горьковском водохранилищах, появятся новые теплолюбивые виды организмов, однако этого не произошло. В зонах подогрева наблюдается только изменение в соотношении форм: из имевшегося ранее состава увеличилась роль эвритермных организмов (Мордухай-Болтовской, 1972).

## АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Акклиматизационные мероприятия, широко проводившиеся в волжских водохранилищах с целью улучшения кормовой для рыб базы, к настоящему времени дали сравнительно скромные результаты. Особенно интенсивно проводились работы по вселению каспийских беспозвоночных в Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское и Волгоградское водохранилища. С 1957—1958 гг. неоднократно выпускались 3—4 вида мизид, перевезенных из дельты Дона, Северного Каспия и Каунасского водохранилища (сюда они были привезены из дельты Дона и развились в массе); в Куйбышевское и Волгоградское также полихеты *Ampharetidae* (*Hypania*, *Hypaniola*), в Куйбышевское, кроме того, двустворчатый моллюск монодакна (*Hypanis colorata*) (Иоффе, 1968, 1973; Егерева, 1970). Однако из всех этих форм успешно акклиматизировались только мизиды *Paramysis intermedia* (Czern.) и *P. lacustris*

(Czern). В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах прижилась только *P. intermedia*, заселившая весь водоем, кроме Камского плеса; в Волгоградском акклиматизировались оба вида, а также *P. baeri* Czern. (Бородич, 1976). Таким образом, распространение этих мизид было искусственно значительно продвинуто вверх по реке, однако в вышележащих водохранилищах, расположенных севернее, они не прижились. Каспийская фауна вообще легче распространяется на запад и на юг, чем на север.

Монодакна не прижилась в Куйбышевском водохранилище, куда она выпускалась в течение 3 лет; она сама вселилась в Волгоградское, а затем и в Саратовское водохранилище и в низовья Волги. В Рыбинское водохранилище переселялась дальневосточная креветка *Palaemon modestus*, которая, несмотря на повторное вселение (в 1957 и 1959 гг.), здесь не прижилась. В Горьковское водохранилище были выпущены в 1962—1964 гг. байкальские гаммариды *Micrurus possolskyi* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* (Steb.) (Июффе, 1968), но прижился главным образом *Gmelinoides*, в массе распространившийся по озерной и отчасти речной части водохранилища, причем, видимо, вытеснивший проникшего сюда ранее каспийского *Pontogammarus obesus* (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). Вместе с объектами акклиматизации часто случайно перевозились и другие виды, которые могли прижиться в новом водоеме. Так, появление в водохранилищах *Cornigerius* и иглы-рыбы представляет собой, по всей видимости, акклиматизацию случайно захваченных видов.

По данным Н. Д. Бородич (1975), в самое последнее время в Саратовском водохранилище появились три каспийские формы: гаммариды *Dikerogammarus caspius* (Pal.), мизиды *Limnomysis benedeni* Czern. и кумовое *Pterocuma sowinskyi* (G. Sars). Эти виды, известные до сих пор только из дельты, по мнению автора, также случайно попали из Северного Каспия вместе с мизидами, завезенными в район Сызрани.

Запланировано вселение в волжские водохранилища нескольких видов каспийских высших ракообразных. Независимо от этого в дальнейшем можно предполагать появление в водохранилищах еще некоторых планктонных каспийских полифемоидей (возможно, и бычков), а также продвижение появившихся в Волгоградском водохранилище форм в вышележащие. Однако ареалы бентических каспийских видов должны сократиться вследствие образования Чебоксарского водохранилища. Сохранение каспийских видов в тех водохранилищах, где они еще остались, будет зависеть от степени бытового и промышленного загрязнения. Каспийские ракообразные могут считаться чувствительными индикаторами загрязнения водоемов.

Кроме беспозвоночных в волжских водохранилищах производились многочисленные мероприятия по акклиматизации новых видов рыб. В настоящее время из всех видов, вселенных в водохранилища, прижились и прочно вошли в состав ихтиофауны, хотя и не стали пока массовыми, т. е. промысловыми, следующие. Нельма кубенская *Stenodus leucichthys nelma* (Pal.) вселена из Кубенского озера в Рыбинское водохранилище; пелядь *Coregonus peled* (Gmel.), чудской сиг *C. lavaretus maraenoides* Pal., рипус *C. albula ladogensis* Pravd. — в Рыбинское и Горьковское. Все это северные озерные виды, перевезенные из озер севера и северо-запада европейской части СССР. Из восточных форм в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах живут амур белый — *Ctenopharyngodon idella* Val., амур черный — *Mylopharyngodon piceus* (Rich.), толстолоб — *Hypophthalmichthys molitrix* Val. и толстолобик пестрый — *Aristichthys nobilis* Rich.

Однако настоящей акклиматизации не произошло, так как эти виды рыб в водохранилищах не размножаются, а их молодь разводится в специальных водоемах и выпускается в водохранилища «ша пагул». В небольшом количестве в Рыбинском и Горьковском водохранилищах прижился южный вид сазана — *Cyprinus carpio* L. (Яковлева и др., 1976).

Волга — крупнейшая река СССР и одна из крупнейших в мире. Как сама река, так и заполненные в ее бассейне водохранилища используются многими отраслями народного хозяйства.

Площадь водосбора Волги 1360 тыс. км<sup>2</sup>, что составляет около 1/4 площади европейской территории СССР. В Волжском бассейне проживает 60 млн населения — приблизительно 1/4 всей страны. Этот регион дает не менее 1/4 сельскохозяйственной и промышленной продукции и более 20% рыбы, добываемой в СССР. По Волге и ее притокам перебрасывается приблизительно 70% грузов, перевозимых речным транспортом страны. Между тем водные ресурсы Волжского бассейна составляют всего 5% водных ресурсов СССР.

В настоящее время на всем протяжении Волги от верховья до устья уже не осталось участка, в котором сохранился бы естественный режим реки, не видоизмененный гидротехническими сооружениями. Изменились не только величина стока, но также длина реки и площадь водосбора.

Длина, площадь водосбора и величина стока Камы, которая является крупнейшим и наиболее многоводным левым притоком Волги, изменились еще больше, чем самой Волги. Практически без изменений остались площадь бассейна и длина Оки — второго по водности притока, впадающего в Волгу справа (табл. 88).

Т а б л и ц а 88

ИЗМЕНЕНИЕ ПЛОЩАДИ ВОДОСБОРА, ДЛИНЫ ВОЛГИ, КАМЫ, ОКИ

	До реконструкции стока, км	В настоящее время, км	До реконструкции стока, тыс. км <sup>2</sup>	В настоящее время, тыс. км <sup>2</sup>
Волга	3690	3530	1355	1360
Кама	2030	1723	522	370
Ока	1500	1500	245	245

П р и м е ч а н и е. Площадь бассейна Волги включает бассейны Камы и Оки.

Изменение длины Волги после сооружения каскада в основном произошло за счет спрямления извилин реки в пределах акватории водохранилищ.

Новые данные по Каме приведены для периода, который наступит в ближайшие годы после окончания строительства Нижнекамской плотины у Набережных Челнов.

Среди отраслей народного хозяйства, в интересах которых были запроектированы, а потом заполнены водохранилища Волжско-Камского каскада, главное место занимали энергетика, водный транспорт вместе с лесосплавом и водоснабжение. Потребности сельского и рыбного хозяйства при проектировании учитывались как второстепенные, а рекреационное использование водоемов почти совсем не упоминалось.

**Гидроэнергетика.** Водные ресурсы водохранилищ используются для выработки электрической энергии гидроэлектростанциями, а также для охлаждения агрегатов тепловых и атомных электростанций.

Волжско-Камский каскад следует отнести к группе разветвленных каскадов многоотраслевого назначения и использования. Каскад складывается из трех ветвей — волжской, шекснинской, камской. Основные сведения о гидроузлах, водохранилищах каскада и выработке на них электроэнергии приведены в табл. 89. Суммарная мощность гидроэлектростанций Волжско-

Таблица 89

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИДРОУЗЛОВ И ВОДОХРАНИЛИЩ  
НА ВОЛГЕ, КАМЕ, ШЕКСНЕ

Участок реки	Ветвь каскада	Гидроузел	Средний сток, км³/год	ГЭС		
				напор, м	мощность, мвт	средняя выработка энергии, млрд квт-ч
Верховье Верхняя Волга	Вне каскада Волжская	Верхневолжский	1.0	5	—	—
		Иваньковский	10.0	11.0	30	0.1
		Угличский	14.0	11.0	110	0.2
Шексна Верхняя Волга	Шекснинская Волжская	Шекснинский	5.0	15.0	40	0.1
		Рыбинский	36.0	18.0	330	1.1
		Горьковский	53.0	16.0	520	1.4
Средняя Волга		Чебоксарский	112.0	15.0	1400	3.5
		Куйбышевский	242.0	25.0	2300	10.0
Нижняя Волга		Саратовский	247.0	13.0	1290	5.3
		Волгоградский	251.0	25.0	2563	11.1
Кама	Камская	Камский (Пермский)	52	19.5	504	1.7
		Воткинский	54	21.0	1000	2.2
		Нижнекамский	89	15.0	1248	2.6

Таблица 89 (продолжение)

Гидроузел	Водохранилище				Режим регулирования	Годы введения в строй
	площадь зеркала, км²	объем, км³		сработка уровня		
		полный	полезный			
Верхневолжский	130	0.3	0.2	3.5	Сезонное	1943
Иваньковский	330	1.1	0.8	4.5	»	1941—1947
Угличский	250	1.3	0.8	3.5	»	1937
Шекснинский	1670	6.5	1.9	1.2	»	1940
Рыбинский	4550	25.4	16.6	4.0	Неполное многолетнее	1964
Горьковский	1590	8.7	3.9	2.0	Сезонное	1941—1947
Чебоксарский	2270	13.9	5.7	3.0	»	1955—1957
Куйбышевский	6450	58.0	34.6	7.5	»	Строится
Саратовский	1830	13.4	1.7	1.0	Недельное	1955—1957
Волгоградский	3120	31.5	8.2	3.0	Сезонное	1967
Камский	1920	12.2	9.2	9.5	Сезонное	1959—1960
Воткинский	1130	9.4	3.7	4.0	»	1954
Нижнекамский	2650	12.9	4.4	2.0	»	1961
						Строится

Камского каскада к 1975 г. составляла 8590 мвт. В ближайшем будущем, когда войдут в строй Чебоксарская и Нижнекамская станции, она достигнет 11200 мвт. Выработка электроэнергии гидроэлектростанциями каскада достигнет 38.7 млрд квт-ч, что эквивалентно сжиганию 15 млн т угля (Авакян и др., 1975).

Из ГЭС, расположенных в пределах водосбора Волги, но вне каскада следует упомянуть Павловскую на р. Уфе, притоке Камы. Ее мощность 166 мвт, выработка энергии в среднем 0.59 млрд квт-ч. Водохранилище имеет площадь 120 км<sup>2</sup>, полный объем 1.41 км<sup>3</sup>, полезный — 0.29 км<sup>3</sup>.

Основная задача эксплуатации гидроэлектростанций заключается в покрытии пиковых нагрузок, возникающих в электросети в часы наиболее высокой потребности в энергии, а также в обеспечении частотного и аварийного резервов единой электросети европейской части СССР. Электростанции Волжско-Камского каскада в основном работают согласно пиковому графику.

**Водный транспорт.** По мощности судов и масштабу речных перевозок Волжское судоходство занимает второе место в мире, уступая только глубоководному водному пути по р. Святого Лаврентия в Сев. Америке, а по числу судов с механическими двигателями — первое место в мире. В Волжском бассейне свыше 900 портов и пристаней Министерства речного флота и около 550 причалов ведомственных предприятий. В портах и на причалах этого бассейна производится выгрузка и погрузка 50% грузов, перевозимых речным транспортом СССР.

Перед водным транспортом и перед гидротехническим строительством СССР стоит первоочередная задача создать и наладить эксплуатацию единой водной транспортной сети европейской территории СССР с глубинами, допускающими движение судов класса «Река—Море». После заполнения Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ Волга и Кама на протяжении более 4000 км превратятся в судоходные магистрали с гарантированными глубинами около 3.6 м.

Грузопоток через шлюзы гидроузлов Волжской ветви каскада в 1971 г. достигал в Волгоградском и Куйбышевском гидроузлах 30—35 млн т, в Горьковском — 14—20, в Рыбинском — 10—12 млн т (Авакян и др., 1975). Одновременно с перевозкой грузов водохранилища Волжско-Камского каскада широко используются для скоростных пассажирских рейсов судов с подводными крыльями типов «Ракета» и «Метеор».

Лесосилов имеет наибольшее значение в эксплуатации водохранилищ северной части бассейна, особенно в Шекснинском, Рыбинском, Камском и Воткинском. Значительное количество леса доставляется сплавом до Нижней Волги.

**Каналы.** Заполнение и эксплуатация водохранилищ бассейна Волги тесно связаны с проведением каналов, которые следует делить на транспортные, водоснабженческие, ирригационные, а также каналы многоотраслевого назначения. Большинство каналов проведено для установления водного пути между бассейном Каспийского моря и смежными бассейнами Балтийского, Белого и Черного морей.

Проблема соединения бассейна Верхней Волги с бассейном Балтийского моря уже давно интересовала государственных деятелей и коммерсантов. Еще по распоряжению Петра I в 1703—1709 гг. была создана Вышневолоцкая водная система, соединявшая р. Тверцу, впадающую в Волгу, с р. Мстой и далее через озера Ильмень и Ладожское с Балтийским морем. Для обеспечения судоходства по водораздельному участку системы в 1718 г. было заполнено Вышневолоцкое водохранилище, аккумулирующее сток рек Шлины и Цны. Оно было первым водохранилищем, заполненным в России в XVIII столетии и эксплуатируется до настоящего времени. После реконструкции его полный объем достигает 0.325 км<sup>3</sup>, полезный — 0.245 км<sup>3</sup>, площадь зеркала — 78 км<sup>2</sup>. Сквозного водного пути по этой системе теперь нет. В р. Мсту на север сбрасывается не более 20% стока — «санитарный минимум» для поселков, расположенных в верховьях этой реки. Остальная вода вместе со стоком

из Шлинского и Вельевского водохранилищ направляется через Новотверецкий канал и р. Тверцу в Ивановское водохранилище для обеспечения водоснабжения канала им. Москвы во время летней межени.

В 1810 г. было открыто движение по Мариинской водной системе, использующей для движения судов сравнительно многоводные реки Шексны, Ковжу и Вытегру. Эта система действовала весь XIX в., к началу XX в. была модернизирована. Длина водного пути от Рыбинска до Петербурга равнялась 1100 км, из которых собственно Мариинской системой назывался участок от Череповца до Онежского озера длиной 368 км. К середине текущего столетия Мариинская система с многочисленными маленькими деревянными шлюзами уже не могла удовлетворять потребностей современного судоходства.

В 1960—1964 гг. была сооружена новая водная магистраль Волго-Балтийского водного пути, который во многих местах прошел по трассе Мариинской системы. Вместо многочисленных старых шлюзов на новом водном пути создано пять мощных гидроузлов с семью однокамерными шлюзами, после чего стало возможным движение крупных судов (Вольф, 1971).

Речное судоходство между бассейнами Каспия и Белого моря с 1829 г. осуществлялось по Северодвижскому каналу, проведенному между Шексой и Сев. Двиной через несколько небольших озер, Кубенское озеро-водохранилище и р. Сухону. В настоящее время этот путь пригоден только для движения небольших судов, но в скором времени будет реконструирован в соответствии с современными требованиями.

Большим достижением гидротехнического строительства была постройка в 1959 г. Волго-Донского судоходного канала им. В. И. Ленина. Канал начинается у г. Калача на Цимлянском водохранилище и идет к Волге через Карповское, Береславское и Варваровское водохранилища. Далее канал спускается к Волге по девяти шлюзам. Длина водного пути составляет 101 км, из которых 45 км проходит по водохранилищам и руслам рек Карповки, Червленной и Сарпы (Вольф, 1971).

Проведение Волго-Донского канала и Волго-Балтийского водного пути обеспечивает не только бесперебойную связь речного судоходства бассейнов Волги, Дона, Днепра и Дуная, но также расширит эксплуатацию флотилии судов класса «Река—Море». На этих судах возможно без перегрузки доставлять грузы из стран, расположенных в бассейнах Средиземного и Черного морей, в различные части европейской территории СССР и в страны на берегах Балтийского и Северного морей.

Из каналов, проведенных внутри Волжского бассейна, наибольшее значение имеет канал им. Москвы, который соединяет бассейн Верхней Волги с бассейном р. Москвы. При проектировании и строительстве канала ставились три основные задачи: проведение глубоководной транспортной магистрали, связывающей Москву с Волгой; обеспечение города водой для питьевого, коммунального и промышленного использования; обводнение Москвы в пределах города. Движение судов по каналу было открыто в июле 1937 г. Москва стала портом, который может принимать суда, пришедшие с Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей. Удельный вес речного транспорта в грузообороте столицы до проведения канала был равен 3,3% от общего грузооборота столицы, а в настоящее время он составляет 9% (Быков, 1974). Общая длина канала им. Москвы равна 128 км, из которых 19,5 км проходит по водохранилищам. Вода Ивановского водохранилища перекачивается на водораздельный бьеф мощными насосами. На водораздельном участке трасса канала проходит по пяти водохранилищам: Икшинскому, Пестовскому, Пяловскому, Клязьминскому, Химкинскому. К Пестовскому водохранилищу с восточной стороны примыкает специализированное остойное водоснабженческое Учинское (Акуловское) водохранилище, обслуживающее Московский водопровод.

Из других каналов, проведенных в пределах Волжского бассейна с целью водоснабжения, надо отметить канал Волга—Увody, обеспечивающий водой



г. Иваново. Длина этого канала 78 км, объем перебрасываемой воды 160 млн м<sup>3</sup> в год.

**Рекреационное использование.** За последние годы большое распространение получило использование берегов крупных водохранилищ с рекреационными целями. На берегах Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ в 1972 г. существовало не менее 650 учреждений и предприятий, используемых для отдыха населения. В нижней части каскада рекреационное использование берегов было наиболее развито в окрестностях Казани, Ульяновска, Тольятти и Саратова. Количество одновременно отдыхающих на берегах водохранилищ в окрестностях этих городов определяется А. Б. Авакяном равным по меньшей мере 85 тыс. человек. К этой цифре надо прибавить около 120 тыс. человек, проводящих на водохранилищах самостоятельный отдых (Авакян и др., 1975). Большое значение для населения Москвы имеет рекреационное использование водохранилищ канала им. Москвы.

**Ирригация.** В настоящее время в бассейне Волги орошается приблизительно 500 тыс. га. Общее количество земель, пригодных для орошения в пределах водосбора Волги и ее притоков, достигает 8,2 млн га, а нуждающихся в обводнении — около 10 млн га. Уже пачато строительство каналов Куйбышевской и Саратовской оросительных систем, а также канала Волга—Урал (Аверьянова, 1974).

Потребление воды для нужд поливного земледелия существенно отличается от использования ее для выработки электроэнергии или водного транспорта. В то время как энергетика и судоходство — водопользователи, поливное земледелие является потребителем воды, приводящим к увеличению ее безвозвратных потерь. Безвозвратное водопотребление в Воляжском бассейне возрастает в ближайшие годы до 14 млрд м<sup>3</sup> в год (Авакян и др., 1975).

Необходимость расширения поливного земледелия особенно велика в Заволяжских степях, расположенных к востоку от нижнего течения Волги. Как известно, в этом регионе понижение урожаев, обусловленное недостатком осадков, происходит не менее 6 раз, а резкие недороды хлебов приблизительно 3 раза в десятилетие, т. е. в среднем каждый третий год. Кроме того, в результате создания водохранилищ в пределах водосбора Волги уже затоплено около 1 млн. га сельскохозяйственных земель, из которых пашни составляют около 250 тыс. га, а сенокосы и пастбища приблизительно 750 тыс. га. Единственный способ компенсации этих потерь — увеличение поливного земледелия.

Водное хозяйство Воляжского бассейна тесно связано с таковым смежных бассейнов, в которых вода еще более дефицитна и которые могут быть обеспечены ею только за счет переброски вод из бассейна Волги. Поэтому одна из первоочередных задач водного хозяйства — пополнение водных ресурсов самого Воляжского бассейна путем переброски в него вод из северо-восточной и северо-западной частей Русской равнины.

Водоснабжение центральных и центрально-черноземных областей может быть осуществлено через Верхнюю Волгу путем аккумуляции весеннего половодья в бассейнах рек Онеги, Сухоны, Онежского и Ладожского озер и оз. Ильмень. Одновременно с этим водность Нижней Волги может быть повышена путем переброски в нее части стока р. Печоры через Каму; это обеспечит водой канал между Волгой и Уралом, а также земельные угодья между низовьями Дона и Кубани. Изыскания, необходимые для осуществления этих проектов, и связанные с этим исследовательские работы уже ведутся.

В Волге и ее водохранилищах, как и в других водоемах, начальным звеном процесса продуцирования являются автотрофные организмы, создающие органическое вещество своего тела за счет ассимилируемой углекислоты и растворенных в воде биогенных элементов. При обычном «классическом» типе продуцирования первичные продуценты используются консументами I порядка — нехищными («мирными») беспозвоночными, нехищные беспозвоночные — консументами II и III порядков — рыбами или хищными беспозвоночными, которые также используются рыбами. Отмирающие, неиспользованные следующим звеном, организмы и продукты жизнедеятельности всех организмов (различные «метаболиты» и экскременты) используются микроорганизмами-редуцентами, деятельность которых приводит к их минерализации. В результате вновь образуются биогенные соединения, которые утилизируются растениями в процессе фотосинтеза. Так внутри водоема создается круговорот, при котором продукционный процесс теоретически может идти безостановочно за счет энергии солнечного света. Процесс несколько усложняется тем, что часть органических веществ, не минерализуясь, переходит в донные отложения, а часть органических и минеральных соединений поступает с берегов водоема; однако все же основной перенос вещества и энергии идет по вышеописанному циклическому пути.

В морях и во многих озерах (особенно крупных и глубоких) господствует описанный циклический круговорот. Несколько усложняется картина в реках, представляющих собой непрерывно движущийся поток. Здесь использование предыдущего звена последующими растянуто в пространстве и происходит одновременно с передвижением обоих звеньев вниз по течению. Бентос сравнительно обеднен, накопление органических веществ на дне происходит лишь в местах, где течение отсутствует. Вследствие близости берегов и колебаний уровня, особенно в незарегулированных реках, в относительно большем количестве попадают вещества с поверхности земли, аллохтонные для водоема. Такой круговорот В. И. Жадин (1950) и С. В. Герд (1961) назвали транзитным, указывая этим на перенос веществ и организмов вдоль реки; схему круговорота они изображают не в виде круга, а в виде спирали с растянутыми по оси потока витками. Аналогичную схему для рек приводит Хайнис (Hynes, 1972), придавая, однако, еще большее значение аллохтонным веществам, особенно в верховьях рек. В. А. Водяницкий (1953) удачно назвал этот тип трофических связей «поточным», подчеркивая тем самым, что процесс продуцирования при нем возможен при постоянном потоке органических веществ, попадающих в водоем извне.

В водохранилищах, образованных на реках и приобретающих многие черты озерного режима, можно было ожидать приближения продукционного процесса к обычному озерному типу. Однако изучение процессов, происходящих в волжских водохранилищах, довольно скоро позволило обнаружить, что дело обстоит иначе. Хотя в водохранилищах возникает и обычный, относительно замкнутый круговорот, более важное значение приобретает другой тип продуцирования, несколько напоминающий транзитный речной.

Особенности трофических связей были выяснены сначала на наиболее изученном Рыбинском водохранилище; позднее было показано, что они могут считаться общими для всей системы Волги (Мордухай-Болтовской, 1958, 1963). Обнаружено, что большинство нехищных беспозвоночных очень слабо используют планктонные и донные водоросли. Дафнии и другие планктонные кладоцеры, а также диаптомиды могут длительное время жить и размножаться за счет зеленых водорослей, в частности протококковых или наиболее мелких видов диатомовых. Однако в водохранилищах эти «кормовые» водоросли очень малочисленны. Основная масса фитопланктона состоит здесь из крупных форм диатомовых или синезеленых, которые вообще не используются тонкими фильтраторами. Планктонные кладоцеры, копеподы и коловратки (нехищные) — фильтраторы, как известно из ряда работ, могут питаться одними бактериями или детритом. То же относится к ракообразным и коловраткам, живущим среди зарослей высшей растительности или на дне среди илистого грунта.

Для бентических нехищных животных детрит вместе с присутствующими в нем бактериями служит основным кормом. Это прежде всего относится к олигохетам-тубицидам, заглатывающим ил, но и нехищные личинки хироноид или отфильтровывают бактериально-детритные частицы из воды, или собирают их с поверхности субстрата. Конечно, они захватывают одновременно и водоросли, но есть данные, что водоросли ими плохо усваиваются. Большинство брюхоногих моллюсков питается отмершими тканями высших растений. Живые ткани макрофитов используются мало. Некоторые пресноводные гастроподы способны также к фильтрации. Все двустворчатые моллюски — фильтраторы-седиментаторы. У дрейссены и сфериид в кишечниках находят и детрит и фитопланктон, и пока неизвестно, какие компоненты имеют в их питании большее значение. Определенную роль в питании многих беспозвоночных, по-видимому, играют и растворенные органические вещества.

Едва ли можно сомневаться в том, что детрит и бактерии («бактерио-детрит») представляют собой основную кормовую базу нехищных беспозвоночных. Это, в частности, было подтверждено А. В. Монаковым (1972), который привел дополнительные данные по трофическим отношениям в Рыбинском водохранилище.

Для низовьев и дельты Волги К. В. Горбунов (1958) еще ранее показал чрезвычайно важную роль бактерий в питании водных беспозвоночных; в одной из новейших работ (1976) он прямо высказывает положение, что по крайней мере в водоемах дельты продуктивность животных находится в прямой зависимости от продуктивности бактерий.

Указанной особенностью трофических связей, очевидно, можно объяснить несоответствие между первичной и вторичной продукцией, наблюдающееся в волжских водохранилищах. Первичная продукция фитопланктона, измеряемая неоднократно как кислородным методом, так и с применением изотопов ( $C^{14}$ ), в волжских водохранилищах в большинстве случаев соответствует уровню, обычному для мезотрофных озер. Так, в Рыбинском водохранилище она составляет обычно от 0.1 до 0.6 г С на кубометр за сутки, в Горьковском — 0.2—0.7, в Куйбышевском — 0.3—0.8, в Волгоградском — 0.4—0.6 г С за сутки (Шырина, наст. книга). Только в Ивановском и Угличском водохранилищах первичная продукция фитопланктона выше (0.9—1.3 г С) и соответствует скорее уровню эвтрофных водоемов. Однако в большинстве изученных крупных волжских водохранилищ показатели вторичной продук-

ции невысоки или низки. Хотя продукция большей частью еще плохо изучена, о ней можно более или менее судить по данным о биомассе. Несоответствие между первичной продукцией и биомассой вторичных продуцентов особенно бросается в глаза в Рыбинском водохранилище, где биомасса зоопланктона равна в среднем за вегетационный период 0.4—0.7 г/м<sup>3</sup> (только в некоторые маловодные годы 0.8—1.0 г/м<sup>3</sup>) (Ривьер, Дзюбан, наст. кн.), а биомасса зообентоса за пределами предустьевых районов рек составляет в среднем около 2 г/м<sup>2</sup>. Близкие величины характеризуют Горьковское водохранилище. В Куйбышевском и нижележащих водохранилищах зоопланктон богаче, но бентос за пределами заливов и устьев рек имеет биомассу того же порядка — 2—3 г/м<sup>3</sup> (Мордухай-Болтовской, наст. кн.).

Биомасса беспозвоночных, составляющих основную кормовую базу рыб, соответствует в общем и рыбопродукции, определяемой по промысловым уловам.

Рыбопродукция волжских водохранилищ в общем низка и колеблется от 3 до 10 кг/га (Поддубный, наст. кн.). Это значительно меньше того, что первоначально прогнозировалось. Многие ихтиологи считают, что рыбопродукция удвоится, если учесть любительский вылов. Но и в этом случае для волжских водохранилищ она окажется значительно ниже той, которая наблюдается в естественных водоемах, в частности в озерах волжского бассейна и в некоторых водохранилищах на Днестре и на Дону. Так, в Цимлянском, Кременчугском, Каховском водохранилищах учитываемая промыслом рыбопродукция составляет 25—30 мг/га, т. е. в 3—5 раз выше, чем в волжских водохранилищах. Между тем и там не учитываемый любительский вылов, очевидно, составляет не меньшую долю всего вылова, чем в волжских водохранилищах.

На Волге некоторое исключение составляют только Иваньковское и Угличское водохранилища. В них, особенно в Иваньковском, зоопланктон всегда был несколько богаче, чем в других водохранилищах, а в последние годы это стало особенно хорошо заметно (его биомасса в открытых частях составляет 2—4 г/м<sup>3</sup>); значительно богаче и зообентос, биомасса которого составляет в среднем 10—12 г/м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской, наст. кн.; Ривьер, наст. кн.).

Первичная продукция фитопланктона в этих водохранилищах тоже несколько повышена по сравнению с другими. Однако отличие это невелико. Гораздо больше указанные два водохранилища отличаются в другом отношении: в развитии высшей водной растительности. Площадь зарастания в Иваньковском водохранилище составляет ныне 24%, в Угличском около 5.3%, в то время как в остальных водохранилищах Волжского каскада она колеблется между 0.4 и 1.3% (Экзерцев, наст. кн.).

Столь же велика разница в боковой приточности водохранилищ, определяющей количество органических и биогенных соединений, поступающих в водоем извне. Коэффициент боковой приточности, т. е. отношение площади бассейна водохранилища (его боковых притоков) к площади самого водохранилища, умноженное на 10, колеблется в широких границах; выше всего он в Иваньковском водохранилище (125), самый низкий — в Рыбинском (11) (Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1976).

Очевидно, высшая водная растительность и воды притоков доставляют значительные массы взвешенных и растворенных органических веществ.

По всей видимости, вторичная продуктивность водохранилищ зависит преимущественно от обилия поступающего аллохтонного органического вещества. Водохранилища, как и реки, живут по «поточному типу», при котором внутренний круговорот в продукционном процессе играет второстепенную роль, и последний осуществляется в основном за счет постоянного поступления органических веществ со стороны.

Большое значение аллохтонного органического вещества для всего продукционного процесса в волжских водохранилищах было показано В. И. Романенко (1967) и Ю. И. Сорокиным (1972). Оказалось, что измерен-

ная по потреблению кислорода в толще воды бактериальная деструкция органического вещества почти вдвое выше продукции фитопланктона. В отдельных водохранилищах это превышение еще больше. Очевидно, поступающая в водоем извне масса органических веществ значительно больше, чем образующаяся в процессе первичного продуцирования фитопланктона в самом водоеме. То же относится к низовьям Волги, где, как показал К. В. Горбунов (1976), роль аллохтонного органического вещества явно превалирует.

По мнению В. И. Романенко и Ю. И. Сорокина, это органическое вещество поступает главным образом с водой притоков и смывом с берега. По расчетам В. А. Экзерцева (наст. книга), подводная и полуводная растительность прибрежной зоны в среднем по всему Волжскому каскаду дает сравнительно небольшое количество всей первичной продукции. Тем не менее зарастаемость, вероятно, играет весьма важную роль в продуктивности водоемов. Большие сравнительные материалы позволяют утверждать, что по крайней мере в умеренном поясе вторичная продуктивность несомненно повышается с увеличением зарастания водоема. В дельте Волги заросли макрофитов составляют основные запасы пищи для бактерий и животных (Горбунов, 1958). Зарастаемость водохранилищ Днепра и Дона составляет от 5 до 25%. При оценке роли мелководий в продуктивности ряд авторов приходит к заключению, что более или менее высокая продуктивность водохранилищ возможна лишь при зарастании 5—10% их площади (Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971).

При расчетах продукции следует учитывать роль наземной растительности, образующейся в прибрежье после его обнажения. В обычные годы в водохранилищах с сильно колеблющимся уровнем (Рыбинское, Куйбышевское) она развивается со второй половины лета; в маловодные годы, когда прибрежье вообще не заливается, на нем образуется мощный растительный покров, дающий на следующий год после затопления также большую массу детрита.

Связь приточности и зарастаемости с продуктивностью, в частности с обилием беспозвоночных, хорошо выявляется при сравнении не только разных водоемов, но и частей одного водохранилища. Так, бентос заметно богаче в верховьях водохранилищ и в устьях притоков. Но влияние поступающей в виде детрита органики, видимо, не распространяется далеко, и в открытых плесах водохранилищ наблюдается сильное обеднение.

Итак, в волжских водохранилищах основное направление трофических связей таково, что они идут от аллохтонных образующихся в прибрежье органических веществ вместе с бактериями прямо к беспозвоночным. Роль же первичной продукции фитопланктона оказывается второстепенной.

- Абдурахманов Ю. А., Кулиев З. М. Европейский угорь в Каспийском море. — Рыбн. хоз-во, 1965, № 5, с. 17.
- Абросов В. Н. Основные региональные черты озер и стоков рек Волги, Западной Двины, Ловати и Великой. — В кн.: Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. М.—Л., 1961, с. 305—314.
- Авакян А. Б., Калинин Г. П., Шарапов В. А., Асарип А. Е., Вендров С. Л., Матарзин Ю. М. Проблема комплексного использования водных ресурсов бассейна р. Волги. — Водн. ресурсы, 1975, № 4, с. 5—22.
- (Авакян А. Б., Фортунатов М. А.) Avakian A. B., Fortunatov M. A. Les lacs de Barrage du monde. — Verhandl. Internat. Verein. Limnol., Stuttgart, 1972, Bd 18, S. 787—796.
- Авакян А. Б., Шарапов В. А. Водоохранилища гидроэлектростанций СССР. М., 1977. 399 с.
- Аверьянова А. Г. Бассейн Волги и его региональное водохозяйственное значение. — Водн. ресурсы, 1974, № 6, с. 17—28.
- Алеккин О. А. Гидрохимия рек СССР. — Тр. Гос. Гидрол. ин-та, 1948, вып. 10 (64), с. 3—184.
- Алеккин О. А. Химический анализ вод суши. Л., 1954. 199 с.
- Алеккин О. А., Семечов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 269 с.
- Алисов Б. П. Климат СССР. М., 1956. 128 с.
- Аполлов Б. П. Доказательства прошлых стояний уровня Каспийского моря. — Вопр. географии, 1951, № 24, с. 134—142.
- Аристовская Г. В. О значении сноса донных организмов р. Волги. — Тр. о-ва естествоисп. Казанск. ун-та, 1945а, т. 57, вып. 1—2, с. 3—10.
- Аристовская Г. В. Зимние заморы и донное население Волги. — Тр. о-ва естествоисп. Казанск. ун-та, 1945б, т. 57, вып. 1—2, с. 69—73.
- Аристовская Г. В. Кормовая база (бентос) зоны затопления Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд-ния Всесоюз. научн.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбы. хоз-ва, 1958, вып. 8, с. 100—145.
- Аристовская Г. В. Формирование бентоса Куйбышевского водохранилища в первые годы после полного затопления водоема. — Тр. Тат. отд-ния Всесоюз. научн.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбы. хоз-ва, 1960, вып. 9, с. 71—105.
- Аристовская Г. В. Бентос Куйбышевского водохранилища за период 1960—1962 гг. — Тр. Тат. отд-ния Всесоюз. научн.-исслед. ин-та озерн. речн. рыбы. хоз-ва, 1964, вып. 10, с. 85—119.
- Астахова Т. В., Катунин Д. Н. Требования рыбного хозяйства Каспия к водному режиму р. Волги. — Тр. Каспийск. научн.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 3—8.
- Ауслендер В. Г. История развития Молого-Шекснинского озера. — В кн.: История озер Северо-Запада. Л., 1967, с. 201—209.
- Байдин С. С., Липинберг Ф. Н., Самойлов И. В. Гидрология дельты Волги. Л., 1956. 331 с.
- Бакатов С. С. Основные факторы формирования температуры в грунтах Рыбинского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водоохр. АН СССР, 1968, № 2, с. 41—45.

- Бакастов С. С., Литвинов А. С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1974, с. 207—217.
- Балонов И. М. Сезонная динамика развития фитопланктона Моложского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1971 г. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 23, с. 17—20.
- Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968—1972 гг. — В кн.: Антропогенные факторы жизни водоемов. Л., 1975, с. 47—66.
- Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Фитопланктон Моложского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968 г. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973а, № 18, с. 14—16.
- Балонов И. М., Кузьмин Г. В. Фитопланктон Моложского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1969 г. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973б, № 19, с. 11—14.
- Баранникова И. А. Функциональные основы адаптации анадромных рыб к смене среды обитания. — Вопр. экол., 1962, т. 5, с. 10.
- Баранов И. В. Термический и гидрохимический режим Волги и Куйбышевского водохранилища в 1955—1957 гг. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1958, вып. 8, с. 33—68.
- Баранов И. В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ европейской части СССР. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1961, т. 50, с. 279—322.
- Баранов И. В. Первичная продукция фитопланктона Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т. 12, с. 345—358.
- Баранов И. В. Гидрохимический режим и грунты Горьковского водохранилища по данным 1960—1961 гг. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 59, с. 19—42.
- Баранов И. В. Гидрохимический режим мелководий Горьковского водохранилища. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1974, т. 89, с. 21—29.
- Барсукова Л. А. Многолетний биогеенный сток р. Волги у г. Астрахани. — Тр. Каспийск. отд-ния Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 42—53.
- Барышева А. Ф., Владимиров В. А., Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 171—177.
- Батурин В. П. Палеогеография по терригенным компонентам. Баку, 1937. 272 с.
- Безлер Ф. И., Трифонова Н. А. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 8—9, с. 72—78.
- Белемишев В. Н. К вопросу о речных *Peracarida* Понтокаспийского бассейна. — Рус. гидробиол. журн., 1923, т. 2, № 11—12, с. 113—128.
- Белавская А. П. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 2, с. 7—10.
- Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 162—189.
- Белевич Е. Ф. Районирование дельты Волги. — Тр. Астраханск. запов., 1963, вып. 8, с. 401—421.
- Белихов Д. В. О пеламопланктоне Волги. — Учен. зап. Казанск. ун-та, 1936, сер. биол. наук, т. 96, кн. 7, с. 3—140.
- Белова И. В. Биомасса низших ракообразных в Волге у Саратова. — Тр. Комплексной экспед. Саратовск. ун-та по изуч. Волгоградского и Саратовского водохр., 1975, вып. 5, с. 55—80.
- Белова Л. И., Воробьева Л. А. Кормовая база и питание личинок воблы и леща в дельте р. Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водосмов бас. Волги, Тольятти, 1968, с. 107—109.
- Белова И. В., Константинов А. С. Зоопланктон Волги выше и ниже Саратова в 1966—1968 гг. — Тр. Комплексной экспед. Саратовск. ун-та по изуч. Волгоградского и Саратовского водохр., 1973, вып. 3, с. 75—88.
- Белова И. В., Константинов А. С. Вертикальное распределение зоопланктона в Волге у Саратова. — Тр. Комплексной экспед. по изуч. Волгоградского и Саратовского водохр., 1975, вып. 4, с. 52—60.
- Белых Ф. И. О методе расчета среднего уровня Рыбинского водохранилища. — Тр. Рыбинск. гидрометеорол. observ., М., 1959, вып. 1, с. 25—50.
- Белявская Л. И. Донная фауна Волгоградского водохранилища в 1959—1964 гг. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 8, с. 62—76.
- Белявская Л. И., Вьюшкова В. П. Донная фауна Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1970, т. 10, с. 93—107.

- Белявская Л. И., Гудкова Н. С., Захора Л. П. Мизиды Волгоградского водохранилища. — В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. М.—Л., 1969, с. 20—25.
- Белянина С. М., Константинов А. С. Фауна хирономид Волги выше и ниже Саратова в 1968 г. — В кн.: Вопросы физиологии и популяционной экологии. М.—Л., 1972, вып. 2, с. 100—107.
- Беляцкая - Потаенко Ю. С. Интенсивность газообмена у водных бактерий. — Микробиология, 1962, т. 31, вып. 1, с. 135—139.
- Бенинг А. Л. Заметка о видах родов *Heterosira* и *Eurytemora* в бассейне Волги. — Работы Волжск. биол. ст., Саратов, 1919, т. 5, № 3, с. 179—185.
- Бенинг А. Л. О весенней пене в р. Волге и ее жизни. — Русск. гидробиол. журн., 1922, т. 1, вып. 11—12, с. 313—317.
- Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни р. Волги. — Моногр. Волжск. биол. ст., Саратов, 1924, № 1. 398 с.
- Берг Л. С. Уровень Каспийского моря за историческое время. — Проблемы физич. географии. М., 1934, вып. 1, с. 11—64.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.—Л., 1948, ч. I, 238 с.
- Берг Л. С. О происхождении северных элементов в фауне Каспия. — Избр. труды. Общая биология, биогеография и палеоихтиология. М., 1962, т. 5, с. 143—148.
- Бирштейн Я. А. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна. — Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 4, с. 749—760.
- Биск Д. И. Ихтиофауна Московского моря и ее использование. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, М., 1939, т. 48, вып. 4, с. 19—22.
- Богачев В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1950, вып. 1, с. 302—316.
- Богачев В. К. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. — Учен. зап. Ярославск. гос. пед. ин-та, 1952, т. 14 (24), с. 5—106.
- Богданова Е. А., Никольская Н. П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока. — Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 60, с. 5—110.
- Болотов В. М., Фатхуллин Ш. Х. О некоторых результатах исследования любительского рыболовства на Средней Волге. — Рыболовство и рыбоводство, 1972, № 6, с. 18—19.
- Болохоицев Е. Н. Материалы для изучения фитопланктона Волги по наблюдениям с 15-го июля по 4-е сентября 1901 г. — Работы Волжск. биол. ст., Саратов, 1902, т. 1, вып. 2, с. 93—101.
- Болохоицев Е. Н. Наблюдения над фитопланктоном Волги за лето 1902 г. — Ежегодн. Волжск. биол. ст., Саратов, 1903, № 1, с. 65—155.
- Борзенко М. П. Современное состояние и прогноз изменений запасов северяги в Каспийском море при зарегулированном стоке. Осетровые южных морей Советского Союза. — Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 1964, т. 52, с. 183—259.
- Борисов П. Г. Ряпушка озера Переславского. — Тр. Науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, М., 1924, т. 1, с. 53—128.
- Боровкова Т. Н., Никуллин П. И., Широков В. М. Куйбышевское водохранилище. (Физико-географическая характеристика). Куйбышев, 1962. 90 с.
- Бородич Н. Д. Донная фауна осушенной зоны Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 125—142.
- Бородич Н. Д. Понтокаспийские ракообразные Саратовского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 30, с. 20—24.
- Бородич Н. Д. Представители понтокаспийской фауны в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1971—1975 гг. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1976, № 29, с. 35—36.
- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. Распространение мизид в Куйбышевском водохранилище. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1970, № 7, с. 52—56.
- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. Мизиды (*Mysidacea*) в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. Ленина и Саратовском водохранилище. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7, с. 1101—1103.
- Браславская Л. М. Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1972, вып. 12, с. 164—169.
- Бруевич С. В. Химия волжского стока в Каспийское море. — Гидрохим. матер., 1949, т. 16, с. 72—87.
- Бруевич С. В., Апицкова Н. И. Химия речного стока в Каспийское море. — Тр. Комиссии по комплекс. изуч. Каспийского моря, 1941, вып. 14, с. 9—49.
- Бруевич С. В., Варфоломеева Ф. Я., Скопичев В. А. Суточные колебания гидрохимических факторов в речных водах (Ока и Клязьма в 1930 г.). — Зап. Гос. гидрол. ин-та, 1933, т. 10, с. 75—100.
- Буторин Н. В. Изменения скоростного режима Волги в зоне подпора Горьковской ГЭС. — Бюл. Ин-та водохр. АН СССР, 1958а, № 1, с. 3—6.
- Буторин Н. В. О скоростях течения Волги от Рыбинска до Сталинграда. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958б, № 2, с. 37—40.



- Б у т о р и н Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1969. 323 с.
- Б у т о р и н Н. В. Особенности вертикального распределения температуры воды в зоне влияния Конаковской ГРЭС. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1971, № 10, с. 66—71.
- Б у т о р и н Н. В. О специфичности структуры и динамики водных масс водохранилищ. — Водн. ресурсы, 1972, № 5, с. 53—63.
- Б у т о р и н Н. В., Г о р д е е в Н. А., И л ь и н а Д. К. Рыбинское водохранилище. — В кн.: Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л., 1975, с. 39—69.
- Б у т о р и н Н. В., З и м и н о в а Н. А., К у р д и н В. П. Донные отложения Верхневолжских водохранилищ. Л., 1975. 156 с.
- Б у т о р и н Н. В., К у р д и н а Т. П. Особенности температурного режима Ивановского водохранилища в условиях искусственного подогрева. — В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 70—142.
- Б у т о р и н Н. В., Ф о р т у н а т о в М. А. Водохранилища Волги и особенности их режима как фактора, обуславливающего биологические процессы. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 11—18.
- Б у т о р и ц а Л. Г. Фитопланктон Ивановского водохранилища в 1954—1956 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 20—33.
- Б у т о р и ц а Л. Г. Фитопланктон Угличского водохранилища в 1954—1956 гг. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966. с. 36—42.
- Б у ш м а к и н И. В. Исследования для устройства дополнительного водоснабжения Верхней Волги. СПб., 1902, ч. I. 328 с.
- Б ы к о в Л. С. Канал им. Москвы — крупный водохозяйственный комплекс и его народнохозяйственное значение. — Водн. ресурсы, 1974, № 3, с. 80—91.
- Б э р К. М. Kaspische Studien. СПб., 1859, вып. 1—8. 68 с.
- Б э р К. М. Рыболовство в Каспийском море и его притоках. — В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1860, т. 2. 213 с.
- В а г и н В. Л., Л ю б а р с к а я О. Л., С о к о л и н а Ф. М. К изучению паразитов беспозвоночных в Татарской ССР. — В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, 1972, с. 117—118.
- В а й н ш т е й н М. Б., Д е в я т к и н В. Г., М и т р о п о л ь с к а я И. В. Фотосинтетическая активность фитопланктона Иваыковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 6, с. 22—29.
- В а с и л ь е в Л. И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение I. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1950, вып. 1, с. 236—255.
- В а с и л ь ч е н к о О. Н. Выращивание молоди сазана и леща в дельте Волги с применением мероприятий по интенсификации. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 175—192.
- В а с я н и н К. М. Сом Куйбышевского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 159—160.
- В е л и ч к о Е. С. Предварительные данные по микрозообентосу Ивановского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 28, с. 36—39.
- В и н о г р а д о в П. П. Современное состояние рыболовства на крупных волжских водохранилищах. — Тр. Саратовск. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 8, с. 94—107.
- В л а д и м и р о в а Т. М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 37—43.
- В о в к Ф. И. Воспроизводство запасов осетровых рыб в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. XXII съезда КПСС. — Тр. Волгогр. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1966, т. 2, с. 3—78.
- В о д я н и ц к и й В. А. О проблеме биологической продуктивности моря и ее значении для рыбного хозяйства. — Тр. Всесоюз. конф. по вопр. рыбн. хоз-ва в декабре 1951 г. М., 1953.
- В о з н е с е н с к и й А. В. О новейших данных по изменению уровня Каспийского моря. — Изв. Центр. гидрометеобюро, 1926, вып. 6, с. 120—181.
- В о л о д и н В. М., И в а н о в а М. Н. Размерно-возрастная изменчивость корюшек. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 5 (82), с. 875—887.
- В о л о д и н В. М., И в а н о в а М. Н., П о л о в к о в а С. Н., П е р м и т и н И. Е. Морфологические и биологические особенности пресноводных корюшек. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 218—257.
- В о л о ш к о Л. Н. Видовой состав фитопланктона в Нижней Волге и ее дельте. — Бот. журн., 1971, т. 56, с. 1674—1680.
- В о л о ш к о Л. Н. Динамика фитопланктона в Нижней Волге и основных притоках ее дельты. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 3, с. 28—33.
- В о л ь в и ч Л. И., К р а в ц о в а Г. В. Современное состояние планктона Нижней

- Волги в пределах Волгоградской области. — В кн.: Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград, 1976, с. 51—59.
- В о л ь ф М. В. Волго-Донской судоходный канал им. В. И. Ленина. — БСЭ, 1971, т. 5, с. 890—892.
- В о р о б ь е в В. И., П и р о г о в В. В. К распространению цветной монодакны (Эйхвальд, 1829) в дельте Волги. — Науч. тр. конф., посвященной 100-летию со дня рождения В. И. Ленина, 1969, т. 2, с. 50—56.
- В о р о н и х и н Н. Н. К исследованию перифитона Волги. — Работы Волжск. биол. ст., 1925, т. 8, № 1—3, с. 55—64.
- В о р о н к о в П. П. Некоторые особенности формирования ионного состава водохранилищ в зоне избыточного увлажнения. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1951, вып. 33(37), с. 129—145.
- В о р о н к о в П. П. Общие черты режима растворенного кислорода и процесса фотосинтеза водохранилищ волжской системы. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1953, вып. 37 (91), с. 34—61.
- В ь ю ш к о в а В. П. Находка *Cornigerius maeoticus* (Cladocera) в Волгоградском водохранилище. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 12, с. 1875—1876.
- В ь ю ш к о в а В. П., Б е л я в с к а я Л. И. Формирование кормовой базы Волгоградского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 132—133.
- В ь ю ш к о в а В. П., Г у р о в а Т. В. Находка солоноватоводного рачка *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch. (Copepoda) в Волгоградском водохранилище. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 11, с. 17—26.
- Г а в л е н а Ф. К. Ихтиофауна некоторых притоков Средней Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968, с. 160—162.
- Г а в л е н а Ф. К. Каспийский бычок-кругляк *Neogobius melanostomus affinis* (Eichwald) — новый элемент ихтиофауны Средней Волги. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1970, № 6, с. 44—45.
- Г а в л е н а Ф. К. Звездчатая пуголовка *Benthophilus stellatus* (Sauvage) в Куйбышевском водохранилище. — Вopr. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 1 (78), с. 174—175.
- Г е р а с и м о в а Н. А. Фитопланктон и первичная продукция Саратовского водохранилища в 1968—1971 гг. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1973, т. 12, с. 40—60.
- Г е р а с и м о в а Н. А. Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища в 1968—1971 гг. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1976, т. 14, с. 32—54.
- Г и д р о л о г и ч е с к и й е ж е г о д н и к, т. 4, вып. 1—3, 1969—1973. Горький, 1971—1975.
- Г и д р о л о г и ч е с к и й е ж е г о д н и к, т. 4, вып. 4, 8, 1969—1974. Л., 1971—1976.
- Г и д р о м е т е о р о л о г и ч е с к и й р е ж и м о з е р и в о д о х р а н и л и щ С С С Р. В о д о х р а н и л и щ а В е р х н е й В о л г и. Под ред. Э. А. Викулиной и В. А. Знаменского, Л., 1975. 291 с.
- Г о л у б е в а И. Д. Водная растительность Саратовского побережья Куйбышевского водохранилища. — Тр. Волжско-Камского заповедника, 1968, № 1, с. 137—149.
- Г о л у б е в а И. Д. О роли растительности в формировании прибрежных биоценозов водохранилищ. — В кн.: Вопросы формирования прибрежных биоценозов. М., 1969, с. 9—25.
- Г о л у б е в а И. Д. Формирование растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища. Автореф. канд. дис., Казань, 1973. 20 с.
- Г о п ч а р е н к о Р. И. Гидрология, морфометрия и химический состав воды Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Казань, 1972, с. 5—9.
- Г о р б у н о в К. В. Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. — Тр. Астраханск. запов., 1958, вып. 4, с. 119—133.
- Г о р б у н о в К. В. Динамика развития микробиологических процессов в водоемах низовья дельты Волги. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1963, т. 13, с. 94—125.
- Г о р б у н о в К. В. Биосток низовьев дельты Волги в период зарегулированного стока на примере протока Быстрой. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 71—73.
- Г о р б у н о в К. В. Водоемы дельты Волги, их облик, режим и эволюция. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 74—81.
- Г о р б у н о в К. В. Влияние зарегулирования Волги на биологические процессы в ее дельте и биосток. М., 1976. 219 с.
- Г о р б у н о в К. В., К о б л и ц к а я А. Ф., К о с о в а А. А. Значение авандельты р. Волги для воспроизводства полупроходных рыб. — Тр. Астраханск. запов., 1965, вып. 10, с. 375—441.
- Г о р д е с в П. А. Новый этап в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 166—167.
- Г о р д е с в П. А., П о д д у б н ы й А. Г., И л ь и н а Л. К. Опыт оценки потенциаль-

- ной рыбопродуктивности водохранилища. — *Вопр. ихтиол.*, 1974, т. 14, вып. 1 (84), с. 20—25.
- Г о р и н Ю. И. Водные массы в Волго-Камском и Тетюшском плесах Куйбышевского водохранилища. — *Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 47—52.*
- Г р е з е Б. С. О планктоне Шексны, Мологи и Сити. — *Тр. Яросл. естеств.-историч. и краев. о-ва*, 1928, т. 4, вып. 2, с. 11—18.
- Г р е й г - С м и т П. Количественная экология растений. М., 1967. 360 с.
- Г р и м м О. А. Каспийско-Волжское рыболовство. СПб., 1896. 25 с.
- Г р о м о в В. В. Влияние сточных вод промышленных предприятий на гидрофауну и уловы рыб в Средней Каме. — *Вопр. ихтиол.* 1958, вып. 10, с. 172—187.
- Г р о м о в В. В. Изменение потамобентоса Средней Камы за последние 40 лет (1925—1966). — *Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев. 1971, с. 147—152.*
- Г у н ь к о А. Ф. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения. — *Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР*, 1961, вып. 4 (7), с. 178—186.
- Г у р е в и ч Г. М., Л о п а т и н С. З. Добыча рыбы и морского зверя в Каспийском бассейне. — *Статистич. справочник Касп. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., Астрахань, 1962, с. 128—137.*
- Г у с е в а К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (Сезонная динамика и распределение его основных групп). — *Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР*, 1956, вып. 2, с. 5—23.
- Г у с е в а К. А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. — *Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР*, 1958, вып. 3, с. 112—124.
- Г у с е в а К. А. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. — *Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР*, 1959, вып. 2 (5), с. 31—43.
- Г у с е в а Н. Н. Газовый режим Куйбышевского водохранилища в подземный период 1957—1958 и 1958—1959 гг. — *Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР*, 1961, № 11, с. 53—56.
- Г у с е в а Ш. Н. Элементы баланса биогенных веществ в Куйбышевском водохранилище. — *В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 80—89.*
- Г у с е в а Ш. Н. Особенности гидрохимического режима Куйбышевского водохранилища в 1972 г. — *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1975, № 28, с. 49—53.
- Д а в ы д о в Л. К. Гидрография СССР. (Воды суши). ч. I. Общая характеристика вод. Л., 1953. 184 с.
- Д а в ы д о в Д. К. Гидрография СССР. (Воды суши). ч. II. Гидрография районов. М., 1955. 510 с.
- Д а л е ч и н а И. Н. Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища с 1963 по 1966 г. — *Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 84—85.*
- Д а л е ч и н а И. Н. Фитопланктон Волгоградского водохранилища в 1963—1967 гг. — *Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва*, 1971а, т. 10, с. 30—46.
- Д а л е ч и н а И. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества Волгоградского водохранилища в 1965—1967 гг. — *Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва*, 1971б, т. 10, с. 47—59.
- Д а л е ч и н а И. Н. Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища. — *Автореф. канд. дис. Л., 1973. 24 с.*
- Д а л е ч и н а И. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества Волгоградского водохранилища в 1968 г. — *Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва*, 1976, т. 14, с. 55—58.
- Д а л е ч и н а И. Н., С и д е н к о В. И. О величине первичной продукции в верхнем участке Волгоградского водохранилища. — *В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969, с. 81—82.*
- Д а н и л е в с к и й Н. Я. Описание уральского рыболовства. — *В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1860, т. 3, с. 1—106.*
- Д е в я т к и н В. Г. Влияние термальных вод на фитопланктон приплотинного плеса Ивановского водохранилища. — *Гидробиол. журн.*, 1970, т. 6, № 2, с. 45—50.
- Д е в я т к и н В. Г. О влиянии загрязнений на развитие фитопланктона в зоне воздействия подогретых вод Конаковской ГРЭС. — *Информ. бюл. «Биол. внутр. вод»*, 1973, № 17, с. 11—13.
- Д е в я т к и н В. Г. О влиянии Конаковской ГРЭС на микрофитобентос Ивановского водохранилища. — *Матер. 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 40—42.*
- Д е в я т к и н В. Г. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон и микрофитобентос Ивановского водохранилища. — *Матер. 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Рига, 1976, т. 2, с. 11—14.*
- Д е в я т к и н В. Г., Б а р и н о в а С. П. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на диатомовый фитопланктон Ивановского водохранилища. — *Гидробиол. журн.*, 1973, т. 9, № 5, с. 48—52.

- Десяткин В. Г., Кузьмин Г. В., Охалкин А. Г. Оценка сапробности Иваньковского водохранилища по фитопланктону. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1976, № 29, с. 23—25.
- Дексбах Н. К. Коловратки Волги и некоторых ее притоков в пределах губерний Ярославской, Костромской и отчасти Новгородской. — Тр. Яросл. естеств.-историч. и краев. о-ва, 1921, т. 3, вып. 1, с. 56—77.
- Дексбах Н. К. Система озера Селигер. III. Население дна и зарослей. — Учен. зап. МГУ, 1936, вып. 8, Биология, с. 39—43.
- Державин А. Н. Мизиды Каспия. Баку, 1939. 92 с.
- Державин А. Н. Воспроизводство запасов Каспийского лосося. Баку, 1941. 73 с.
- Державин А. Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку, 1947. 73 с.
- Дзюбан А. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1971 г. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 25, с. 12—15.
- Дзюбан А. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1972 г. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1976, № 31, с. 13—16.
- Дзюбан А. Н. Первичная продукция, деструкция и численность бактерий в воде Саратовского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 1, с. 81—85.
- Дзюбан Н. А. О формировании зоопланктона водохранилищ. — Тр. 6-го совещ. по пробл. биол. внутр. водоемов, М.—Л., 1959, с. 597—602.
- Дзюбан Н. А. О районировании Куйбышевского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 8—9, с. 53—56.
- Дзюбан Н. А. Водохранилища как зоогеографический фактор. — Тр. Зонального совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. освоения внутр. водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1962, с. 105—110.
- Дзюбан Н. А., Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги. — Водн. ресурсы, 1977, № 3, с. 28—35.
- Дзюбан Н. А., Урбан В. В. Численность и распределение некоторых северных вселенцев в зоопланктоне Куйбышевского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 110—111.
- Дзюбан Н. А., Урбан В. В. Влияние некоторых метеорологических элементов на развитие *Daphnia longispina* O. F. Müller. — В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с. 114—115.
- Дзюбан Н. А., Урбан В. В. О вертикальной миграции зоопланктона в Куйбышевском водохранилище. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 103—110.
- Дорохотова К. В. О геоботанических работах в дельте Волги. — Сов. ботан., 1945, т. 4, с. 52—55.
- Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря. — Тр. Комиссии по комплекс. изуч. Каспийского моря, 1939, вып. 7, с. 5—150.
- Донцов Ю. С., Косарева Н. А. Паразитические животные Волгоградской области. — Тр. Волгоградск. пед. ин-та, 1969, с. 221—305.
- Драчев С. М., Былинкина А. А. О режиме биогенных элементов при зарегулировании р. Волги у г. Чебоксары. — В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 118—120.
- Драчев С. М., Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А. Влияние антропогенных факторов на содержание биогенных элементов и солевой состав водохранилищ Волги. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 18—24.
- Драчев С. М., Разумов А. С., Скопичев Б. А., Кабанов Н. М. Приемы санитарного изучения водоемов. М., 1960. 355 с.
- Дремкова П. П., Мирошниченко М. П. Изменение зообентоса р. Волги в районе Волгограда в связи с постройкой ГЭС им. XXII съезда КПСС. — Вопр. экол., 1962, т. 5, с. 57—58.
- Дюжиков А. Т. О биологии и промысле волжской многол. — Учен. зап. Саратовск. ун-та, 1958, сер. биол., т. 51, вып. 1, с. 13—25.
- Дьяконов Ф. Ф. Некоторые наблюдения над обрастаниями пароходов Нижней Волги. — Работы Волжск. биол. ст., 1925, т. 8, № 1, с. 137—156.
- Дьяченко И. П. Фауна зарослей прибрежной зоны Иваньковского и Угличского водохранилищ. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1968, т. 67, с. 298—303.
- Егерева И. В. Краткие итоги работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных. — В кн.: Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Казань, 1970, с. 48—50.
- Егерева И. В., Милонидова В. П., Милонидов Г. Ф. Микрозообентос и питание рыб. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1972, вып. 12, с. 32—41.
- Екатерининская Н. Г. Фауна олигохет Камского отрога Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1960, вып. 9, с. 141—152.

- Елагина Т. С. Зоопланктон Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС. — В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 244—256.
- Елизарова В. А. Влияние подогрева на состояние фотосинтетических пигментов фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 17, с. 13—18.
- Есырева В. И. Заметка о двух видах рода *Melosira* из зимнего фитопланктона реки Волги около Н-Новгорода. — Изв. Бот. сада АН СССР, 1931, т. 30, вып. 5—6, с. 653—658.
- Есырева В. И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького. — Учен. зап. Горьковск. ун-та, 1935, сер. биол., вып. 4, с. 83—119.
- Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. — Тр. Бот. сада АН СССР, М., 1945, вып. 82, с. 40—90.
- Есырева В. И., Тухсанова И. Г., Хренова Т. Н., Шахматова Р. А. Гидробиологические исследования на трассе строительства Чебоксарской ГЭС. — Учен. зап. Горьковск. ун-та, 1968, сер. биол., вып. 90, с. 76—79.
- Есырева В. И., Юлова Г. А. Некоторые данные о водорослях реки Ветлуги по наблюдениям 1966 года. — Учен. зап. Горьковск. ун-та, 1963, сер. биол., вып. 90, с. 118—120.
- Есырева В. И., Юлова Г. А., Охупкин А. Г. Фитопланктон р. Волги в районе от г. Городца до устья р. Оки. — Учен. зап. Горьковск. ун-та, 1973, сер. биол., вып. 162, с. 108—115.
- Ефимова Т. А. Угличское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 26—39.
- Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. — Тр. ЗИН АН СССР, 1940, т. 5, вып. 3—4, с. 519—991.
- Жадин В. И. Донная фауна Волги у Жигулей и ее возможные изменения. — Тр. ЗИН АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3—4, с. 413—466.
- Жгарева И. Н., Бочиню Г. И. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопильную фауну Иваньковского водохранилища. — В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 57—60.
- Желтенкова М. В. Состав личи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.). — Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 3, с. 257—268.
- Жилкина И. И. Экологические и фитоценологические исследования водной растительности в связи с вопросами гидростроительства на Нижней Волге. — Автореф. канд. дис., Саратов, 1955. 20 с.
- Засухин Д. И. *Protozoa* р. Оки у г. Муром. — Работы Окской биол. ст., 1924, т. 3, № 1, с. 46—52.
- Засухин Д. И., Кабанов П. М., Пензенцова Е. С. К изучению микроскопического населения песков в русле р. Оки. — Рус. гидробиол. журн., 1927, т. 6, № 3—5, с. 159—184.
- Зенин А. А. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Л., 1965. 260 с.
- Зенин А. А. Изменение гидрохимического режима р. Волги в связи с сооружением на ней каскада водохранилищ. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 30—32.
- Зенин А. А., Васильева В. И. Режим биогенных и органических веществ и газового состава в воде Волги до ее зарегулирования (1954—1955). — Гидрохим. матер., 1961, т. 32, с. 31—46.
- Зминова Н. А. Количественная характеристика взвесей Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 230—249.
- Зминова Н. А. Состав взвесей Рыбинского водохранилища. — В кн.: Динамика водных масс водохранилищ. М.—Л., 1965, с. 100—111.
- Зминова Н. А., Курдин В. И. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 199—210.
- Зиновьев Е. А., Соловьева Н. С. Камское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 148—161.
- Знаменский В. А., Москвина Н. Н. Влияние основных гидрологических факторов на мшерализацию воды в водохранилищах волго-камского каскада. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, 1976, вып. 231, с. 47—78.
- Зозуля С. С. Некоторые аспекты поведения *Bythotrephes longimanus* (Leydig). — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 30—32.
- Зыков В. И. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за летние месяцы 1900 г. — Приложение к тр. Саратовск. о-ва естествоисп., 1900, т. 1, вып. 1, с. 1—25.
- Зыков В. И. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 1903, № 1, с. 1—48.
- (Зыков В.) Z y k o f f W. Die Protozoa des Potamoplanktones der Wolga bei Saratov. — Zool. Anz., 1902, Bd 2, N 5, S. 87—94.
- (Зыков В.) Z y k o f f W. Bemerkung über das Plankton des Wolgadeltas. — Zool. Anz., 1905a, Bd 29, N 9, S. 375—400.

- (Зыков В.) Zykoff W. Über das Protozoenplankton bei Romanow-Borisoglebsk. — Zool. Anz., 1905b, Bd. 29, N 2, S. 230—257.
- Иванов В. П., Астапова Н. И. Опыт выращивания рыбы на рисовых полях дельты Волги. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 241—245.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. Структурные особенности и численность популяции снетка *Osmerus eperlanus eperlanus morpho spirinchus* Raf. Рыбнического водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 415—422.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Володин В. М., Половкова С. Н. Вспление и физиология пресноводных организмов. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 178—182.
- Иватин А. В. Микробиологическая характеристика Куйбышевского водохранилища в 1965 г. — Микробиология, 1968, т. 37, вып. 2, с. 360—366.
- Иватин А. В. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище в 1966 г. — Информ. бюл. «Бiol. внутр. вод.», 1970, № 8, с. 15—19.
- Иватин А. В. Корреляция между общей численностью бактерий и количеством взвешенных веществ в воде Куйбышевского водохранилища. — Информ. бюл. «Бiol. внутр. вод.», 1973, № 26, с. 4—6.
- Иватин А. В. Продукция фитопланктона и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 3, с. 65—69.
- Идельсон М. С. Зообентос пойменных водоемов дельты р. Волги и его значение в питании рыб. — Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океанограф., 1941, т. 16, с. 103—118.
- Изюмова Н. А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. М.—Л., 1977. 290 с.
- Ильина Л. К., Поддубный А. Г. Режим уровней Верхне-волжского водохранилища и его регулирование в интересах рыбного хозяйства. — В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963, с. 47—56.
- Иоффе Ц. И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1968, т. 67, с. 7—29.
- Иоффе Ц. И. Акклиматизационные фонды беспозвоночных СССР. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1973, т. 84, с. 18—68.
- Исачев А. И. О работе рыбопропускных сооружений в Советском Союзе. — В кн.: Поведение рыб в зоне гидротехнических сооружений. М., 1967, с. 43—50.
- Кабанов Н. М. Некоторые вопросы санитарно-биологического исследования Волги. — Тр. 6-го совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л., 1959, с. 189—191.
- Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря. — Рыбн. хоз-во, 1963, 180 с.
- Калинин Г. И., Клигге Р. К., Полущкин Е. В. Изменение уровня Каспийского моря как показателя условий увлажнения Волжского бассейна. — Матер. Всесоюз. науч. конф. по проблеме комплексн. использования и охраны водн. ресурсов бассейна Волги, Пермь, 1975, вып. 1, с. 26—28.
- Калинина А. В. Зарастание Ивановского водохранилища. — Работы учреждений отдели биол. наук АН СССР за 1941—1943 гг., М.—Л., 1945а, с. 41—42.
- Калинина А. В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря. — Сов. бот., 1945б, т. 13, с. 25—38.
- Калинина А. В. К вопросу о культурном использовании водохранилищ. — Природа, 1946, № 2, с. 39—43.
- Калиниченко М. Я. Организация и размещение рыбной промышленности на Горьковском водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 59, с. 258—299.
- Катунин Д. И. Заливание дельты в условиях работы Волго-Камского каскада гидроэлектростанций. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 35—41.
- Катунин Д. И., Кузьмин А. Г., Осадчих В. Ф., Лексюткин А. Ф. Оптимальный режим работы вододелителя в дельте Волги и схема организации рыболовства в условиях эксплуатации. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 9—33.
- Кесслер К. Ф. Русские речные раки. — Тр. Русск. энтомол. о-ва, 1874, т. 8, № 1—4.
- Кесслер К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Повтийской ихтиологической области. — Тр. Арало-Каспийской экспед., 1877, вып. 4, с. 1—303.
- Квасов Д. Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975. 278 с.
- Кпрниченко М. Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулирования Волги. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 153—158.
- Кпрниченко М. Я. Экология онтогенетических стадий дрейссены в реках Волге и Каме. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, с. 175—181.
- Кпрниченко М. Я., Ляхов С. М. О проникновении *Theodoxus pallasi* Lindh. (Mollusca, Gastropoda) в Нижнюю Волгу. — Матер. по гидрол. и биол. волжских водохранилищ, М.—Л., 1963, с. 17—18.

- К и с е л е в И. А. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилищ на Волге. — Тр. ЗИН АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3, с. 567—584.
- К и с е л е в а Е. И. Планктон Рыбинского водохранилища. — Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР, 1954, вып. 2, с. 22—31.
- К и с е л е в и ч К. А. Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности. Астрахань, 1926. 48 с.
- К л и м о в а А. К. Фитопланктон Волгоградского водохранилища в первые годы после зарегулирования стока. — Науч. докл. Высшей школы, биол. науки, 1964, № 1, с. 99—102.
- К л и м о в а А. К. Сезонная динамика группового состава и численности фитопланктона Волгоградского водохранилища в первые годы после его заполнения. — Науч. докл. Высшей школы, биол. науки, 1966, № 1, с. 98—102.
- К л и м о в а А. К. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона Волгоградского водохранилища в районе Саратова. — В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969, с. 75—80.
- К о б л и ц к а я А. Ф., К о с о в а А. А., Г о р б у н о в К. В. Комплексное изучение водоемов — путь к разработке биологических основ их рыбохозяйственного использования. — Тез. докл. III съезда ВГБО, 1976, с. 192—194.
- К о в а л е в с к а я Р. З., К а р а б а н о в и ч В. С. Первичная продукция планктона Волги и ее водохранилищ. — Водные ресурсы, 1975, № 1, с. 86—93.
- К о ж е в н и к о в Г. П. Формирование рыбных запасов Горьковского водохранилища в первые годы его существования. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 59, с. 43—97.
- К о ж е в н и к о в Г. П., Л е с н и к о в а Г. В. Горьковское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, с. 87—105.
- К о ж и н Н. И. Осетровые СССР и их воспроизводство. — Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 1964, т. 52, с. 21—59.
- К о ж и н Н. И., Г е р б и л ь с к и й Н. Л., К а з а н с к и й Б. Н. Биотехника разведения осетровых и принципиальная схема осетрового рыбноводного завода. — В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М., 1963, с. 29—34.
- К о л о с о в а Нат. Н., К о л о с о в а Н. Н. Биогенные элементы и их сток в р. Волге у г. Куйбышева до ее зарегулирования (1951—1954). — Гидрохим. матер., 1961, т. 31, с. 68—77.
- К о н с т а н т и н о в А. С. Бентос Волги близ Саратова и влияние на него загрязнения. — Тр. Саратовск. отд-ния Касп. фил. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1953, т. 2, с. 72—151.
- К о н с т а н т и н о в А. С. Изменения в фауне беспозвоночных Волги близ Саратова за последние 65 лет. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 141—143.
- К о н с т а н т и н о в А. С. Сиртон и бентосток Волги близ Саратова в 1966 г. — Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 1, с. 20—30.
- К о н с т а н т и н о в А. С. Зооперифитон Волгоградского водохранилища в районе Саратова. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1974, т. 10, с. 79—92.
- К о н с т а н т и н о в А. С. Зообентос Волги выше и ниже Саратова в 1968 г. — В кн.: Физиология и популяционная экология животных. 1973, вып. 1 (3), с. 33—42.
- К о н с т а н т и н о в А. С., Н и к о л ь с к и й Г. В., П о д д у б н ы й А. Г., Р о м а н е н к о В. И., С т р о г а н о в Н. С., Я к о в л е в а А. Н. Рыбопродуктивность волжских водохранилищ и пути ее повышения в условиях комплексного использования водных ресурсов. — Вопр. ихтиол., 1976, т. 16, вып. 2 (97), с. 233—247.
- К о р д з Н. В. О зависимости между микробентосом и птомаопланктоном. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1950, вып. 1, с. 164—190.
- К о р е л ь к о в а И. Л. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 1, с. 22—25.
- К о с о в а А. А. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. — Тр. Астраханск. запов., 1958, вып. 4, с. 159—194.
- К о с о в а А. А. Экологическая характеристика зоопланктона типичных водоемов дельты р. Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 113—115.
- К о ш е в а А. Ф. Паразитофауна основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища в первый год существования. — Тр. Куйбышевс. мед. ин-та, 1961, т. 16, с. 79—97.
- К р а в ц о в И. В., С о р о к и н Ю. И. Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2 (5), с. 191—196.
- К р ы л о в а Л. П. Определение углерода органического вещества природных вод методом сухого сжигания. — Гидрохим. матер., 1957, т. 26, с. 237—242.
- К р ю г е р В. А. К изучению флоры поймы Камы и ее формирования. — Учен. зап. Молотовск. ун-та, 1947, т. 6, вып. 1, с. 75—79.
- К у д е р с к и й Л. А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада

- европейской части СССР. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыби. хоз-ва, 1971, т. 76, с. 113—124.
- Кудерский Л. А. О биологических основах и эффективности акклиматизационных работ во внутренних водоемах. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыби. хоз-ва, 1973, т. 84, с. 5—17.
- Кудерский Л. А. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах (озерах, водохранилищах, реках). — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыби. хоз-ва, 1974, т. 87, с. 94—119.
- Кудрявцев В. М. Микробиологическая характеристика Волги от Куйбышевской до Волгоградской плотины. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 14—22.
- Кудрявцев В. М. Численность, время генерации и продукция бактерий в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. — Микробиология, 1973, т. 42, вып. 1, с. 141—146.
- Кудрявцев В. М. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и численность бактерий в Волге и ее водохранилищах (июль, 1969 г.). — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974а, с. 19—27.
- Кудрявцев В. М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974б, с. 35—45.
- Кудрявцева Н. А. Влияние бытовых и промышленных стоков на солевой состав вод Верхней Волги от истоков до Ивановской плотины. — В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 43—51.
- Кузип П. С. Волга. — БСЭ, М., 3-е изд., 1971, т. 5, с. 293—294.
- Кузнецов С. И. Использование радиоактивного углерода  $C^{14}$  для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различного типа. — В кн.: Изотопы в микробиологии. М., 1955, с. 126—135.
- Кузнецов С. И. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 69—81.
- Кузнецов С. И., Карпова Н. С. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1961 и 1962 гг. — В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 117—122.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. М.—Л., 1963, 129 с.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. — В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 123—132.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1965 г. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 17—25.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1966 г. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971а, с. 17—22.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1967 г. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971б, с. 23—30.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Фотосинтез, деструкция органического вещества и динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1968 г. — В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972а, с. 3—12.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1969 г. — В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972б, с. 13—23.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Численность бактерий, продукция и деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1970 г. — В кн.: Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л., 1974а, с. 95—111.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С., Бакулина А. Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974б, с. 5—18.
- Кузнецова А. А. Динамика и сток фитопланктона р. Волги в районе Куйбышева. — Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, 1957, вып. 7, с. 108—110.
- Кузнецова А. А. Сток фитопланктона р. Волги у г. Куйбышева в незарегулированном потоке. — Тр. Куйбышевск. мед. ин-та, 1961, т. 16, с. 31—38.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. Автореф. канд. дис., Л., 1971, 19 с.



- Кузьмин Г. В. Списки видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Водоросли. — В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 304—311.
- Кузьмин Г. В. Современное состояние фитопланктона Волги. — Тез. докл. 2-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Борок, 1974, с. 85—90.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. — В кн.: Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 73—87.
- Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 13—60.
- Кузьмин Г. В., Балонов И. М. О подледном цветении воды Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод.», 1974, № 21, с. 21—26.
- Кузьмин Г. В., Девяткин В. Г. Видовой состав фитопланктона Иващевского водохранилища. — В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоема. Л., 1975, с. 5—31.
- Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 104—134.
- Кузьмин Г. В., Макарова И. В., Волошко Л. Н. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (van Goor) A. Cl. — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, вып. 3, с. 95—97.
- Кузьмин Г. В., Охачкин А. Г. Фитопланктон р. Волги на трассе строительства Чебоксарского водохранилища и прогноз его альгологического режима. — В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 32—47.
- Кузьмичев А. И., Стройкина В. Г. Синезеленые водоросли в водохранилищах Волги. — Тр. 3-й науч. конф. молодых ученых Молдавии, Кишинев, 1964, вып. 2, с. 12—14.
- Кузьмичев А. И., Стройкина В. Г. Синезеленые водоросли Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л., 1965, с. 40—42.
- Кулемин А. А. Промысловая ихтиофауна бассейна р. Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища. — Учен. зап. Ярославск. пед. ин-та, 1944, вып. 2, с. 64—100.
- Курашова Е. К. Состав и сезонные изменения зоопланктона Нижней Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 115—116.
- Курбангалеева Х. М. Планктон и бентос водоемов поймы Волги, заливаемых Куйбышевским водохранилищем в пределах ТАССР. — Учен. зап. Казанск. ун-та, 1957, т. 117, № 6, с. 5—180.
- Курдин В. П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 25—37.
- Курдина Т. Н., Девяткин В. Г. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на содержание кислорода и развитие фитопланктона в Иващевском водохранилище в зимний период. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 4, с. 75—80.
- Куртова Т. Н. Формирование водной и прибрежной растительности Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. гос. запов., 1953, вып. 2, с. 51—82.
- Куртова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. запов., 1957а, вып. 4, с. 403—466.
- Куртова Т. Н. Формирование растительности в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища. — Тез. докл. совещ. по биол. пробл. новых водоемов, Горький, 1957б, вып. 2, с. 2—5.
- Куртова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — В кн.: Дарвинский заповедник. Вологда, 1958, с. 47—56.
- Куртова Т. Н. Растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. запов., 1971, вып. 10, с. 170—190.
- Ласточкин Д. А. Рыбинское водохранилище. — Природа, 1947, № 5, с. 40—44.
- Ласточкин Д. А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1949, т. 1, с. 57—72.
- Лебедев Н. Н. Наблюдения над планктоном дельты р. Волги летом 1907 г. — Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., 1909, т. 1, вып. 1—2, с. 45—50.
- Левшина Н. А., Телитченко М. М. Санитарно-гидробиологическое исследование реки Вазузы и ее притоков в связи с регулированием стока. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, с. 108—115.
- Лемапова Н. А., Нусенбаум Л. М. Исследование половых желез осетра *Acipenser güldenstädtii* Brandt, пропускаемого через Волгоградский рыбоподъемник. — Вопр. ихтиол., 1969, т. 9, вып. 5 (58), с. 806—818.
- Леонтьев О. К., Федоров П. В. К истории Каспийского моря в поздне- и послехвалыпское время. — Изв. АН СССР, сер. географ., 1953, № 4, с. 64—73.
- Летчиковский М. А. О реальной возможности восстановления запасов беломышцы. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1968, т. 24, с. 152—157.
- Летчиковский М. А., Горюпова В. Н. Опыт совместного выращивания карповых рыб с различным спектром питания. — Тр. Касп. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1971, т. 26, с. 223—230.

- Лисицына Л. И. О флоре Горьковского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 14, с. 25—28.
- Литвинов А. С. О распространении волн попусков в нижнем бьефе Угличской ГЭС. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1968а, № 2, с. 26—30.
- Литвинов А. С. Течения в Рыбинском водохранилище. Автореф. канд. дис., Л., 1968б. 16 с.
- Лузанская Д. И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (озера, реки, водохранилища). Справочник. М., 1965. 599 с.
- Лукин А. В. Основные черты экологии осетровых в Средней Волге. — Тр. Тат. отд-ния Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1949, вып. 5, с. 3—60.
- Лукин А. В. Первые годы существования Куйбышевского водохранилища и условия формирования в нем стада промысловых рыб. — Тр. Тат. отд-ния Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1958, вып. 8, с. 6—32.
- Лукин А. В. Рыбы Среднего Поволжья. Методическое пособие. Казань, 1971. 85 с.
- Лукин А. В. Куйбышевское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 105—118.
- Лукин А. В., Данилов Н. Н., Тихонов К. П. Биологическая дифференциация популяций весенне-нерестующих рыб Куйбышевского водохранилища. Казань, 1976. 76 с.
- Лукина Е. В. Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 97—99.
- Луферов В. П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 123—129.
- Луферов В. П. Сезонные изменения скорости заселения эпибионтами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., 1965а, с. 144—150.
- Луферов В. П. О пагоде прибрежья Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., 1965б, с. 151—154.
- Луферов В. П. Подъем личинок *Chironomidae* к поверхности воды в зависимости от освещенности. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.—Л., 1966, с. 251—254.
- Луферова Л. А. (Лоханина). Влияние ГЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 6, с. 38—39.
- Луферова Л. А. Прибор для изучения влияния течения на водных беспозвоночных. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, № 12, с. 62—64.
- Луферова Л. А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 130—142.
- Ляхов С. М. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции. — Науч. докл. высшей школы, отд-ние биол., 1958, № 3, с. 16—19.
- Ляхов С. М. Бентос Волги у Куйбышева и его динамика. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 106—128.
- Ляхов С. М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961а, вып. 4 (7), с. 187—203.
- Ляхов С. М. Бентосток в Волге у г. Куйбышева до зарегулирования ее стока. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1961б, т. 11, с. 151—161.
- Ляхов С. М. Основные черты распределения бентоса в Куйбышевском водохранилище. — Матер. 1-й науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевского водохранилища, 1963, вып. 3, с. 83—88.
- Ляхов С. М. Работы Института биологии внутренних вод АН СССР по защите гидротехнических сооружений от обрастаний дрейссеной. — В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.—Л., 1964, с. 66—70.
- Ляхов С. М. Состав и закономерности распределения донной фауны в новых водохранилищах волжского каскада. — В кн.: Вопросы гидробиологии. М., 1965, с. 267—268.
- Ляхов С. М. Бентос Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. — Гидробиол. журн., 1967, т. 3, № 3, с. 42—46.
- Ляхов С. М. Бентос Куйбышевского водохранилища за десять лет его существования (1956—1965). — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, Куйбышев, 1971, с. 153—157.
- Ляхов С. М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 4, с. 21—23.
- Ляхов С. М., Михеев В. П. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования. — В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.—Л., 1964, с. 3—18.
- Ляхов С. М., Мордухай-Болтовской Ф. Д. О распространении *Jaera sarsi* Valk. (Crustacea, Isopoda) в бассейне Волги. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», Л., 1973, № 20, с. 29—33.
- Мажейкайте С. И. Планктонные простейшие. — В кн.: Зоопланктон Опежского озера. Л., 1972, с. 40—125.

- Макарова И. В., Кузьмин Г. В., Рябкова Л. П. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thlassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1976, т. 13, с. 28—31.
- Макарушиц А. В. Возможности и роль биологического анализа в оценке степени загрязнения водоемов. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 2, с. 98—104.
- Маловицкая Л. М. Биология диатомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* Рыбинского водохранилища. — Автореф. канд. дис., Ростов н/Д, 1962. 17 с.
- Мамеева Н. В. Предварительные результаты исследования инфузорий прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973а, № 18, с. 28—31.
- Мамеева Н. В. К изучению простейших р. Волги. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973б, № 21, с. 28—32.
- Мамеева Н. В. К изучению инфузорий Ивановского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», Л., 1974, № 23, с. 33—36.
- Мамасва Н. В. Планктонные инфузории р. Волги. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 1, с. 33—38.
- Марголина Г. Л. Интенсивность процессов распада органического вещества в водохранилищах Волги и Дона летом 1965 г. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 45—53.
- Марголина Г. Л. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища и интенсивность распада органического вещества в его воде. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 43—48.
- Марков А. В. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской ССР. — Учен. зап. Казанск. ун-та, 1955, т. 115, кн. 1, с. 5—305.
- Марков Г. С., Иванов В. П. Влияние зарегулированного стока Волги на паразитофауну осетровых рыб. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 183—184.
- Маркузова Л. М. Зоопланктон некоторых портов Куйбышевского водохранилища как показатель их загрязнения. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 117—119.
- Матарзи Ю. М. Проблемы комплексных географо-гидрологических исследований формирования крупных водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. (На примере Камского каскада). — Автореф. докт. дис., Пермь, 1971. 46 с.
- Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах. (Дополнение к Гидрол. ежегоднику), т. 4, вып. 4, 8, 1969—1973. Куйбышев, 1972—1976.
- Матвеев В. И. Гидатофиты Куйбышевской области. — Учен. зап. Куйбышевск. пед. ин-та, 1961, т. 23, с. 41—45.
- Махотин Ю. М. Эффективность размножения основных промысловых рыб Куйбышевского водохранилища. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1964, вып. 10, с. 180—194.
- Махотина М. К. Вертикальное распределение зоопланктона в Камском расширении Куйбышевского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 119—120.
- Махотина М. К., Соколова Н. К. Зоопланктон заливов. — Тр. Тат. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1972, вып. 12, с. 24—31.
- Мейснер Е. В. Зимний кислородный режим Ивановского водохранилища и канала им. Москвы в связи с годовыми различиями в их эксплуатации. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 40—46.
- Милашевич К. О. Etudes sur la faune des mollusques vivant terrestres et fluviales de Moscou. — Bull. de la Soc. Nat. de Moscou, 1881, vol. 56, p. 78—91.
- Милонидов В. П. Фауна беспозвоночных в зарослях высших водных растений Куйбышевского водохранилища. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1974, т. 89, с. 99—106.
- Милонидов В. П. Зообентос заливов Куйбышевского водохранилища. — Автореф. канд. дис., Казань, 1975. 32 с.
- Мирошниченко М. П., Дремкова П. П., Гламазда В. В. Зоопланктон и зообентос Волги в нижнем бьефе Волгоградского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 120—122.
- Митропольский В. И. Донная фауна Рыбинского водохранилища (по материалам 1970 г.). — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973а, № 17, с. 29—33.
- Митропольский В. И. К распределению сферид в Ивановском водохранилище и его притоках. — Гидробиол. журн., 1973б, т. 9, № 6, с. 96—99.
- Митропольский В. И. Зообентос Ивановского водохранилища в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 24, с. 19—23.
- Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. — В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50—70.
- Михеева Т. М. Фитопланктон и продукция органического вещества верхнего Днепра. — В кн.: Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 113—127.

- Михеева Т. М., Бусько С. А. К изучению фитопланктона Волги и его продукционных особенностей. — Водн. ресурсы, 1975, № 1, с. 101—109.
- Монаков А. В. К вопросу о распределении *Acanthocyclops viridis* Jurine в Рыбинском водохранилище. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 1, с. 36—39.
- (Монаков А. В.) Monakov A. V. Review of studies of feeding of aquatic invertebrates conducted at the Institute of biology of inland waters Ac. Sci. USSR. — T. Fish. Res. Board Canada, 1972, vol. 29, p. 363—383.
- Монаков А. В., Мордухай-Болтовской Ф. Д. К методике исследования придонной микрофауны. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, № 4, с. 55—59.
- Монакова С. В. Содержание летучих жирных кислот в донных отложениях Волги. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1977, № 33, с. 63—66.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, М.—Л., 1959, вып. 1 (4), с. 161—175.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., 1965, с. 3—11.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. Суточные вертикальные миграции пресноводных хищных клadoцер *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes Ceydig* (Crustacea, Cladocera). — Тр. Ин-та рыбн. промышленности, Калининград, 1968, с. 187—200.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. О систематическом положении *Corophium devium* (Wundsch.). — ДАН СССР, 1947, т. 56, № 4, с. 437—440.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1955, вып. 2, с. 32—88.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958, вып. 3, с. 7—19.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.). — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 118—138.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Л., 1960. 288 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 49—177.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1963а, вып. 5 (8), с. 36—45.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1960—1962 гг. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963б, с. 60—77.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Биология и систематика полифемид Понто-Каспийского бассейна. — Тез. докл. 1-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, М., 1965, с. 301.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Состояние бентоса озерной части Горьковского водохранилища в 1963—1969 гг. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 16, с. 16—19.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (общий обзор). — В кн.: Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. — Тр. Дарвинск. запов., 1974, вып. 12, с. 158—195.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Исследования Института биологии внутренних вод АН СССР по влиянию теплоэлектростанций на биологию водоемов. — Водн. ресурсы, 1975, № 6, с. 46—61.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Галлицкий В. Т. О дальнейшем распространении каспийских полифемидей по водохранилищам понтокаспийских рек. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 21, с. 40—44.
- 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., 1976, с. 67—82.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Ляхов С. М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 1, с. 21—27.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Монаков А. В. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 78—90.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958, вып. 3, с. 142—193.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Столбунова В. Н., Ривьер И. К. О нахождении *Moina brachiata* (Jurine 1820) и *M. micrura* (Kurz, 1874) в Рыбинском водохранилище. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 28, с. 21—26.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д., Чиркова З. И.) Mordukhai-

- Волтовской Ph. D., Chirkova Z. N. Description of *Ilyocryptus cornutus* M. Bolt. and Chirk. — Crustaceana, 1973, vol. 25, N 2, p. 119—128.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Шилова А. И. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes*. — ДАН СССР, 1955, т. 105, № 1, с. 152—155.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Экзерцев В. А. Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности водохранилищ. — В кн.: Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев, 1971, с. 57—58.
- Мороховец Л. В. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его затопления. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2 (5), с. 22—30.
- Москвитин А. И. Молого-Шекснинское межледниковое озеро. — Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, 1947, вып. 88, № 26, с. 5—18.
- Наумов Н. П. Экология животных. Учебное пособие для ун-тов. М., 1963. 534 с.
- Небольсина Т. К. Волгоградское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 130—148.
- Небольсина Т. К. Биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища при современном гидрологическом режиме. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1977, т. 15, с. 11—20.
- Небольсина Т. К., Вьюшкова В. И., Герасимова Н. А., Донецкая В. В., Загора Л. П. Годовая продукция Волгоградского водохранилища на разных трофических уровнях и использование корма рыбами. — Тез. докл. 3-го съезда ВГБО, Рига, 1976, с. 224—226.
- Небольсина Т. К., Елизарова И. С., Роевко О. В., Абрамова Л. П. Численность промысловых рыб Волгоградского водохранилища и мероприятия по повышению его рыбопродуктивности. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1971, т. 10, с. 129—175.
- Исгоновская И. Т. Череповецкое водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 69—87.
- (Исневостнова-Жадина Е.) Neiswestnowa-Shadina E. Zur Kenntnis des rheophilen Mikrobenthos. — Arch. Hydrobiol., 1935, Bd 28, S. 555—582.
- Исневостнова-Жадина Е. С. Планктон Ивановского водохранилища в 1937—1938 гг. — Тр. ЗИН АН СССР, 1941, т. 7, вып. 1, с. 170—192.
- Исневостнова-Жадина Е. С., Ляхов С. М. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов. — Тр. ЗИН АН СССР, 1941, т. 7, вып. 1, с. 193—287.
- Исчваленко С. И. Донная фауна в первые 4 года после заполнения Саратовского водохранилища. — Тр. Саратовск. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1973, т. 12, с. 94—103.
- Исчваленко С. И. Донная фауна мелководий Волгоградского водохранилища. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1974, т. 89, с. 188—194.
- Исханоров Ю. И. Результаты вселения угря в озеро Семгер. — В кн.: Рыбное хозяйство Калининской области. М., 1974, с. 100—107.
- Исханоров Ю. И. Ивановское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыб. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 5—26.
- Искупфорова Е. И., Романенко В. И. Численность сапрофитных бактерий в воде Рыбинского и Шекснинского водохранилищ при посевах на питательные среды различного состава. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 15, с. 5—9.
- Искульский Г. В. Экология рыб. М., 1961. 28 с.
- Искульский 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., 1976, с. 127—134.
- Обеднентова Г. В. О времени и причинах Хвалынской трансгрессии Каспия. — Изв. АН СССР, сер. географ., 1964, № 1, с. 74—80.
- Обеднентова Г. В. Реки прошлого — создатели нефти. — Природа, 1974, № 7, с. 29—37.
- Обеднентова Г. В. Формирование речных систем Русской равнины. М., 1975. 175 с.
- Озеров С. А. Волга, Ока и Москва-река как источники водоснабжения г. Москвы. — Тр. Комис. по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы, М., 1927, вып. 4, с. 1—163.
- Островые в Волгоградском и Саратовском водохранилищах. Саратов, 1971, т. 11, с. 171.
- Остапеня А. И., Дубко Н. В. Биохимическое потребление кислорода в Волге. — Водные ресурсы, 1975, № 1, с. 94—100.
- Остроумов А. А. Перестовые миграции каспийского пузанка в Северном Каспии. — Тр. Волго-Касп. науч. рыбохоз. ст., 1947, т. 9, вып. 1, с. 3—37.
- Охапкин А. Г., Кузьмин Г. В., Девяткин В. Г. Опыт применения метода Пацгле и Букка в модификации Сладечека к оценке качества воды Волги и ее водохранилищ по фитопланктону. — В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с. 142—143.

- Павлинова Р. М. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затопа в 1926 и 1927 гг. — Тр. Ин-та сооружений. Центральный комитет водосохранения. М., 1930, вып. 7, ч. 2, с. 3—165.
- ✓ Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российской Империи. СПб, 1773, т. 3. 657 с.
- Пан Л. Газовый режим охлаждающей воды Конаковской ГРЭС и его влияние на Ивановское водохранилище. — Матер. к совещ. по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969, с. 101—110.
- Панкратова В. Я. Распределение донной фауны в Верхне-Волжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня. — Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 5, с. 776—789.
- Пахомов М. С. Влияние водохранилищ на сток р. Волги. — Изв. АН СССР, сер. географ., 1976, № 6, с. 67—77.
- Петрова М. А. Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище. — Гидробиол. журн., Киев, 1967, т. 3, № 6, с. 48—56.
- Петрова М. А., Гарасова Т. Н. Энергетический баланс зоопланктонового сообщества Горьковского водохранилища. — Тез. докл. 2-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Кинешев, 1970, с. 292—293.
- Пидгайко М. Л., Лаврентьева Г. М. Распределение фито- и зоопланктона в условиях зарегулированной Волги. — Тез. докл. 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Рига, 1976, с. 230—233.
- Потрович В. В. Образование и стаивание льда на озерах, водохранилищах и расчет стоков ледостава и очищения. М., 1958. 192 с.
- Пирогов В. В. Дрейссена в авандельте Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водосмов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 150—151.
- Пирогов В. В. О находении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 6, с. 912—913.
- Пирогов В. В. Малакофауна дельты Волги. Автореф. канд. дис., Л., 1974. 49 с.
- Пирожников П. Л. Биологические ресурсы водохранилищ (история изучения, состояние, рыбохозяйственное значение). — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1972, т. 77, с. 5—77.
- Поддубная Т. Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958, вып. 2, с. 195—213.
- Поддубная Т. Л. Динамика донного населения Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод ГРЭС и за его пределами. — Матер. 4-го симп. по влиянию подогретых вод ТЭС на гидрол. и биол. водосмов. Борок, 1971, с. 49—50.
- Поддубная Т. Л., Митропольский В. И., Шилова А. И., Зеленцов Н. Н. Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 42—56.
- Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания. — В кн.: Биология рыб волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 131—138.
- Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312 с.
- Поддубный А. Г., Ильина Л. К. Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги. — В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.—Л., 1965, с. 19—38.
- Поддубный А. Г., Фортунатов М. А. Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон. — Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 4 (21), с. 599—611.
- Подлесный А. В. Белорыбца *Stenodus leucichthys* Güld. — Тр. Сибирск. отд-ния Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1947, т. 7, вып. 1, с. 3—181.
- Пономарев А. П. К оценке воды р. Волги по ее флоре. — Приложение к протоколам заседаний Общества естествоиспытателей при Казанском Университете. Казань, 1925, № 341, с. 1—16.
- Попа И. Е. Список организмов, найденных во время работы на Волжской биологической станции. — Отчет о деятельности Волжской биол. ст. за лето 1901 г., Саратов, 1902, с. 71—76.
- Постнов И. Е. Кормовая ценность зоопланктона нижней части Горьковского водохранилища. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водосмов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 123—124.
- Потапов А. А. Распределение водных растений в заливах Ивановского и Пестринского водохранилищ в зависимости от различий химического состава воды и характера донных отложений. — В кн.: Строительство водохранилищ и проблемы малярии. М., 1954, с. 40—64.
- Потапов А. А. Зарастание водохранилища при различном режиме уровней. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 9, с. 1271—1278.
- Православлев П. А. Каспийские осадки в низовьях р. Волги. — Изв. Центр. гидrometeorол. бюро, 1926, вып. 6, с. 86—105.

- Преображенская Е. Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. запов., 1960, вып. 6, с. 253—321.
- Примаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959а, вып. 1 (4), с. 82—101.
- Примаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда. I. Состав и численность фитопланктона до образования водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959б, вып. 2 (5), с. 52—65.
- Примаченко А. Д. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек европейской части СССР. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 59—86.
- Примаченко А. Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957). — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 3—19.
- Примаченко А. Д. Синезеленые водоросли планктона Волги до и после зарегулирования стока. — В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л., 1965, с. 34—39.
- Примаченко А. Д. Основные особенности развития волжского фитопланктона после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. — Гидробиол. журн., 1966а, т. 2, № 2, с. 17—25.
- Примаченко А. Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966б, с. 3—35.
- Пушкин Ю. А. Воткинское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 161—176.
- Пырина И. Л. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, № 3, с. 17—20.
- Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. — В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 249—270.
- Пырина И. Л. Фотосинтез пресноводного фитопланктона при различных световых условиях в водоеме. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967а, с. 202—210.
- Пырина И. Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ. — В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967б, с. 34—42.
- Пырина И. Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л., 1967в, с. 94—103.
- Пырина И. Л. Первичная продукция в водохранилищах Верхней и Средней Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 88—90.
- Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в волжских водохранилищах. — Тез. докл. 2-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-2. Л., 1974, с. 20—24.
- Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 106—132.
- Пырина И. Л., Девяткин В. Г., Елизарова В. А. Экспериментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона. — В кн.: Антропогенные факторы жизни водоемов. Л., 1975, с. 67—84.
- Пырина И. Л., Паумова Е. И. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в сбросных водах Конаковской ГРЭС. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 17, с. 18—22.
- Пырина И. Л., Рутковская В. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 48—60.
- Радищев В. П. О колебаниях химического состава волжской воды у Саратова. — Работы Волжск. биол. ст., 1926, т. 8, № 4—5, с. 231—264.
- Разумов А. С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. — Микробиология, 1932, т. 1, вып. 2, с. 131—146.
- Раушенбах В. А., Бенинг А. Л. Заметка о зимнем планктоне реки Волги под Саратовым. — Работы Волжск. биол. ст., 1912, т. 4, № 1, с. 3—56.
- Ривьер И. К. Материалы по размножению хищных *Cladocera* (*Leptodora kindtii* и *Vythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 105—112.
- Ривьер И. К. Изменения зоопланктона Ивановского плеса под влиянием теплых сбросов вод Конаковской ГРЭС. — Матер. 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидр. и биол. водоемов. М., 1974а, с. 143—145.
- Ривьер И. К. Зоопланктон в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС в 1967—

- 1968 г. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974б, с. 117—125.
- Р и в ь е р И. К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. — В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 220—243.
- Р и в ь е р И. К., Г р е б с ю к Л. П., Ж а в о р о н к о в а О. Д. Поведенческие аспекты распределения и миграции некоторых *Cladocera*. — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 73—75.
- Р о м а н е н к о В. И. Краткая микробиологическая характеристика р. Шексны и Северо-Двинского канала. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, № 5, с. 9—11.
- Р о м а н е н к о В. И. Количество летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища, определенное методом хроматографии. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, № 13, с. 39—43.
- Р о м а н е н к о В. И. Потенциальная способность микрофлоры воды к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. — Микробиология, 1963, т. 32, вып. 4, с. 668—674.
- Р о м а н е н к о В. И. Гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  бактериальной флоры воды. — Микробиология, 1964, т. 33, вып. 4, с. 679—683.
- Р о м а н е н к о В. И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 133—153.
- Р о м а н е н к о В. И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967а, с. 54—60.
- Р о м а н е н к о В. И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967б, с. 61—74.
- Р о м а н е н к о В. И. Продукцирование органического вещества фитопланктона в Рыбинском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1971а, т. 7, № 4, с. 5—10.
- Р о м а н е н к о В. И. Общая численность бактерий в Рыбинском водохранилище. — Микробиология, 1971б, т. 40, вып. 4, с. 707—713.
- Р о м а н е н к о В. И. Скорость потери органического вещества клетками планктонных водорослей. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1971в, № 9, с. 10—13.
- Р о м а н е н к о В. И. Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 110—125.
- Р о м а н е н к о В. И. Новый метод определения численности живых бактерий в водоемах и сравнение его с методом А. С. Разумова. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 22, с. 18—21.
- Р о м а н е н к о В. И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. — В кн.: Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60—67.
- Р о м а н е н к о В. И., Д а у к и т а А. С. Влияние света на интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях воды. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1969, № 3, с. 10—12.
- Р о м а н е н к о В. И., Д о б р ы н и н Э. Г. Потребление кислорода, темповая ассимиляция  $\text{CO}_2$  и интенсивность фотосинтеза в натуральных и профильтрованных пробах воды. — Микробиология, 1973, т. 42, вып. 4, с. 573—575.
- Р о м а н е н к о В. И., К у з ь ц о в С. И. Деструкция органического вещества в пловых отложениях. — Микробиология, 1972, т. 41, вып. 2, с. 356—361.
- Р о м а н е н к о В. И., Н и к и ф о р о в а Е. И. Развитие бактерий на растворенных органических веществах пресных водоемов. — Микробиология, 1974, т. 43, вып. 1, с. 133—137.
- Р о м а н е н к о В. И., Р о м а н е н к о В. А. Деструкция органического вещества в пловых отложениях Рыбинского водохранилища. — В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с. 24—31.
- Р о м а н е н к о В. И., Р о м а н е н к о В. А. К методике определения численности бактерий в пловых отложениях водоемов. — Микробиология, 1971, т. 40, вып. 5, с. 912—915.
- Р о с с и н с к и й Д. М. Материалы к познанию беспозвоночных Москва-реки. — Дневник Зоол. отд-ния о-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., 1892, т. 67, № 6, с. 17—35.
- Р о с с о л и м о Л. Л. Очерки по географии внутренних вод СССР. Реки и озера. М., 1952, с. 48—84.
- Р о щ у н к о В. Ф. Материалы по цветности и химическому составу вод Верхневолжского водохранилища. — В кн.: Химизм внутренних водоемов и факторы их загрязнения и самоочищения. Л., 1968, с. 120—128.
- Р о щ у н к о В. Ф. Характеристика цветности и химического состава воды верхоньев Волги. — Сб. работ Рыбинской гидрометеорол. обсерватории, 1970, вып. 5, с. 145—183.
- Р у т к о в с к и й В. И., К и р е в а А. С. Основные черты кислородного режима



- Рыбинского водохранилища. — Тр. VI совещ. по проблемам внутренних вод, М.—Л., 1957, с. 301—310.
- Р у х л я д е в Ю. П. Зоопланктон р. Волги в аспекте продукции и стока. — Тез. докл. 14-й науч. сессии Куйбышевск. мед. ин-та, Куйбышев, 1953, с. 67—74.
- Р у х л я д е в Ю. П. Биомасса и сток зоопланктона Волги под Куйбышевом в условиях ненарушенного режима. — Автореф. канд. дис., 1960. 23 с.
- Р ы б и н с к о е водохранилище и его жизнь. (Под. ред. Б. С. Кузина). Л., 1972. 364 с.
- С а б а п е е в В. П. Список наземных и пресноводных моллюсков, встречающихся в Ярославской губернии. — Тр. о-ва для послед. Ярославской губернии, М., 1880, вып. 1.
- С а л м а н о в М. А. Численность и распределение бактерий, участвующих в круговороте азота, в Куйбышевском водохранилище. — В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 208—214.
- С а л м а н о в М. А., С о р о к и ц Ю. И. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1962, № 4, с. 603—614.
- С а л т а н к и п В. П. Влияние зарегулирования на биогенный сток р. Волги. — Мировое рыболовство, М., 1969, № 5—6, с. 45—58.
- С а п п о Г. Б. Запасы леща Иваньковского водохранилища и влияние на них сбросных теплых вод Копановской ГРЭС. — В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1974, с. 44—50.
- С а п п о Л. М. Особенности кислородного режима Иваньковского водохранилища в подледный период. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 25, с. 37—40.
- С а р а л о в А. И. Определение фиксации молекулярного азота в водной толще с помощью ацетиленового метода. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 25, с. 44—46.
- С е б е н ц о в Б. М., Б и с к Д. И., М е й с е н е р Е. В. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года существования. — Тр. Воронежск. отд-ния Всерос. науч.-исслед. ин-та пруд. рыбн. хоз-ва, 1940, т. 3, вып. 2, с. 9—95.
- С е м е н о в а Л. М. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водоемах. Л., 1968, с. 21—27.
- С е м е н о в а Л. М. О вертикальном распределении и суточных миграциях *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 91—94.
- С и д е н к о В. И. Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища на четвертом—шестом году его образования (1962—1964 гг.). — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 8, с. 7—26.
- С и д е н к о В. И. Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1971, т. 10, с. 3—22.
- С и д е н к о В. И. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления (1968—1971). — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1973, т. 12, с. 23—39.
- С и д е н к о В. И. Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища в 1968—1972 гг. — В кн.: Волгоградское водохранилище. Саратов, 1976, с. 3—16.
- С к а л ь с к а я И. А. Заселение древесных субстратов фауной в подогреваемой и неподогреваемой зоне у Костромской ГРЭС. — Матер. 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрол. и биол. водоемов, М., 1974, с. 165—168.
- С к а л ь с к а я И. А. Заселение дрейссеной (*Dreissena polymorpha*) новых субстратов в Горьковском водохранилище. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1976, № 31, с. 30—34.
- С к о п и н ц е в Б. А. Органическое вещество в природных водах. — Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1950, № 17. 290 с.
- С к о п и н ц е в Б. А. Еще раз о подледном гидрохимическом режиме Волги зимой 1939 г. — Гидрохим. матер., 1953, т. 20, с. 22—28.
- С к о п и н ц е в Б. А. Органическое вещество в воде Волги и ее водохранилищ. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 25—39.
- С к о п и н ц е в Б. А., Б а к у л и н а А. Г. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г. — В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.—Л., 1966, с. 3—32.
- С к о п и н ц е в Б. А., Б а к у л и н а А. Г. Новые данные по изучению органического вещества в водах Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинск. запов., 1974, вып. 12, с. 46—60.
- С к о п и н ц е в Б. А., Б а к у л и н а А. Г., Б и к б у л а т о в а Е. М., К у д р я н ц е в а Н. А., М е л ь н и к о в а Н. И. Органическое вещество в воде Волги и ее водохранилищ в июне 1966 г. и в июле 1969 г. — В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 39—53.
- С к о п и н ц е в Б. А., Б а к у л и н а А. Г., К у з н е ц о в а Н. С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ,

- Белого и Сиверского озер в многоводные 1965 и 1966 гг. — В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 67—85.
- Соколов А. А. Гидрография СССР. (Воды суши). Л., 1964. 536 с.
- Соколова Н. Ю. К фауне обрастания водохранилищ и водоемов. — Тр. 6-го совещ. по пробл. биол. внутр. вод, М.—Л., 1959, с. 589—596.
- Соколова Н. Ю., Поддубная Т. Л. Продуктивность бентоса Верхневолжских водохранилищ. — Тез. докл. 2-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974, с. 43—47.
- Сорокин Ю. И. Продуктивность хемосинтеза в иловых отложениях. — ДАН СССР, 1955а, т. 103, № 5, с. 875—877.
- Сорокин Ю. И. Определение величин хемосинтеза в воде Рыбинского водохранилища с применением  $C^{14}$ . — ДАН СССР, 1955б, т. 105, № 6, с. 1343—1345.
- Сорокин Ю. И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958а, вып. 3, с. 66—88.
- Сорокин Ю. И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. — Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, 1958б, вып. 3, с. 89—111.
- Сорокин Ю. И. О содержании сульфатов в грунтах Черемшанского и Сусканского заливов Куйбышевского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 6, с. 3—6.
- Сорокин Ю. И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961а, № 11, с. 3—6.
- Сорокин Ю. И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. — Микробиология, 1961б, т. 30, вып. 2, с. 289—293.
- Сорокин Ю. И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами. — Журн. общ. биол., 1961в, т. 22, вып. 4, с. 265—272.
- Сорокин Ю. И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части волжского плеса Рыбинского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1969, № 3, с. 7—10.
- Сорокин Ю. И., Розанова Е. П., Соколова Г. А. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением  $C^{14}$ . — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1959, т. 9, с. 351—359.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л., 1970, 372 с.
- Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971—1974 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 170—212.
- Стелеров В. П. Паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища и закономерности ее формирования. — Автореф. докт. дис., Л., 1959. 27 с.
- Стрижак О. И. Влияние подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, на паразитов леща и плотвы Иваньковского водохранилища. — Автореф. канд. дис., Л., 1973. 21 с.
- Строганов Н. С., Захаров Н. Г. Волга, Ока и Москва-река в качестве источников водоснабжения г. Москвы. Гидробиологические исследования. — Тр. Комис. по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы, М., 1927, вып. 3. 209 с.
- Стройкина В. Г. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения в 1957 и 1958 гг. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 8—9, с. 9—13.
- Стройкина В. Г. О распределении синезеленых водорослей в нижней части Волжского каскада водохранилищ. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, № 12, с. 3—6.
- Стройкина В. Г. Сезонная динамика фитопланктона в Куйбышевском водохранилище. — Матер. перв. науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевского водохранилища, Куйбышев, 1963, вып. 3, с. 111—117.
- Стругач М. Б. Бентос Горьковского водохранилища. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1965, т. 59, с. 149—166.
- Стругач М. Б. Зообентос мелководий Горьковского водохранилища. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1974, т. 89, с. 58—66.
- Танасийчук В. С. Нерестовые миграции волжской многотычинковой сельди (*Caspialosa kessleri volgensis* Berg.). — Тр. Касп. отд-ния фил. Волго-Касп. науч. рыбохозяйств. ст., Астрахань, 1948, с. 3—82.
- Танасийчук Н. П. Промысловые рыбы Волго-Каспия. М., 1951. 88 с.
- Тарасенко Л. В., Сапко Л. М. Фитопланктон, первичная продукция и деструкция органического вещества в Иваньковском водохранилище. — Тез. докл. 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Рига, 1976, с. 180—183.
- Тарасов С. П. Санитарное состояние Волги. — Тез. докл. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Тольятти, 1968, с. 240—241.
- Тарасова Т. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в р. Волге на трассе строительства Чебоксарской ГЭС в 1966 г. — Учен. зап. Горьковск. ун-та, сер. биол., 1970, вып. 105, с. 32—36.
- Тарасова Т. Н. Первичная продукция, продукция бактериопланктона и деструкция

- органического вещества в Горьковском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 3, с. 5—11.
- Т а р а с о в а Т. Н. Роль бактерий в круговороте органического вещества в р. Волге на трассе строительства Чебоксарского водохранилища. — Автореф. докт. дис., Горький, 1974. 24 с.
- Т п т е н к о в И. С. Жилая пельма в Кубенском озере. — Рыбное хоз-во, 1951, № 10, с. 41.
- Т п х л и й М. И. Очерк рыбного хозяйства Средне-Волжского края. Рыбное хозяйство Волги и Волгоострой. — Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1933, с. 27—48.
- Т о м и л и н а Т. Б. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 1, с. 71—77.
- Т р и ф о н о в а Н. А. О зимнем гидрохимическом режиме Ивановского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 307—313.
- Т р и ф о н о в а Н. А. Гидрохимическая характеристика Угличского водохранилища по материалам 1955—1958 гг. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, вып. 4 (7), с. 321—327.
- Т р и ф о н о в а Н. А. Соединения азота в Рыбинском водохранилище. — Автореф. канд. дис. М., 1974. 28 с.
- Т р и ф о н о в а Н. А., К а л и н и н а Л. А. Об определении общего азота в воде. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 17, с. 64—65.
- Т р у с о в В. З. О биологических группах судака в связи с его разведением в водохранилищах. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озери. и речн. рыбн. хоз-ва, 1958, т. 45, с. 226—246.
- У п и ф и ц и р о в а н н ы е методы исследования качества воды. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. М., 1975. 217 с.
- Ф е д о р о в Н. В. Об абсолютном возрасте Новокаспийской трансгрессии. — ДАН СССР, 1951, т. 78, № 5, с. 993—995.
- Ф е н ю к В. Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 1 (4), с. 139—160.
- Ф и з и к о - г е о г р а ф и ч е с к о е районирование СССР. Под ред. Н. А. Гвоздецкого. М., 1968. 576 с.
- Ф о р т у н а т о в М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища, как показатели его режима. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2 (5), с. 246—357.
- Ф о р т у н а т о в М. А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов Волжского бассейна. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971а, с. 11—18.
- Ф о р т у н а т о в М. А. Цветность и прозрачность воды Верхневолжских водохранилищ. — В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971б, с. 86—100.
- Ф о р т у н а т о в М. А. Цветность и прозрачность воды. — В кн.: Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Л., 1975, с. 179—186.
- Ф у р с а е в А. Д. Материалы к водной флоре Нижней Волги. — Работы Волжск. биол. ст., 1928, т. 10, № 2, с. 59—68.
- Ф у р с а е в А. Д. К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги. — Автореф. докт. дис. Казань, 1940. 20 с.
- Ч и г и р и н с к и й П. Ф. О течениях в Куйбышевском водохранилище на основании четырехлетних наблюдений. — Сб. работ Комсомол. гидрометеорол. обсерватории. Л., 1962, вып. 2, с. 200—233.
- Ч и р к о в а З. Н. Размножение партеногенетических самок рода *Ilyocryptus* (*Cladocera*, *Macrothricidae*). — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 163—174.
- Ч и р к о в а З. Н., В е л и ч к о Е. С. Мейобентос Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. — Матер. 2-го симп. по влиянию тепловых электростанций на гидрол. и биол. водоемов. Борок, 1974, с. 189—191.
- Ч у г у н о в Н. Л. О *Bythotrephes cederstroemi* Schoedl. из низовьев Волги. — Рус. гидробиол. журн., 1922, т. 1, № 3, с. 82—88.
- Ч у г у н о в Н. Л. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги. — Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., 1923, т. 5, вып. 1, с. 107—192.
- Ш а р о н о в И. В. Расширение арсала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги. — Матер. 1-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971, с. 226—232.
- Ш а т с к и й Н. С. О глубоких дисклокациях, охватывающих и платформенные и складчатые области (Поволжье и Кавказ). — Изв. АН СССР, 1948, сер. геол., № 5, с. 39—66.
- Ш а х м а т о в а Р. А., Т у х с а н о в а Н. Г., Т а р а с о в а Т. Н., К р а в ч е н к о А. А., П е т р о в а М. А., О х а п к и н А. Г. Гидробиологический прогноз Чебоксарского водохранилища и пути оптимизации качества воды. — Тез. докл. 3-го съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Рига, 1976, с. 253—255.
- Ш е н и н к о в А. П. Волжские луга Средне-Волжской области. Ульяновск, 1930. 386 с.

- Ш и к л е е в С. М., К о л о с о в а Н. Н., Р у х л я д е в Ю. П. Комплексные исследования биологического стока р. Волги в районе г. Куйбышева. — Тр. Куйбышевск. мед. ин-та, 1957, т. 7, с. 3—21.
- Ш и к л о м а ц о в И. А. Оценка измененной стока р. Волги у Волгограда под влиянием хозяйственной деятельности. — Тр. Гос. гидрол. ин-та, Л., 1975, вып. 229, с. 3—35.
- Ш и л о в а А. И. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском водохранилище. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 4, с. 26—30.
- Ш и м а н о в с к а я Л. Н., С о р о к и н С. М., К о в а л е в а М. П., Б ы к о в а В. К. Рыбохозяйственный фонд озер, рек и водохранилищ РСФСР. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1974, т. 87, с. 3—94.
- Ш и р о к о в В. М. Баланс наносов и донные отложения Куйбышевского водохранилища. — Тез. докл. совещ. по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. (Вопросы биотического, химического, теплового и водного балансов озерных водоемов), Лиственничное на Байкале, 1964, с. 29—31.
- Ш и р о к о в В. М. Интенсивность заиления крупных искусственных водоемов лесостепной зоны на примере Куйбышевского водохранилища. — Сб. работ Комсомол. гидрометеорол. обсерватории, Л., 1966, вып. 6, с. 116—124.
- Ш и р о к о в В. М. Формирование берегов и ложа крупных водохранилищ Сибири. — Автореф. докт. дис., Пермь, 1972. 67 с.
- Ш м е л е в а Ю. Д. Зарастание и авофелогенность Ивановского водохранилища. — В кн.: Строительство водохранилищ и проблема малярии. М., 1954, с. 62—120.
- Ш п и т и к о в А. В. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. — Зап. Всесоюз. географ. о-ва, 1957, т. 16, с. 1—337.
- Ш у т о в Д. А. Материалы к флоре зеленых водорослей планктона р. Волги. — Работы Волжск. биол. ст., 1922, т. 6, вып. 4, с. 215—232.
- Щ е р б а к о в А. П. Основные черты гидрохимического режима Ивановского водохранилища. — Тр. ЗИН АН СССР, Л., 1941, т. 8, с. 148—169.
- Э д е л ь ш т е й н К. К. Формирование, перемещение и трансформация водных масс в Горьковском водохранилище. — Автореф. канд. дис., М., 1964. 46 с.
- Э д е л ь ш т е й н К. К. Формирование, перемещение и трансформация водных масс в Горьковском водохранилище. — В кн.: Химизм внутренних водоемов и факторы их загрязнения и самоочищения. Л., 1968, с. 3—71.
- Э к з е р ц е в В. А. Продукция прибрежно-водной растительности Ивацьковского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1958, № 4, с. 19—21.
- Э к з е р ц е в В. А. Некоторые закономерности в распределении зарослей гидрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, № 4, с. 14—16.
- Э к з е р ц е в В. А. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 6, с. 10—13.
- Э к з е р ц е в В. А. Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, № 10, с. 11—13.
- Э к з е р ц е в В. А. Растительность литорали Горьковского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, № 12, с. 7—10.
- Э к з е р ц е в В. А. Зарастание литорали волжских водохранилищ. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963а, с. 15—29.
- Э к з е р ц е в В. А. Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища. — Матер. науч.-техн. совещ. по изуч. Куйбышевского водохранилища, Куйбышев, 1963б, с. 133—135.
- Э к з е р ц е в В. А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966а, с. 143—161.
- Э к з е р ц е в В. А. Флора Ивановского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966б, с. 104—142.
- Э к з е р ц е в В. А. Растительность Ивановского водохранилища. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 75—95.
- Э к з е р ц е в В. А. Изменения в зарастании и продукции водной растительности Угличского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 18, с. 25—27.
- Э к з е р ц е в В. А. О растительности Саратовского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 26, с. 22—25.
- Э к з е р ц е в В. А., А р т е м е н к о В. И. К флоре Саратовского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 26, с. 26—29.
- Э к з е р ц е в В. А., Д о в б н я И. В. Годовая продукция гидрофильной растительности Волги. — Тез. докл. 2-й конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974, с. 24—28.
- Э к з е р ц е в В. А., Л и с и ц и н а Л. И. Конспект флоры Горьковского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск., 1974, с. 110—116.
- Э к з е р ц е в В. А., Л и с и ц и н а Л. И., Д о в б н я 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. И. О заболачивании мелководий Иваньковского водохранилища. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1976, № 32, с. 21—25.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В. Продукция макрофитов в заливах Иваньковского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962а, № 12, с. 11—14.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В. Заращение мелководий Волгоградского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962б, № 13, с. 11—13.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В. Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 30—50.
- Экзерцев В. А., Экзерцева В. В. Продукция прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 190—194.
- Экзерцева В. В. Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища. — Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, № 11, с. 6—9.
- Елдарова-Сергеева М. Х. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. — Тр. Астраханск. ихтиол. лабор., 1913, т. 2, вып. 7, с. 3—83.
- Яковлева А. И. Промысел леща Нижней Волги и прогноз его численности в Сталинградском водохранилище. — Тр. Саратовск. отд-ния Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озер. и речн. рыбн. хоз-ва, 1956, т. 4, с. 129—131.
- Яковлева А. И. Состояние запасов рыб в Саратовском водохранилище. — Тр. Саратовск. отд-ния Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1973, т. 12, с. 142—161.
- Яковлева А. И. Саратовское водохранилище. — Изв. Гос. науч.-исслед. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 118—130.
- Яковлева А. И., Малютин В. С., Карпевич А. Ф. Рыбоводные и акклиматизационные работы на волжских водохранилищах. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 143—148.
- Ярославцев Н. А. К вопросу о течениях в береговой зоне водохранилищ. Сб. работ Горьковской и Волжской гидрометеорол. обсерваторий, Л., 1967, вып. 4, с. 12—27.
- Ярушек Н. Е. Численность бактерий и потребление кислорода грунтами в Волгоградском водохранилище. — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод», 1971, № 11, с. 22—25.
- Armstrong F., A. J., Williams P. M., Strickland I. D. H. Photo-oxidation of organic matter in Sea Water by ultra-violet radiation, analytical and other applications. — Nature, 1966, vol. 211, N 5048, p. 481—483.
- Behning A. Das Leben der Wolga. Die Binnengewässer. Stuttgart, 1928, Bd 5. 162 S.
- Dudich E. Systematisches Verzeichnis der Tierwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung. — In: Limnologie der Donau. Stuttgart, 1967, S. 4—69.
- Hynes H. B. N. The ecology of running waters. Liverpool, 1972, 555 p.
- Melchiori-Santoliny U. L., Catarelli A. Lake water as a medium to cultivate freshwater pelagic bacteria. — Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 1967, vol. 22, p. 289—298.
- Owerbeck I., Daley E. I. Some precautionary comments on the Romanenko technique for estimating heterotrophic bacterial production. — Bull. Ecol. Res. Comm., 1973, N 17, p. 342—344.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. — Gas und Wasserfach, 1955, Bd 96, N 18, S. 604.
- Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view. — Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 1973, N 7, p. 1—218.
- Stemann-Nielsen E. The use of radioactive carbon (C<sup>14</sup>) for measuring organic production in the Sea. — J. Conseil. d'explorat. mer., 1952, vol. 18, N 2, p. 717—740.
- Szeincs G. Systematisches Verzeichnis der Pflanzenwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung. — In: Limnologie der Donau. Stuttgart, 1967, S. 70—131.

СОСТАВ ФЛОРЫ И ФАУНЫ ВОЛГИ

В настоящее время флора и фауна Волги сравнительно хорошо изучены. По многим группам растений и животных накоплены данные, позволяющие составить списки видов, обитающих в Волге и ее притоках. Они могут, однако, претендовать на известную полноту только для тех групп, которые изучались специалистами Института биологии внутренних вод АН СССР или по которым в литературе имеются региональные обзоры, относящиеся к Волге. Для других групп пришлось или сопоставить разрозненные имеющиеся в разных источниках данные, или вообще отказаться от составления списка видов. К последним относятся из более крупных группы листоногие ракообразные, из насекомых — жесткокрылые, клопы, двукрылые (кроме хирономид). В этих группах преобладают виды (они встречаются и в других группах), которые живут только в малых, часто временных водоемах, лежащих в пределах бассейна Волги, но не связанных с рекой. Такие виды не относятся к фауне самой Волги и ее притоков и не включены в списки: правда, во многих случаях отграничение их затруднительно, и в прибрежных заросших участках водохранилищ часто попадаются формы, характерные для временных водоемов.

Несмотря на несовершенство нижеприводимых списков, можно считать, что у наиболее богатых видами групп растений и животных, составляющих основную массу их планктонного, донного и прибрежного населения, видовой состав учтен более или менее удовлетворительно. Это первая попытка обзора флоры и фауны Волги. Дальнейшие исследования позволят внести дополнения и поправки, привести видовые списки по отсутствующим группам.

Кроме видов (во многих случаях с подвидами) приводятся роды, семейства, отряды, классы (а иногда и подклассы) и типы. Другие промежуточные систематические категории обычно опускаются.

Для каждого вида указываются некоторые общие сведения о распространении и принадлежности к определенной экологической группе. При этом применяются следующие обозначения.

Д	— дельта	ф	— фитофильный
Н	— Нижняя Волга	п	— пелофильный
С	— Средняя Волга	пс	— псаммофильный
Вх	— Верхняя Волга	пс-п	— псаммопелофильный
В	— по всей Волге (или нет сведений, в какой части реки найден)	лт	— литофильный
пл	— планктонный	эвр	— эвритопный
б	— бентический	эп	— эпibiонтный на организмах
л	— литоральный (прибрежный)	пф	— перифитонный (в обрастаниях)
		пар	— паразитирующий (на рыбах)

Другие обозначения указываются перед списками видов по отдельным группам. Ниже приводится число таксонов в отдельных группах.

CYANOPHYTA	200	CHLOROPHYTA	429	PROTOZOA	
CHRYSOPHYTA	118	ARCHEGONIATAE	9	Ciliata	165
BACILLARIOPHYTA	538	ANGIOSPERMAE	335	Suctorina	16
XANTHOPHYTA	37	PROTOZOA		Sporozoa	70
PYRROPHYTA	43	Mastigophora	72	PORIFERA	6
EUGLENOPHYTA	137	Sarcodina	69	COELENTERATA	5

PLATHELMINTHES		MOLLUSCA		ARTHROPODA	
Turbellaria	72	Gastropoda	57	Araneina	1
Monogenoidea	76	Bivalvia	69	Acarina	190
Cestoidea	29	TENTACULATA		Insecta	
Trematoda	59	Bryozoa	12	Odonata	62
Acanthocephala	7	ARTHROPODA		Ephemeroptera	70
NEMATHELMINTHES		Crustacea		Trichoptera	87
Nematodes	222	Branchiopoda	93	Diptera (Chironomidae)	236
Gastrotricha	52	(Cladocera)		Tardigrada	2
Rotatoria	240	Copepoda	74	CHORDATA	
ANNELIDES		Branchiura	2	Cyclostomata	2
Polychaeta	2	Ostracoda	74	Pisces	88
Oligochaeta	72	Malacostraca	61		
Hirudinei	20	Arachnoidea			

Общее число видов растительных организмов, найденных в Волге, составляет 1360 видов (1018 водорослей и 342 высших растений). Вместе с внутривидовыми формами это составляет 1844 таксона. Для сравнения укажем, что в другой крупной реке Европы — Дунае — найдено 1542 вида, а всех таксонов растений — 1953 (Szemes, 1967). Для Дуная указано значительно больше спизеленых, диатомовых, вероятно лучше изученных. Но в Волге больше высших цветковых растений, входящих в состав гидрофильной растительности водохранилищ.

Общее число видов животных, обнаруженных в Волге, составляет 2288, а с внутривидовыми формами — 2332 таксона. Из отдельных групп наиболее богаты видами хирономиды, клещи, коловратки, нематоды, инфузории (от 171 до 236 видов). Богаты видами также моногенеи, трематоды, олигохеты, жгутиковые, копеподы, кладоцеры, остракоды, поденки, ручейники, рыбы (60—100 видов). Наиболее богат и разнообразен тип «Членистоногих» (936 видов).

В Волге найдено заметно больше видов животных, чем в Дунае, для которого приводится (вместе с дополнительным списком) 1886 таксонов (Dudich, 1967). Возможно, что это объясняется тем, что в Волге значительно лучше изучены нематоды, некоторые группы ракообразных и хирономид.

## ВОДОРОСЛИ

### СИНЕЗЕЛЕННЫЕ — CYANOPHYTA

#### Порядок CHROOCOCCALES

<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.	пл ВxH	<i>Pseudoholopedia convoluta</i> (Breb.) Elenk.	пл Вx
<i>S. endobiotica</i> Elenk. et Hollerb.	эп Вx	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kuetz. emend. Elenk. f. <i>aeruginosa</i>	пл В
<i>Synechococcus aeruginosus</i> Naeg.	л Вx	<i>M. aeruginosa</i> f. <i>aquae</i> (Wittr.) Elenk.	пл В
<i>S. major</i> Schroet. f. <i>major</i>	л Вx	<i>M. aeruginosa</i> f. <i>pseudofilamentosa</i> (Crow) Elenk.	пл ВxС
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Laut. emend. Hollerb. f. <i>lineare</i>	пл В	<i>M. aeruginosa</i> f. <i>sphaerodictyoides</i> Elenk.	пл В
<i>R. lineare</i> f. <i>spirale</i> (Wolosz.) Hollerb.	пл Н	<i>M. aeruginosa</i> f. <i>protocystis</i> (Crow) Elenk.	пл ВxС
<i>Dactylococcopsis acicularis</i> Lemm.	пл В	<i>M. viridis</i> (A. Br.) Lemm.	пл В
<i>D. irregularis</i> G. M. Smith	пл В	<i>M. marginata</i> (Menegh.) Kuetz.	пл ВxH
<i>D. raphidioides</i> Hansg. f. <i>raphidioides</i>	пл В	<i>M. ichtyoblabe</i> Kuetz.	пл ВxH
<i>D. raphidioides</i> f. <i>falciformis</i> Printz	пл ВxH	<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk. f. <i>pulverea</i>	пл В
<i>D. raphidioides</i> f. <i>pannonica</i> (Hortob.) Hollerb.	пл Вx	<i>M. pulverea</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk.	пл В
<i>D. elenkinii</i> Roll	пл В	<i>M. pulverea</i> f. <i>racemiformis</i> (Nyg.) Hollerb.	л Вx
<i>D. smithii</i> R. et F. Chod.	пл BC	<i>M. pulverea</i> f. <i>parasitica</i> (Kuetz.) Elenk.	эп Вx
<i>Cyanarcus hamiformis</i> Pasch.	эп С	<i>M. pulverea</i> f. <i>delicatissima</i> (W. et G. West) Elenk.	пл ВxС
<i>Coccolopia limnetica</i> Troitzk.	л Вx	<i>M. pulverea</i> f. <i>elachista</i> (W. et G. West) Elenk.	пл ВxС
<i>Holopedia geminata</i> Lagerh.	пл ВxС	<i>M. pulverea</i> f. <i>conferta</i> (W. et G. West) Elenk.	пл ВxС
<i>Merismopedia minima</i> G. Beck	пл В	<i>M. pulverea</i> f. <i>planctonica</i> (G. M. Smith) Elenk.	пл ВxС
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	пл В		
<i>M. punctata</i> Meyen f. <i>punctata</i>	пл В		
<i>M. punctata</i> f. <i>arctica</i> Kossinsk.	пл Вx		
<i>M. glauca</i> (Ehr.) Naeg. f. <i>glauca</i>	л В		
<i>M. elegans</i> A. Br.	л В		

*M. pulverea* f. *holsatica* (Lemm.) II B  
 Elenk.  
*M. pulverea* f. *minor* (Lemm.) II Bx C  
 Hollerb.  
*M. pulverea* f. *stagnalis* (Lemm.) II Bx C  
 Elenk.  
*M. pulverea* f. *prasina* (Wittr.) III Bx C  
 Hollerb.  
*M. grevillei* (Hass.) Elenk. f. *grevillei* II B  
*M. grevillei* f. *pulchra* (Kuetz.) II Bx H  
 Elenk.  
*M. grevillei* f. *rivularis* (Hass.) II Bx C  
 Elenk.  
*M. endophytica* (G. M. Smith) III Bx C  
 Elenk.  
*Aphanothece stagnina* (Spreng.) II B  
 B.-Peters. et Geitl. f. *stagnina*  
*A. stagnina* f. *prasina* (A. Br.) II Bx  
 Elenk.  
*A. elabens* (Breb.) Elenk. II Bx  
*A. clathrata* W. et G. West f. *clathrata* II B  
*A. clathrata* f. *brevis* (Bachm.) II B  
 Elenk.  
*A. microscopica* Naeg. III Bx  
*A. saxicola* Naeg. f. *saxicola* II B  
*A. saxicola* f. *endophytica* (W. et G. West.) Elenk. III Bx H  
*A. saxicola* f. *minutissima* (W. West.) Elenk. II Bx  
*Gloeo capsula alpina* Naeg. emend. 6 Bx  
 Brand.  
*G. turgida* (Kuetz.) Hollerb. f. *turgida* II B  
*G. turgida* f. *subnuda* (Hansg.) II Bx C  
 Hollerb.  
*G. turgida* f. *mipitanensis* (Wolosz.) Hollerb. II Bx  
*G. minuta* (Kuetz.) Hollerb. f. *minuta* II B  
*G. minuta* f. *consociato-dispersa* (Elenk.) Hollerb. III Bx  
*G. limnetica* (Lemm.) Hollerb. f. *limnetica* II B  
*G. limnetica* f. *distans* (G. M. Smith) Hollerb. III Bx  
*G. minor* (Kuetz.) Hollerb. f. *minor* III Bx H  
*G. minor* f. *dispersa* (Keissl.) Hollerb. II Bx  
*G. minima* (Keissl.) Hollerb. f. *minima* III Bx C  
*G. minima* f. *smithii* Hollerb. 6 Bx  
*G. vacuolata* (Skuja) Hollerb. II Bx C  
*Gloeothece confluens* Naeg. 6 Bx  
*Eucapsis alpina* Clem. et Shantz f. *alpina* II Bx C  
*Eu. alpina* f. *major* V. Poljansk. II Bx  
*Coelosphaerium dubium* Grun. III B  
*C. kuetzingianum* Naeg. f. *kuetzingianum* II B  
*C. kuetzingianum* f. *aerugineum* (Lemm.) Elenk. et Woronich. III Bx C  
*C. natans* Lemm. II Bx  
*C. minutissimum* Lemm. II Bx  
*Lenmermanniella pallida* (Lemm.) Elenk. III B  
*Marssoniiella elegans* Lemm. f. *elegans*. II B  
*Gomphosphaeria aponina* Kuetz. f. *aponina* II B

*G. aponina* f. *delicatula* (Vir.) II Bx  
 Elenk.  
*G. aponina* f. *limnetica* (Vir.) II Bx  
 Elenk.  
*G. lacustris* Chod. II B  
*G. compacta* (Lemm.) Strom II B  
*G. pusilla* (Van Goor) Komarek III Bx C  
*Snowella rosea* (Snow) Elenk. II Bx  
*Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk. II B  
*Tetrachloris merismopedioides* II Bx C  
 Skuja

Порядок *NOSTOCALES*

*Sphaeronostoc kihlmani* (Lemm.) II Bx C  
 Elenk.  
*S. coeruleum* (Lyngb.) Elenk. II Bx  
*S. pruniforme* (Ag.) Elenk. II B  
*Stratonostoc linckia* (Both) Elenk. f. *linckia* III B  
*S. linckia* f. *rivulare* (Kuetz.) II Bx C  
 Elenk.  
*S. linckia* f. *spongiaeforme* (Ag.) II Bx  
 Kuetz.  
*Anabaena contorta* Bachm. II B  
*A. variabilis* Kuetz. II Bx C  
*A. macrospora* Kleb. f. *macrospora* III Bx C  
*A. macrospora* f. *robusta* (Lemm.) Elenk. II Bx  
*A. spiroides* Kleb. f. *spiroides* II B  
*A. spiroides* f. *contorta* (Kleb.) Elenk. III Bx C  
*A. spiroides* f. *meyeriana* (Meyer) Elenk. II B  
*A. spiroides* f. *crassa* (Lemm.) Elenk. II B  
*A. spiroides* f. *woronichiniana* Elenk. III Bx C  
*A. wernerii* Brunth. II Bx H  
*A. scheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi* III B  
*A. scheremetievi* f. *rotundospora* Elenk. III B  
*A. scheremetievi* f. *ovalispora* Elenk. II B  
*A. scheremetievi* f. *macrosporoides* (Troitzk.) Elenk. III Bx C  
*A. scheremetievi* f. *ovospora* (Kissel.) Elenk. II Bx C  
*A. planctonica* Brunth. II B  
*A. aequalis* Borge f. *aequalis* II B  
*A. aequalis* f. *major* Aptek. II Bx  
*A. augstumalis* Schmidle f. *augstumalis* II Bx  
*A. augstumalis* f. *incrassata* (Nygaard) Elenk. III Bx H  
*A. tenericaulis* Nygaard II Bx  
*A. affinis* Lemm. f. *affinis* II B  
*A. solitaria* Kleb. III Bx H  
*A. ellipsoides* Bolochonz. emend. Woronich. II Bx  
*A. circinalis* (Kuetz.) Hansg. II Bx H  
*A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb. f. *flos-aquae* III B  
*A. flos-aquae* f. *gracilis* (Kleb.) Elenk. II Bx  
*A. flos-aquae* f. *intermedia* (Woronich.) Elenk. III Bx C  
*A. flos-aquae* f. *spiroides* (Woronich.) Elenk. III Bx H  
*A. flos-aquae* f. *aptekariana* Elenk. II Bx H



A. hassalii (Kuetz.) Wittr. f. hassalii пп B  
 A. hassalii f. minor v. Poljansk. пп Bx  
 A. hassalii f. macrospora (Wittr.) Elenk. пп Bx  
 A. sphaerica Born. et Flah. f. sphaerica пп Bx  
 A. sphaerica f. conoidea Elenk. пп Bx  
 A. oscillatorioides Bory f. oscillatorioides л Bx  
 A. oscillatorioides f. caucasica (Schmidle) Elenk. пп Bx  
 A. lemmermannii P. Richt. пп B  
 Anabaenopsis raciborskii Wolosz. Cylindrospermum stagnale (Kuetz.) Born. et Flah. л BxC  
 Aphanzomenon flos-aquae (L.) Ralls f. flos-aquae пп B  
 A. flos-aquae f. klebahnii Elenk. пп BxC  
 A. flos-aquae f. gracile (Lemm.) Elenk. пп BxC  
 A. issatschenkoi (Ussacz.) Pr.-Lavr. Nodularia spumigena Mert. f. spumigena пп BxC л B  
 N. spumigena f. litorea (Kuetz.) Elenk. л C  
 Scytonema crustaceum Ag. f. crustaceum. б Bx  
 Tolypothrix distorta (Fl. Dan.) Kuetz. f. distorta л B  
 T. distorta f. penicillata (Ag.) Kossinsk. л C  
 Rivularia planctonica Elenk. пп Bx  
 Gloeotrichia echinulata (J. S. Smith) P. Richt. пп B  
 G. natans (Hedw.) Rabenh. л Bx

Порядок OSCILLATORIALES

Pseudanabaena galeata Boecher f. galeata л BxC  
 P. galeata f. tenuis (Boecher) V. Poljansk. л Bx л Bx  
 P. catenata Lauterb.  
 Oscillatoria sancta (Kuetz.) Gom. л Bx  
 O. ornata (Kuetz.) Gom. f. ornata б Bx  
 O. ornata f. planctonica Elenk. пп Bx  
 O. limosa Ag. л B  
 O. princeps Vauch. л Bx  
 O. curviceps Ag. л Bx  
 O. lacustris (Kleb.) Geitl. пп BxC  
 O. mougeotii (Kuetz.) Forti f. mougeotii л BxC  
 O. mougeotii f. major Elenk. л BxC  
 O. planctonica Wolosz. f. planctonica пп B  
 O. tenuis Ag. f. tenuis л B  
 O. tenuis f. tergestina (Kuetz.) Elenk. л BxC  
 O. ingrlica Woronich. пп BxC  
 O. simplicissima Gom. f. simplicissima л B  
 O. chalybea (Mert.) Gom. f. chalybea л B  
 O. chalybea f. conoidea V. Poljansk. л BxC  
 O. amphibia Ag. f. amphibia л Bx  
 O. amphibia f. tenuis (Anissim.) Elenk. л Bx  
 O. redekei Van Goor f. redekei пп BxC  
 O. terebriformis (Ag.) Elenk. ф. terebriformis л Bx

O. agardhii Gom. f. agardhii пп B  
 O. agardhii f. wislouchii Elenk. пп BxC  
 O. agardhii f. aequicrassa Elenk. пп BxC  
 O. agardhii f. lemmermannii Elenk. пп BxH  
 O. brevis (Kuetz.) Gom. л BxC  
 O. setigera Aptek. f. setigera пп BxC  
 Spirulina okensis (Meyer) Geitl. пп C  
 S. jenneri (Hass.) Kuetz. f. jenneri пп H  
 S. abbreviata Lemm. f. abbreviata пп CH  
 S. major Kuetz. f. major пп CH  
 S. subtilissima Kuetz. пп H  
 Romeria elegans (Wolosz.) Koczwo. f. elegans л B  
 R. gracilis Koczwo. пп H  
 Phormidium frigidum F. E. Fritsch л H  
 Ph. mucicola Hub.-Pestaloz. et Naum. эп B  
 Ph. molle (Kuetz.) Gom. f. molle л B  
 Ph. tenue (Menegh.) Gom. л B  
 Ph. ambiguum Gom. f. ambiguum л Bx  
 Ph. retzii (Ag.) Gom. f. retzii л Bx  
 Ph. uncinatum (Ag.) Gom. л Bx  
 Lyngbya contorta Lemm. f. contorta л BxC  
 L. limnetica Lemm. f. limnetica пп B  
 L. hieronymusii Lemm. пп Bx  
 L. endophytica Elenk. et Hollerb. эп BxC  
 L. kuetzingii (Kuetz.) Schmidle f. kuetzingii эп CH  
 L. kuetzingii f. ucrainica (Schirsch.) Elenk. эп H  
 L. aestuarii (Mert.) Liebm. f. aestuarii л BxH  
 L. aestuarii f. natans Gom. л H  
 L. aerugineo-coerulea (Kuetz.) Gom. л Bx  
 Raphidiopsis mediterranea Skuja пп H

ЗОЛОТИСТЫЕ — CHRYSOPHYTA

Порядок CHRYSAMOEBALES

Stylochrysalis aurea (Chod.) Bachm. эп Bx  
 Tylochrysis globosa Matv. эп Bx  
 Chrysopyxis bipes Stein эп B  
 C. iwanoffii Laut. f. iwanoffii эп BxC

Порядок CHROMULINADALES

Chromulina rosanoffii (Woronin) Bütschli л Bx  
 Ch. ovalis Klebs л B  
 Ch. freiburgensis Dofl. л B  
 Ch. flavicans (Ehr.) Buetschli л Bx  
 Monochrysis major Skuja пп Bx  
 Chrysococcus punctiformis Pasch. л B  
 Ch. rufescens Klebs v. rufescens пп B  
 Ch. rufescens v. compressa Skuja пп Bx  
 Ch. biporus Skuja пп B  
 Ch. triporus Matv. пп BxC  
 Ch. cordiformis Naum. пп Bx  
 Ch. klebsianus Pasch. пп Bx  
 Ch. heverlensis Conr. л Bx  
 Ch. skujae Heynig пп Bx  
 Ch. radiatus Conr. пп Bx  
 Stenokalyx monilifera Schmid л BxC  
 S. parvula Schmid пп Bx  
 S. inconstans Schmid л Bx  
 S. laticollis Conr. л BxC

<i>S. cylindrica</i> Schmid	л	Bx	<i>D. cylindricum</i> v. <i>palustre</i> Lemm.	лл	Bx
<i>S. densata</i> Schmid	л	BxH	<i>D. sociale</i> Ehr. v. <i>sociale</i>	лл	B
<i>Kephyrion rubri-claustri</i> Conr.	л	BxC	<i>D. sociale</i> v. <i>americanum</i> (Brunth.)	лл	Bx
<i>K. mastigophorum</i> Schmid	л	Bx	Bachm.		
<i>K. francevi</i> Guseva	л	BxC	<i>D. sociale</i> v. <i>stipitatum</i> (Stein)	лл	Bx
<i>K. mosquense</i> Guseva	л	Bx	Lemm.		
<i>K. spirale</i> (Lack.) Conr.	л	B	<i>D. bavaricum</i> Imhof v. <i>bavaricum</i>	лл	B
<i>K. littorale</i> Lund	л	BxH	<i>D. bavaricum</i> v. <i>medium</i> (Lemm.)	лл	BxC
<i>K. campanulaeforme</i> Khmel.	л	BxC	Krieg.		
<i>Microglena punctifera</i> (Mueller)	л	Bx	<i>D. pediforme</i> (Lemm.) Steinecke	лл	BxC
Ehr.			<i>D. divergens</i> Imhof v. <i>divergens</i>	лл	B
<i>M. cordiformis</i> Conr.	л	BxC	<i>D. divergens</i> v. <i>angulatum</i> (Seligo)	лл	BxC
<i>Paraphysomonas vestita</i> (Stokes)	л	B	Brunth.		
Saed.			<i>Pseudokephyrion entzii</i> Conr.	лл	B
<i>Mallomonas acrocomos</i> Ruttn. v.	лл	BxC	<i>P. pilidium</i> Schill.	л	Bx
<i>acrocomos</i>			<i>P. schilleri</i> Conr.	л	B
<i>M. denticulata</i> Matv.	лл	BxH	<i>P. conicum</i> (Schill.) Schmid	лл	BxC
<i>M. coronifera</i> Matv.	лл	Bx	<i>P. minutissimum</i> Conr.	л	BxH
<i>M. producta</i> Iwan.	лл	Bx	<i>P. inflatum</i> Hilliard	лл	Bx
<i>M. caudata</i> Iwan.	лл	B	<i>Stylopyxis mucicola</i> Boloch.	эл	Bx
<i>M. acaroides</i> Perty v. <i>acaroides</i>	лл	Bx	<i>Hyalobryon ramosum</i> Laut.	б	Bx
<i>M. acaroides</i> v. <i>echinospora</i> (Nyda-)	лл	Bx	<i>Mallomonopsis elliptica</i> Matv.	л	Bx
ard) Fott			<i>Synura uvella</i> Ehr. emend. Korsch.	лл	BxC
<i>M. acaroides</i> v. <i>striatula</i> Asmund	лл	B	<i>S. spinosa</i> Korsch. f. <i>spinosa</i>	лл	B
<i>M. acaroides</i> v. <i>intermis</i> Fott	лл	B	<i>S. spinosa</i> f. <i>longispina</i> Petersen	л	Bx
<i>M. tonsurata</i> Feil. v. <i>tonsurata</i>	лл	B	et Hansen		
<i>M. longiseta</i> Lemm.	лл	Bx	<i>S. echinulata</i> Korsch. f. <i>echinu-</i>	лл	Bx
<i>M. bolochonzewii</i> Woronich.	лл	Bx	<i>lata</i>		
<i>M. coronata</i> Bolock. v. <i>coronata</i>	лл	Bx	<i>S. echinulata</i> f. <i>leptorrhabda</i>	лл	Bx
<i>M. coronata</i> v. <i>pulchella</i> I. Kiss.	лл	Bx	Asmund		
<i>M. punctifera</i> Korsch.	л	B	<i>S. echinulata</i> f. <i>multidentata</i> Ba-	лл	Bx
<i>M. teiligii</i> Conr.	лл	Bx	lonov et Kuzmin		
<i>M. dubia</i> (Seligo) Lemm.	лл	Bx	<i>S. sphagnicola</i> (Korsch.) Korsch.	л	Bx
<i>M. elegans</i> Lemm.	лл	Bx	<i>S. splendida</i> Korsch.	лл	Bx
<i>M. crassisquama</i> (Asmund) Fott	лл	B	<i>S. bioreti</i> Huber—Pest.	лл	Bx
<i>M. monograptus</i> Harris et Bradley	лл	BxH	<i>S. adamsii</i> G. M. Smith	лл	Bx
<i>M. striata</i> Asmund	лл	BxC	<i>S. petersenii</i> Korsch. v. <i>petersenii</i>	л	B
<i>M. coa</i> Takahashi	лл	Bx	f. <i>petersenii</i>		
<i>M. heterospina</i> Lund	лл	Bx	<i>S. petersenii</i> v. <i>petersenii</i> f. <i>prae-</i>	лл	Bx
<i>M. multiunca</i> Asmund	лл	Bx	<i>fracta</i> Asmund		
<i>Conradiella calva</i> (Conr.) Pasch.	лл	Bx	<i>S. petersenii</i> v. <i>petersenii</i> f. <i>kuf-</i>	лл	Bx
			<i>ferathii</i> Petersen et Hansen		
			<i>S. petersenii</i> v. <i>glabra</i> (Korsch.)	л	BxC
			Huber-Pest.		
			<i>S. lapponica</i> Skuja	лл	Bx
			<i>Chrysosphaerella brevispina</i>	лл	Bx
			Korsch.		
			<i>Ch. longispina</i> Laut.	лл	BxC
			<i>Ch. multispina</i> Bradley	лл	Bx

Порядок *OCHROMONADALES*

<i>Ochromonas crenata</i> Klebs	л	BxC
<i>O. pallida</i> Korsch.	лл	Bx
<i>O. variabilis</i> H. Meyer	л	Bx
<i>O. mutabilis</i> Klebs	л	Bx
<i>Uroglena volvox</i> Ehr.	л	Bx
<i>Synochromonas gracilis</i> Korsch.	лл	Bx
<i>Syncrypta volvox</i> Ehr.	лл	Bx
<i>Uroglenopsis americana</i> (Calk.)	л	Bx
Lemm.		
<i>U. skujae</i> Matv.	лл	Bx
<i>U. apiculata</i> Reverd.	лл	Bx
<i>Dinobryon utriculus</i> (Ehr.) Klebs	эл	BxC
<i>D. korschikovii</i> Matv. f. <i>korschi-</i>	л	Bx
<i>kovii</i>		
<i>D. korschikovii</i> f. <i>glabra</i> (Korsch.)	л	Bx
Matv.		
<i>D. borgesi</i> Lemm.	лл	Bx
<i>D. spirale</i> Iwan.	л	B
<i>D. suecicum</i> Lemm. v. <i>suecicum</i>	лл	B
<i>D. suecicum</i> v. <i>longispinum</i>	лл	Bx
Lemm.		
<i>D. sertularia</i> Ehr. v. <i>sertularia</i>	лл	B
<i>D. sertularia</i> v. <i>protuberans</i>	лл	Bx
(Lemm.) Krieg.		
<i>D. cylindricum</i> Imhof. v. <i>cylindri-</i>	лл	B
<i>cum</i>		
<i>D. cylindricum</i> v. <i>alpinum</i> (Imhof)	лл	Bx
Bachm.		

Порядок *HYMENOMONADALES*

<i>Hymenomonas roscola</i> Stein	л	Bx
----------------------------------	---	----

ДИАТОМОВЫЕ —  
BACILLARIOPHYTA

Порядок *DISCINALES*

<i>Melosira varians</i> Ag.	лл	B
<i>M. islandica</i> O. Muell. subsp.	лл	B
<i>islandica</i>		
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	лл	B
O. Muell.		
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kuetz. v. <i>di-</i>	лл	B
<i>stans</i>		
<i>M. distans</i> v. <i>alpigena</i> Grun.	лл	B
<i>M. distans</i> v. <i>lirata</i> (Ehr.) Bethge	л	BxC
f. <i>lirata</i>		
<i>M. distans</i> v. <i>lirata</i> f. <i>lacustris</i>	л	BxC
(Grun.) Bethge		

*M. granulata* (Ehr.) Ralfs v. *granulata* f. *granulata* пп B  
*M. granulata* v. *granulata* f. *curvata* (Grun.) Hust. пп B  
*M. granulata* v. *angustissima* (O. Muell) Hust f. *angustissima* пп B  
*M. granulata* v. *angustissima* f. *curvata* O. Muell. пп Bx  
*M. granulata* v. *muzzanensis* (Meist.) Hust. пп BxC  
*M. italica* (Ehr.) Kuetz. v. *italica* f. *italica* пп B  
*M. italica* v. *italica* f. *curvata* Pant. пп BxC  
*M. italica* v. *tenuissima* (Grun.) O. Muell. пп B  
*M. italica* v. *valida* (Grun.) Hust. пп B  
*M. italica* subsp. *subarctica* O. Muell. f. *subarctica* пп B  
*M. italica* subsp. *subarctica* f. *curvata* Hust. пп B  
*M. ambigua* (Grun.) O. Muell. пп B  
*Cyclotella kuetzingiana* Thw. v. *kuetzingiana* пп B  
*C. kuetzingiana* v. *radiosa* Fricke л B  
*C. comensis* Grun. л B  
*C. ocellata* Pant. пп H  
*C. meneghiniana* Kuetz. v. *meneghiniana* пп B  
*C. meneghiniana* v. *rectangulata* Grun. пп B  
*C. meneghiniana* v. *plana* Fricke пп B  
*C. stelligera* Cl. et Grun. пп B  
*C. pseudostelligera* Hust. пп B  
*C. atomus* Hust. пп C  
*C. operculata* (Ag.) Kuetz. v. *operculata* л B  
*C. operculata* v. *unipunctata* Hust. л BxII  
*C. comta* (Ehr.) Kuetz. v. *comta* пп B  
*C. comta* v. *radiosa* Grun. пп B  
*C. comta* v. *glabriuscula* Grun. пп B  
*C. comta* v. *oligactis* (Ehr.) Grun. пп BxC  
*Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. v. *dubius* пп B  
*S. dubius* v. *dispersus* A. Cl. пп B  
*S. astraea* (Ehr.) Grun. v. *astraea* пп B  
*S. astraea* v. *minutulus* (Kuetz.) Grun. пп B  
*S. astraea* v. *intermedius* Fricke пп Bx  
*S. niagarae* Ehr. пп B  
*S. hantzschii* Grun. v. *hantzschii* пп B  
*S. hantzschii* v. *pusillus* Grun. пп B  
*S. invisitatus* Hohn et Hellerman пп B  
*S. subtilis* (V. Goor) A. Cl. пп B  
*S. hinderanus* (Kuetz.) Krieg. пп B  
*S. tenuis* Hust. пп B  
*S. alpinus* Hust. пп Bx  
*S. makarovii* Genkal пп B  
*S. skabitshevskiy* Popovsk. пп B  
*Coscinodiscus lacustris* Grun. v. *lacustris* пп BC  
*C. lacustris* v. *hyperbarea* Grun. пп C  
*Thalassiosira incerta* Makar. пп B  
*T. fluviatilis* Hust. пп B  
*T. pseudonana* (Hust.) Hasle et Heimdal. пп B

Порядок SOLENNIALES

*Rhizosolenia longiseta* Zacharias пп B  
*R. eriensis* H. L. Sm. v. *ericensis* пп Bx

Порядок BIDDULPHIALES

*Attheya zachariasii* Brun пп B

Порядок ARAPHINIALES

*Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kuetz. v. *fenestrata* пп B  
*T. fenestrata* v. *intermedia* Grun. пп Bx  
*T. fenestrata* v. *geniculata* Cl. пп Bx  
*T. fenestrata* v. *asterionelloides* Grun. пп B  
*T. flocculosa* (Roth) Kuetz. пп Bx  
*Meridion circulare* (Grev.) Ag. v. *circulare* л B  
*M. circulare* v. *constrictum* (Ralfs) V. H. л Bx  
*Diatoma vulgare* Bory v. *vulgare* л B  
*D. vulgare* v. *ovale* (Fricke) Hust. л B  
*D. vulgare* v. *breve* Grun. л B  
*D. vulgare* v. *grande* (W. Sm.) Grun. л BxC  
*D. vulgare* v. *lineare* V. H. л B  
*D. vulgare* v. *constrictum* Grun. л C  
*D. elongatum* (Lyngb.) Ag. f. *elongatum* пп B  
*D. elongatum* f. *actinastroides* (Krieg.) Pr.-Lavr. пп BxC  
*D. elongatum* v. *pachycephalum* Grun. пп B  
*D. elongatum* v. *capitellatum* Poiretzky пп Bx  
*D. elongatum* v. *tenuе* (Ag.) V. H. пп B  
*D. hiemale* (Lyngb.) Heib. v. *hiemale* б Bx  
*D. hiemale* v. *mesodon* (Ehr.) Grun. б Bx  
*D. anceps* (Ehr.) Kirchn. л Bx  
*Opephora martyi* Herib. v. *martyi* б Bx  
*Fragilaria crotonensis* Kitt. пп B  
*F. capucina* Desm. v. *capucina* пп B  
*F. capucina* v. *lanceolata* Grun. пп Bx  
*F. capucina* v. *mesolepta* Rabenh. пп B  
*F. bidens* Heib. л H  
*F. intermedia* Grun. v. *intermedia* л B  
*F. bicapitata* A. Meyer л Bx  
*F. virescens* Ralfs v. *virescens* л BxH  
*F. virescens* v. *capitata* Oestr. пп Bx  
*F. virescens* v. *exigua* Grun. пп Bx  
*F. constricta* f. *trinodis* (Hust.) Pr.-Lavr. л BxC  
*F. leptostauron* (Ehr.) Hust. v. *leptostauron* л Bx  
*F. leptostauron* v. *rhomboides* Grun. л BxC  
*F. leptostauron* v. *dubia* Grun. л Bx  
*F. inflata* (Heid.) Hust. v. *inflata* л BxC  
*F. inflata* v. *istvanffy* (Pant.) Hust. пп BxC  
*F. construens* (Ehr.) Grun. v. *construens* л B  
*F. construens* v. *venter* (Ehr.) Grun. б B  
*F. construens* v. *subsalina* Hust. б Bx  
*F. construens* v. *binodis* (Ehr.) Grun. б Bx  
*F. construens* v. *triundulata* Reich. л Bx  
*F. pinnata* Ehr. v. *pinnata* л B  
*F. pinnata* v. *intercedens* Grun. л Bx  
*F. pinnata* v. *lancettula* (Schum.) Hust. л Bx

<i>F. brevistriata</i> Grun. v. <i>brevistriata</i>	л	В]	<i>Eu. diodon</i> Ehr.	л	ВхС
<i>F. brevistriata</i> v. <i>elliptica</i> Grun.	л	ВхС	<i>Eu. formica</i> Ehr.	л	Вх
<i>F. brevistriata</i> v. <i>inflata</i> (Pant.) Hust.	л	ВхС	<i>Eu. monodon</i> Ehr. v. <i>monodon</i>	л	Вх
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehr.) Kuetz.	б	ВхII	<i>Eu. monodon</i> v. <i>major</i> (W. Sm.) Hust.	л	Вх
<i>Synedra berolinensis</i> Lemm.	лл	ВхС	<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr. v. <i>pediculus</i>	б	II
<i>S. actinostroides</i> Lemm.	лл	В	<i>C. placentula</i> Ehr. v. <i>placentula</i>	б	В
<i>S. utermohlii</i> Hust.	лл	ВхС	<i>C. placentula</i> v. <i>intermedia</i> (Herib. et Perag) Cl.	б	Вх
<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kuetz.	б	ВхС	<i>C. placentula</i> v. <i>rouxii</i> (Brun et Herib.) Cl.	б	Вх
<i>S. pulchella</i> v. <i>lacerata</i> Hust.	б	С	<i>C. placentula</i> v. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.	б	В
<i>S. vaucheriae</i> Kuetz. v. <i>vaucheriae</i>	эл	В	<i>C. placentula</i> v. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	б	В
<i>S. vaucheriae</i> v. <i>capitellata</i> Grun.	эл	Вх	<i>C. disculus</i> (Schum.) Cl. v. <i>disculus</i>	б	В
<i>S. vaucheriae</i> v. <i>truncata</i> (Greg.) Grun.	эл	Вх	<i>C. disculus</i> v. <i>diminuta</i> (Pant.) Sheshuk.	б	В
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr. v. <i>ulna</i>	л	В	<i>Euococconeis onegensis</i> Wisl. et Kolbe	б	Вх
<i>S. ulna</i> v. <i>aequalis</i> (Kuetz.) Hust.	л	В	<i>Achnanthes minutissima</i> Kuetz. v. <i>minutissima</i>	б	Вх
<i>S. ulna</i> v. <i>biceps</i> (Kuetz.) Schoenf. Grun.	б	В	<i>A. minutissima</i> v. <i>cryptocephala</i> Grun.	б	В
<i>S. ulna</i> v. <i>amphirhynchus</i> (Ehr.) Grun.	б	В	<i>A. affinis</i> Grun.	б	Вх
<i>S. ulna</i> v. <i>danica</i> Kuetz.	лл	В	<i>A. hungarica</i> Grun.	б	ВхС
<i>S. ulna</i> v. <i>spathulifera</i> Grun.	б	Вх	<i>A. exigua</i> Grun.	б	Вх
<i>S. ulna</i> v. <i>oxyrhynchus</i> (Kuetz.) V. H.	б	Вх	<i>A. clevei</i> Grun.	б	Вх
<i>S. capitata</i> Ehr.	л	Вх	<i>A. laterostrata</i> Hust.	б	Вх
<i>S. amphicephala</i> Kuetz.	б	В	<i>A. kryophila</i> Boye P.	б	Вх
<i>S. acus</i> Kuetz. v. <i>acus</i>	лл	В	<i>A. lanceolata</i> (Breb.) Grun. f. <i>lanceolata</i>	б	Вх
<i>S. acus</i> v. <i>radians</i> Kuetz.	лл	Вх	<i>A. lanceolata</i> f. <i>ventricosa</i> Hust.	б	Вх
<i>S. acus</i> v. <i>angustissima</i> Grun.	лл	В	<i>A. lanceolata</i> f. <i>capitata</i> O. Muell.	б	ВхII
<i>S. parasitica</i> (W. Sm.) Hust. v. <i>parasitica</i>	эл	ВхС	<i>A. lanceolata</i> v. <i>rostrata</i> (Oestr.) Hust.	б	В
<i>S. parasitica</i> v. <i>subconstricta</i> Grun.	эл	Вх	<i>A. lanceolata</i> v. <i>elliptica</i> Cl.	б	ВхII
<i>S. rumpens</i> Kuetz. v. <i>rumpens</i>	л	В	<i>A. sp. sp.</i>	б	Вх
<i>S. rumpens</i> v. <i>meneghiniana</i> Grun.	л	Вх	<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kuetz.) Grun.	б	В
<i>S. rumpens</i> v. <i>familiaris</i> (Kuetz.) Grun.	л	Вх	<i>Mastogloia grevillei</i> W. Sm. v. <i>grevillei</i>	б	ВхС
<i>S. rumpens</i> v. <i>fragilarioides</i> Grun.	лл	Вх	<i>M. elliptica</i> (Ag.) Cl. v. <i>elliptica</i>	б	В
<i>S. rumpens</i> v. <i>scotica</i> Grun.	л	Вх	<i>M. smithii</i> Thw. v. <i>smithii</i>	б	II
<i>S. minuscula</i> Grun.	эл	Вх	<i>M. smithii</i> v. <i>lacustris</i> Grun.	б	ВхС
<i>S. tenera</i> W. Sm.	л	Вх	<i>Diploneis smithii</i> (Breb.) Cl. v. <i>smithii</i>	б	II
<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kuetz. v. <i>tabulata</i>	л	В	<i>D. holdtiana</i> Cl. v. <i>holdtiana</i>	б	Вх
<i>S. tabulata</i> v. <i>acuminata</i> Grun.	л	Вх	<i>D. oculata</i> (Breb.) Cl.	б	ВхС
<i>Asterionella formosa</i> Hass. v. <i>formosa</i>	лл	В	<i>D. domblittensis</i> (Grun.) Cl.	б	Вх
<i>A. formosa</i> v. <i>acaroides</i> Lemm.	лл	Вх	<i>Amphipleura pellucida</i> Kuetz.	л	Вх
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch) Heib.	лл	В	<i>Frustulia rhomboides</i> (Ehr.) D. F. v. <i>rhomboides</i>	б	Вх
Порядок RAPHINALES					
<i>Eunotia lunaris</i> (Ehr.) Grun. v. <i>lunaris</i>	л	ВхС	<i>F. rhomboides</i> v. <i>saxonica</i> (Rabenk.) D. F.	б	Вх
<i>Eu. lunaris</i> v. <i>subarcuata</i> (Naeg.) Grun.	л	ВхС	<i>F. rhomboides</i> v. <i>amphipleuroides</i> Grun.	б	ВхС
<i>Eu. lunaris</i> v. <i>capitata</i> Grun.	л	Вх	<i>F. vulgaris</i> Thw. v. <i>vulgaris</i>	б	ВхС
<i>Eu. tenella</i> (Grun.) Hust.	л	Вх	<i>Anomoconeis exilis</i> (Kuetz.) Cl.	б	Вх
<i>Eu. fallax</i> A. Cl. v. <i>fallax</i>	л	Вх	<i>A. zellensis</i> (Grun.) Cl.	б	Вх
<i>Eu. fallax</i> v. <i>gracillima</i> Krasske	л	Вх	<i>Stauroneis phoenicenteron</i> Ehr. f. <i>phoenicenteron</i>	б	Вх
<i>Eu. gracilis</i> (Ehr.) Rabenk.	л	ВхС	<i>S. phoenicenteron</i> f. <i>gracilis</i> (Dipp.) Hust.	б	Вх
<i>Eu. pectinalis</i> (Dillw. Kuetz.) Rabenh. v. <i>pectinalis</i>	л	Вх	<i>S. anceps</i> Ehr. f. <i>anceps</i>	б	В
<i>Eu. pectinalis</i> v. <i>minor</i> (Kuetz.) Rabenh.	л	Вх	<i>S. anceps</i> f. <i>gracilis</i> (Ehr.) Cl.	б	С
<i>Eu. parallela</i> Ehr.	л	Вх	<i>S. anceps</i> f. <i>linearis</i> (Ehr.) Cl.	б	Вх
<i>Eu. veneris</i> (Kuetz.) O. Muell.	л	ВхС	<i>S. dilatata</i> Ehr.	б	Вх
<i>Eu. praerupta</i> Ehr. v. <i>praerupta</i>	л	В	<i>S. acuta</i> W. Sm.	б	Вх
<i>Eu. praerupta</i> v. <i>inflata</i> Grun.	л	Вх	<i>S. legumen</i> Ehr. f. <i>legumen</i>	б	Вх
<i>Eu. praerupta</i> v. <i>bidens</i> (W. Sm.) Grun.	л	Вх	<i>S. legumen</i> f. <i>gracilis</i> Tschernow	б	Вх
<i>Eu. arcus</i> Ehr.	л	Вх			

<i>S. smithii</i> Grun. v. <i>smithii</i>	6	BxC	<i>N. anglica</i> v. <i>subsalsa</i> Grun.	π	Bx
<i>S. smithii</i> v. <i>karelica</i> Wisl. et Kolbe	6	Bx	<i>N. anglica</i> v. <i>minuta</i> Cl.	π	Bx
<i>Navicula cuspidata</i> (Kuetz.) Kuetz. v. <i>cuspidata</i>	6	Bx	<i>N. diluviana</i> Krasske	6	Bx
<i>N. cuspidata</i> v. <i>ambigua</i> (Ehr.) Grun.	π	Bx	<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>placentula</i>	6	B
<i>N. minima</i> Grun. v. <i>minima</i>	6	BxC	<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> A. Mayer	6	BxII
<i>N. minima</i> v. <i>atomoides</i> (Grun.) Cl.	6	Bx	<i>N. placentula</i> f. <i>lancoolata</i> Grun.	6	B
<i>N. mutica</i> Kuetz. v. <i>mutica</i>	6	B	<i>N. gastrum</i> Ehr. v. <i>gastrum</i>	6	B
<i>N. mutica</i> v. <i>ventricosa</i> (Kuetz.) Cl.	π	Bx	<i>N. latens</i> Krasske v. <i>latens</i>	6	C
<i>N. bacillum</i> Ehr.	6	B	<i>N. clementis</i> Grun. v. <i>clementis</i>	6	C
<i>N. pupula</i> Kuetz. v. <i>pupula</i>	π	B	<i>N. exigua</i> (Greg.) O. Muell. v. <i>exigua</i>	6	B
<i>N. pupula</i> v. <i>rectangularis</i> (Greg.) Grun.	π	C	<i>N. exigua</i> v. <i>elliptica</i> Hust.	6	Bx
<i>N. pupula</i> v. <i>capitata</i> Hust.	6	Bx	<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Kuetz. v. <i>lancoolata</i>	6	B
<i>N. pupula</i> v. <i>rostrata</i> Hust.	π	Bx	<i>N. lanceolata</i> v. <i>cymbula</i> (Donk.) Cl.	6	BxII
<i>N. pupula</i> v. <i>mutata</i> (Krasske) Hust.	6	Bx	<i>N. platystoma</i> Ehr. v. <i>platystoma</i>	6	B
<i>N. pupula</i> v. <i>elliptica</i> Hust.	6	B	<i>N. pusilla</i> W. Sm. v. <i>pusilla</i>	6	Bx
<i>N. crucicula</i> (W. Sm.) Donk. v. <i>crucicula</i>	π	CH	<i>N. lacustris</i> Greg. v. <i>lacustris</i>	6	Bx
<i>N. crucicula</i> v. <i>obtusata</i> Grun.	π	BxH	<i>N. lacustris</i> v. <i>parallela</i> Wisl. et Kolbe	6	Bx
<i>N. muralis</i> Grun.	6	Bx	<i>N. lacustris</i> v. <i>apiculata</i> Oestr.	6	Bx
<i>N. cryptocephala</i> Kuetz. v. <i>cryptocephala</i>	ππ	B	<i>N. scutelloides</i> W. Sm. v. <i>scutelloides</i>	6	Bx
<i>N. cryptocephala</i> v. <i>intermedia</i> Grun.	ππ	B	<i>Pinnularia gracillima</i> Greg.	6	Bx
<i>N. cryptocephala</i> v. <i>lata</i> Poretzky et Anissim.	π	Bx	<i>P. sublinearis</i> Grun.	6	Bx
<i>N. cryptocephala</i> v. <i>veneta</i> (Kuetz.) Grun.	ππ	B	<i>P. fasciata</i> (Lagerst.) Hust.	6	Bx
<i>N. cryptocephala</i> v. <i>exilis</i> (Kuetz.) Grun.	ππ	Bx	<i>P. molaris</i> Grun. v. <i>molaris</i>	6	BxC
<i>N. cryptocephala</i> v. <i>perminuta</i> Grun.	ππ	Bx	<i>P. appendiculata</i> (Ag.) Cl. v. <i>appendiculata</i>	6	B
<i>N. rhynchocephala</i> Kuetz. v. <i>rhynchocephala</i>	ππ	B	<i>P. subcapitata</i> Greg. v. <i>subcapitata</i>	6	Bx
<i>N. rhynchocephala</i> v. <i>orientalis</i> I. Kiss.	π	Bx	<i>P. subcapitata</i> v. <i>paucistriata</i> Grun.	6	Bx
<i>N. rostellata</i> Kuetz.	π	B	<i>P. interrupta</i> W. Sm. v. <i>interrupta</i>	6	Bx
<i>N. viridula</i> Kuetz. v. <i>viridula</i>	π	B	<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm. f. <i>mesolepta</i>	6	Bx
<i>N. viridula</i> v. <i>slesvicensis</i> (Grun.) Cl.	π	Bx	<i>P. mesolepta</i> f. <i>angustata</i> Cl.	6	Bx
<i>N. vulpina</i> Kuetz. v. <i>vulpina</i>	6	Bx	<i>P. globiceps</i> Greg. v. <i>globiceps</i>	6	Bx
<i>N. costulata</i> Grun.	6	Bx	<i>P. globiceps</i> v. <i>krookii</i> Grun.	6	Bx
<i>N. capitata</i> Ehr. v. <i>capitata</i>	π	B	<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. v. <i>microstauron</i>	6	B
<i>N. capitata</i> v. <i>hungarica</i> (Grun.) Ross.	π	B	<i>P. microstauron</i> v. <i>ambigua</i> Meist.	6	BxC
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Kuetz. v. <i>cincta</i>	6	Bx	<i>P. microstauron</i> v. <i>brebissonii</i> (Kuetz.) Hust.	6	Bx
<i>N. cincta</i> v. <i>heufferi</i> Grun.	6	C	<i>P. karelica</i> Cl. v. <i>karelica</i>	6	Bx
<i>N. cari</i> Ehr. v. <i>cari</i>	6	B	<i>P. divergens</i> W. Sm. v. <i>divergens</i>	6	Bx
<i>N. radiosa</i> Kuetz. v. <i>radiosa</i>	6	B	<i>P. divergens</i> v. <i>elliptica</i> Grun.	6	Bx
<i>N. radiosa</i> v. <i>tenella</i> (Breb.) Grun.	π	B	<i>P. episcopalis</i> Cl. v. <i>episcopalis</i>	6	Bx
<i>N. gracilis</i> Ehr.	6	B	<i>P. episcopalis</i> v. <i>brevis</i> Cl.	6	H
<i>N. pseudogracilis</i> Skv.	6	Bx	<i>P. borealis</i> Ehr. v. <i>borealis</i>	6	BxC
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kuetz. v. <i>peregrina</i>	6	B	<i>P. borealis</i> v. <i>rectangularis</i> Carlson	6	BxC
<i>N. peregrina</i> v. <i>asiatica</i> Skv.	6	B	<i>P. intermedia</i> Lagerst.	6	BxC
<i>N. peregrina</i> v. <i>lancoolata</i> Skv.	6	Bx	<i>P. gibba</i> Ehr. v. <i>gibba</i>	6	Bx
<i>N. menisculus</i> Schum.	6	B	<i>P. gibba</i> v. <i>parva</i> (Ehr.) Grun.	6	Bx
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>tuscula</i>	π	B	<i>P. gibba</i> v. <i>mesogongla</i> (Ehr.) Hust.	6	Bx
<i>N. tuscula</i> f. <i>rostrata</i> Hust.	6	Bx	<i>P. gibba</i> v. <i>linearis</i> Hust.	6	Bx
<i>N. tuscula</i> f. <i>minor</i> Hust.	6	Bx	<i>P. stauroptera</i> Grun. v. <i>stauroptera</i>	6	Bx
<i>N. laterostrata</i> Hust.	6	B	<i>P. stauroptera</i> v. <i>interrupta</i> Cl.	6	Bx
<i>N. falaisiensis</i> Grun.	6	B	<i>P. rangoonensis</i> (Grun.) Cl.	6	Bx
<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm. v. <i>dicephala</i>	π	B	<i>P. brevicostata</i> Cl. v. <i>brevicostata</i>	6	BxC
<i>N. anglica</i> Ralis v. <i>anglica</i>	π	B	<i>P. major</i> (Kuetz.) v. <i>major</i>	6	BxC
			<i>P. major</i> v. <i>lacustris</i> Meist.	6	Bx
			<i>P. major</i> v. <i>linearis</i> Cl.	6	Bx
			<i>P. dactylus</i> Ehr.	6	Bx
			<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. v. <i>viridis</i>	6	B

<i>P. viridis</i> v. <i>leptogongyla</i> (Ehr. Grun.) Cl.	♂	Bx	<i>Cy. ventricosa</i> v. <i>silesiaca</i> (Bleisch) A. Cl.	♂	Bx
<i>P. viridis</i> v. <i>clevei</i> Meist.	♂	Bx	<i>Cy. ventricosa</i> v. <i>acuminata</i> A. Cl.	♂	Bx
<i>P. viridis</i> v. <i>sudetica</i> (Hilse) Hust.	♂	Bx	<i>Cy. ventricosa</i> v. <i>hankensis</i> Skv.	♂	Bx
<i>P. nobilis</i> Ehr.	♂	B	<i>Cy. hebridica</i> (Greg.) Grun.	♂	Bx
<i>P. streptoraphe</i> Cl.	♂	BxC	<i>Cy. gracilis</i> (Rabenh.) Cl.	♂	BxC
<i>P. cardinalis</i> (Ehr.) W. Sm.	♂	Bx	<i>Cy. perpusilla</i> A. Cl.	♂	Bx
<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerst.) Cl.	♂	Bx	<i>Cy. aequalis</i> W. Sm.	♂	Bx
<i>N. affine</i> (Ehr.) Cl. v. <i>affine</i>	♂	BxC	<i>Cy. sinuata</i> Greg. f. <i>sinuata</i>	♂	Bx
<i>N. affine</i> v. <i>longiceps</i> (Greg.) Cl.	♂	Bx	<i>Cy. tumidula</i> Grun. v. <i>tumidula</i>	♂	BxC
<i>N. productum</i> (W. Sm.) Cl.	♂	Bx	<i>Cy. turgidula</i> Grun.	♂	Bx
<i>N. iridis</i> (Ehr.) Cl. v. <i>iridis</i>	♂	Bx	<i>Cy. affinis</i> Kuetz.	♂	B
<i>N. iridis</i> v. <i>ampliatum</i> (Ehr.) Cl.	♂	Bx	<i>Cy. cymbiformis</i> (Kuetz.) V. H.	♂	Bx
<i>N. dubium</i> (Ehr.) Cl. f. <i>dubium</i>	♂	BxC	<i>Cy. cistula</i> (Hemp.) Grun. v. <i>cistula</i>	♂	B
<i>N. dilatatum</i> (Ehr.) Cl. f. <i>dilatatum</i>	♂	Bx	<i>Cy. cistula</i> v. <i>maculata</i> (Kuetz.) V. H.	♂	BxC
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Mer. v. <i>bacillum</i>	♂	B	<i>Cy. lanceolata</i> (Ehr.) V. H. v. <i>lanceolata</i>	♂	BxC
<i>C. bacillum</i> v. <i>lancettula</i> (Schulz) Hust.	♂	Bx	<i>Cy. aspera</i> (Ehr.) Cl.	♂	Bx
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl. v. <i>silicula</i>	♂	Bx	<i>Cy. helvetica</i> Kuetz. v. <i>helvetica</i>	♂	BxC
<i>C. silicula</i> v. <i>minuta</i> Grun.	♂	Bx	<i>Cy. helvetica</i> v. <i>punctata</i> Hust.	♂	Bx
<i>C. silicula</i> v. <i>alpina</i> Cl.	♂	Bx	<i>Cy. tumida</i> (Breb.) V. H. v. <i>tumida</i>	♂	BxC
<i>C. silicula</i> v. <i>tumida</i> Hust.	♂	Bx	<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M. Schmidt	♂	Bx
<i>C. silicula</i> v. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Douk.	♂	BxC	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr. v. <i>acuminatum</i>	♂	B
<i>C. silicula</i> v. <i>truncatula</i> Grun.	♂	Bx	<i>G. acuminatum</i> v. <i>coronatum</i> (Ehr.) W. Sm.	♂	BxC
<i>C. schumanniana</i> (Grun.) Cl. v. <i>schumanniana</i>	♂	Bx	<i>G. acuminatum</i> v. <i>brebissonii</i> (Kuetz.) Cl.	♂	BxC
<i>C. schumanniana</i> v. <i>biconstricta</i> Grun.	♂	Bx	<i>G. acuminatum</i> v. <i>trigonocephalum</i> (Ehr.) Grun.	♂	B
<i>C. ladogensis</i> Cl.	♂	Bx	<i>G. augur</i> Ehr. v. <i>augur</i>	♂	B
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kuetz.) Rabenh. v. <i>acuminatum</i>	♂	B	<i>G. augur</i> v. <i>gautieri</i> V. H.	♂	Bx
<i>G. acuminatum</i> v. <i>lacustre</i> Meist.	♂	BxC	<i>G. parvulum</i> (Kuetz.) Grun. v. <i>parvulum</i>	♂	B
<i>G. acuminatum</i> v. <i>gallicum</i> Grun.	♂	Bx	<i>G. parvulum</i> v. <i>subellipticum</i> Cl.	♂	Bx
<i>G. acuminatum</i> v. <i>curtum</i> Grun.	♂	B	<i>G. parvulum</i> v. <i>exilissimum</i> Grun.	♂	Bx
<i>G. strigile</i> (W. Sm.) Cl.	♂	Bx	<i>G. parvulum</i> v. <i>micropus</i> (Kuetz.) Cl.	♂	Bx
<i>G. kuetzingii</i> (Grun.) Cl.	♂	B	<i>G. parvulum</i> v. <i>lagenulum</i> (Kuetz.) Grun.) Hust.	♂	Bx
<i>G. attenuatum</i> (Kuetz.) Rabenh.	♂	B	<i>G. angustatum</i> (Kuetz.) Rabenh. v. <i>angustatum</i>	♂	BxC
<i>G. spenceri</i> (W. Sm.) Cl. v. <i>spenceri</i>	♂	BxC	<i>G. angustatum</i> v. <i>productum</i> Grun.	♂	Bx
<i>G. scalproides</i> (Rabenh.) Cl. v. <i>scalproides</i>	♂	C	<i>G. angustatum</i> v. <i>undulatum</i> Grun.	♂	Bx
<i>Amphiprora paludosa</i> W. Sm. v. <i>paludosa</i>	ππ	BxC	<i>G. longiceps</i> Ehr. v. <i>longiceps</i>	♂	BxC
<i>A. paludosa</i> v. <i>subsalina</i> Cl.	ππ	Bx	<i>G. longiceps</i> v. <i>subclavatum</i> Grun.	♂	B
<i>A. ornata</i> Bail.	ππ	BxC	<i>G. longiceps</i> v. <i>subclavatum</i> f. <i>gracile</i> Hust.	♂	Bx
<i>Amphora ovalis</i> Kuetz. v. <i>ovalis</i>	π	B	<i>G. intricatum</i> Kuetz. v. <i>intricatum</i>	♂	Bx
<i>A. ovalis</i> v. <i>libyca</i> Ehr.	π	BxC	<i>G. intricatum</i> v. <i>pumilum</i> Grun.	♂	Bx
<i>A. ovalis</i> v. <i>pediculus</i> Kuetz.	π	B	<i>G. lanceolatum</i> Ehr. v. <i>lanceolatum</i>	♂	BxC
<i>A. perpusilla</i> Grun.	♂	BxC	<i>G. lanceolatum</i> v. <i>insigne</i> (Greg.) Cl.	♂	Bx
<i>A. normanii</i> Rabenh.	π	Bx	<i>G. gracile</i> Ehr. v. <i>gracile</i>	♂	BxC
<i>A. coffeaeformis</i> Ag. v. <i>coffeaeformis</i>	π	B	<i>G. gracile</i> v. <i>dichotomum</i> W. Sm.	♂	Bx
<i>A. coffeaeformis</i> v. <i>perpusilla</i> Grun.	π	CH	<i>G. gracile</i> v. <i>lanceolatum</i> Kuetz.	♂	BxC
<i>A. coffeaeformis</i> v. <i>borealis</i> Kuetz.	π	Bx	<i>G. gracile</i> v. <i>naviculaceum</i> W. Sm.	♂	Bx
<i>Cymbella leptoceros</i> (Ehr.) Grun.	π	BxC	<i>G. subtile</i> Ehr. v. <i>subtile</i>	♂	Bx
<i>Cy. pusilla</i> Grun.	π	BxH	<i>G. constrictum</i> Ehr. v. <i>constrictum</i>	♂	B
<i>Cy. amphicephala</i> Naeg. v. <i>amphicephala</i>	♂	BxC	<i>G. constrictum</i> v. <i>capitatum</i> (Ehr.) Cl. f. <i>capitatum</i>	♂	B
<i>Cy. ehrenbergii</i> Kuetz. v. <i>ehrenbergii</i>	♂	B			
<i>Cy. cuspidata</i> Kuetz.	♂	BxC			
<i>Cy. prostrata</i> (Berk.) Cl.	♂	B			
<i>Cy. turgida</i> (Greg.) Cl.	♂	B			
<i>Cy. ventricosa</i> Kuetz. v. <i>ventricosa</i>	♂	B			
<i>Cy. ventricosa</i> v. <i>ovata</i> Grun.	♂	BxC			

<i>G. constrictum</i> v. <i>capitatum</i> f. <i>curtum</i> Flicke	♂	Bx	<i>N. heufleriana</i> Grun. v. <i>heufleriana</i>	♂	Bx
<i>G. ventricosum</i> Greg. v. <i>ventricosum</i>	♂	Bx	<i>N. frustulum</i> (Kuetz.) Grun. v. <i>frustulum</i>	π	Bx
<i>G. tergestinum</i> (Grun.) Flicke	♂	C	<i>N. frustulum</i> v. <i>subsalina</i> Hust.	π	Bx
<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kuetz. v. <i>olivaceum</i>	♂	B	<i>N. frustulum</i> v. <i>perminuta</i> Grun.	π	Bx
<i>G. olivaceum</i> v. <i>calcareum</i> Cl.	♂	Bx	<i>N. subtilis</i> (Kuetz.) Grun. v. <i>subtilis</i>	♂	B
<i>G. olivaceum</i> v. <i>minutissimum</i> Hust.	♂	Bx	<i>N. intermedia</i> Hantzsch	π	B
<i>Denticula tenuis</i> (Kuetz.) Hust. v. <i>tenuis</i>	♂	BxC	<i>N. romana</i> Grun.	♂	Bx
<i>Epithemia argus</i> Kuetz. v. <i>argus</i>	♂	Bx	<i>N. fonticola</i> Grun. v. <i>fonticola</i>	ππ	B
<i>E. argus</i> v. <i>alpestris</i> (Grun.) Hust.	♂	Bx	<i>N. palea</i> (Kuetz.) W. Sm. v. <i>palea</i>	π	B
<i>E. ocellata</i> Kuetz.	♂	Bx	<i>N. palea</i> v. <i>tenuirostris</i> Grun.	π	B
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kuetz. v. <i>zebra</i>	π	BxC	<i>N. palea</i> v. <i>capitata</i> Wisl. et Poretzky	π	B
<i>E. zebra</i> v. <i>saxonica</i> (Kuetz.) Grun.	π	Bx	<i>N. kuetzingiana</i> Hilse v. <i>kuetzingiana</i>	ππ, ππ	B
<i>E. zebra</i> v. <i>parcellus</i> (Kuetz.) Grun.	π	Bx	<i>N. kuetzingiana</i> v. <i>exilis</i> Grun.	ππ, ππ	BxC
<i>E. intermedia</i> Flicke	π	Bx	<i>N. paleacea</i> Grun.	ππ	B
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kuetz. v. <i>turgida</i>	π	B	<i>N. holsatica</i> Hust.	ππ	B
<i>E. turgida</i> v. <i>capitata</i> Fricke	♂	Bx	<i>N. gracilis</i> Hantzsch. v. <i>gracilis</i>	ππ	B
<i>E. turgida</i> v. <i>granulata</i> (Ehr.) Grun. f. <i>granulata</i>	♂	Bx	<i>N. gracilis</i> v. <i>minor</i> Skabitsch.	♂	Bx
<i>E. turgida</i> v. <i>granulata</i> f. <i>vertagus</i> (Kuetz.) I. Kiss.	♂	Bx	<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Sm. v. <i>sigmoidea</i>	ππ	B
<i>E. turgida</i> v. <i>zebrina</i> Rabenk.	♂	Bx	<i>N. vermicularis</i> (Kuetz.) Grun.	ππ	B
<i>E. hyndmannii</i> W. Sm. v. <i>hyndmannii</i>	♂	Bx	<i>N. sigma</i> (Kuetz.) W. Sm. v. <i>sigma</i>	π	B
<i>E. sorex</i> Kuetz. v. <i>serex</i>	π	B	<i>N. sigma</i> v. <i>curvula</i> (Ehr.) Brun	π	Bx
<i>E. sorex</i> v. <i>gracilis</i> Hust.	π	Bx	<i>N. obtusa</i> W. Sm. v. <i>obtusa</i>	♂	BxII
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Muell. v. <i>gibba</i>	♂	Bx	<i>N. acicularis</i> W. Sm. v. <i>acicularis</i>	ππ	B
<i>R. gibba</i> v. <i>ventricosa</i> (Ehr.) Grun.	♂	Bx	<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W. Sm. v. <i>solea</i>	ππ	B
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. f. <i>amphioxys</i>	π	B	<i>Cy. solea</i> v. <i>gracilis</i> Grun.	ππ	BxC
<i>H. amphioxys</i> f. <i>capitata</i> O. Muell.	π	Bx	<i>Cy. solea</i> v. <i>regula</i> (Ehr.) Grun.	ππ	BxC
<i>H. amphioxys</i> v. <i>major</i> Grun.	π	Bx	<i>Cy. solea</i> v. <i>apiculata</i> (W. Sm.) Ralfs	ππ	B
<i>H. amphioxys</i> v. <i>vivax</i> (Hantzsch) Grun.	π	Bx	<i>Cy. solea</i> v. <i>laticeps</i> O. Muell.	ππ	Bx
<i>H. amphioxys</i> v. <i>subsalsa</i> Wisl. et Poretzky	π	B	<i>Cy. solea</i> v. <i>rugosa</i> O. Muell.	ππ	Bx
<i>H. elongata</i> (Hantzsch) Grun.	π	Bx	<i>Cy. solea</i> v. <i>subconstricta</i> O. Muell.	ππ	Bx
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmelin	♂	BxC	<i>Cy. solea</i> v. <i>vulgaris</i> Meist.	ππ	Bx
<i>Nitzschia tryblionella</i> Hantzsch v. <i>tryblionella</i>	♂	B	<i>Cy. solea</i> v. <i>clavata</i> O. Muell.	ππ	Bx
<i>N. tryblionella</i> v. <i>victoriae</i> Grun.	♂	Bx	<i>Cy. elliptica</i> (Breb.) W. Sm. v. <i>elliptica</i>	ππ	BxC
<i>N. tryblionella</i> v. <i>bevidensis</i> (W. Sm.) Grun.	♂	Bx	<i>Cy. elliptica</i> v. <i>nobilis</i> (Hantzsch) Hust.	ππ	BxC
<i>N. tryblionella</i> v. <i>maxima</i> Grun.	♂	Bx	<i>Cy. elliptica</i> v. <i>hibernica</i> (W. Sm.) Hust.	ππ	BxC
<i>N. hungarica</i> Grun. v. <i>hungarica</i>	♂	B	<i>Cy. elliptica</i> v. <i>discoidea</i> Wisl. et Kolbe	ππ	Bx
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun. v. <i>angustata</i>	♂	Bx	<i>Surirella biseriata</i> Breb. v. <i>biseriata</i>	ππ	B
<i>N. angustata</i> v. <i>acuta</i> Grun.	♂	Bx	<i>S. biseriata</i> v. <i>bifrons</i> (Ehr.) Hust. f. <i>bifrons</i>	ππ	Bx
<i>N. angustata</i> v. <i>producta</i> Pant.	♂	Bx	<i>S. biseriata</i> v. <i>bifrons</i> f. <i>amphioxys</i> (W. Sm.) Hust.	ππ	Bx
<i>N. dubia</i> W. Sm.	♂	Bx	<i>S. biseriata</i> v. <i>rostrata</i> Schulz	ππ	Bx
<i>N. thermalis</i> Kuetz. v. <i>thermalis</i>	♂	Bx	<i>S. biseriata</i> v. <i>ussuriensis</i> Skv.	π	Bx
<i>N. thermalis</i> v. <i>minor</i> Hilse	♂	Bx	<i>S. turgida</i> W. Sm. v. <i>turgida</i>	π	Bx
<i>N. angularis</i> W. Sm. v. <i>angularis</i>	♂	H	<i>S. turgida</i> v. <i>marginata</i> Pant.	π	Bx
<i>N. sinuata</i> (W. Sm.) v. <i>sinuata</i>	♂	BxC	<i>S. linearis</i> W. Sm. v. <i>linearis</i>	π	B
<i>N. sinuata</i> v. <i>tabellaria</i> Grun.	♂	Bx	<i>S. linearis</i> v. <i>helvetica</i> (Brun) Meist.	π	Bx
<i>N. linearis</i> W. Sm. v. <i>linearis</i>	♂	B	<i>S. linearis</i> v. <i>lata</i> (O. Muell.) Hust.	π	Bx
<i>N. recta</i> Hantzsch	♂	BxC	<i>S. gracilis</i> (W. Sm.) Grun.	♂	BxC
<i>N. dissipata</i> (Kuetz.) Grun.	π	Bx	<i>S. angustata</i> Kuetz. v. <i>angustata</i>	π	B
<i>N. amphibia</i> Grun. v. <i>amphibia</i>	π	B	<i>S. angustata</i> v. <i>constricta</i> Hust.	π	Bx
<i>N. microcephala</i> Grun.	♂	Bx	<i>S. angustata</i> v. <i>curta</i> Skv.	π	Bx
<i>N. capitellata</i> Hust.	π	Bx	<i>S. delicatissima</i> Lewis	π	Bx
			<i>S. didyma</i> Kuetz.	π	B
			<i>S. robusta</i> Ehr. v. <i>robusta</i>	ππ	B

<i>S. robusta v. splendida</i> Ehr. f. <i>splendida</i>	пл	BxH
<i>S. robusta v. splendida</i> f. <i>punctata</i> Hust.	пл	Bx
<i>S. distinguenda</i> A. Cl.	б	Bx
<i>S. tenera</i> Greg. v. <i>tenera</i>	пл	B
<i>S. tenera v. nervosa</i> A. S.	пл	Bx
<i>S. capronii</i> Breb. v. <i>capronii</i>	б	B
<i>S. capronii v. obtusa</i> Hust.	б	Bx
<i>S. capronii v. hankensis</i> Skv.	б	Bx
<i>S. elegans</i> Ehr.	л	Bx
<i>S. ovata</i> Kuetz. v. <i>ovata</i>	б	B
<i>S. ovata v. pinnata</i> (W. Sm.) Hust.	пл	B
<i>S. ovata v. salina</i> (W. Sm.) Hust.	пл	B
<i>S. ovata v. crumena</i> (Breb.) V. H.	б	Bx
<i>S. ovata v. pseudopinnata</i> A. Mayer	л	Bx
<i>S. spiralis</i> Kuetz.	л	Bx
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehr. v. <i>noricus</i>	пл	B
<i>C. noricus v. hibernicus</i> (Ehr.) Grun.	пл	Bx

ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ —  
XANTHOPHYTA

Порядок HETEROCOCCALES

<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	л	Bx
<i>Tetraedriella acuta</i> Pasch.	л	Bx
<i>Pseudostaurastrum hastatum</i> (Reinsch) Chod.	пл	B
<i>P. enorme</i> (Ralfs) Chod.	пл	Bx
<i>Goniochloris mutica</i> (A. Br.) Fott	л	B
<i>G. fallax</i> Fott	пл	B
<i>G. smithii</i> (Bourr.) Fott	л	B
<i>G. cochleata</i> Pasch.	л	BxC
<i>Isthmochloron lobulatum</i> (Naeg.) Skuja	пл	BxH
<i>Pseudopolyedriopsis skujae</i> Holterb.	пл	B
<i>Gloeobotrys coenococcoides</i> Fott	пл	Bx
<i>Botryochloris cumulata</i> Pasch.	пл	Bx
<i>Hysteria quadrijuncta</i> Skuja	л	Bx
<i>Characiopsis obovoidea</i> Pasch.	эп	Bx
<i>Ch. borziana</i> Lemm.	эп	Bx
<i>Ch. anabaenae</i> Pasch. f. <i>anabaenae</i>	эп	Bx
<i>Ch. sublinearis</i> Pasch.	эп	CH
<i>Ch. tuba</i> (Herm.) Lemm.	эп	Bx
<i>Ch. umbilicata</i> Skuja	эп	Bx
<i>Dioxys incus</i> Pasch.	эп	H
<i>Perooniella hyalothecae</i> Gobi	эп	Bx
<i>P. minuta</i> Rich	эп	B
<i>Centrtractus belonophorus</i> Lemm.	л	B
<i>C. africanus</i> Fritsch et Rich	эп	Bx
<i>Ophiocytium parvulum</i> A. Br.	л	B
<i>O. cochleare</i> A. Br.	л	BxC
<i>O. lagerheimii</i> Lemm.	л	Bx
<i>O. maius</i> Naeg.	л	Bx
<i>O. capitatum</i> Wolle f. <i>capitatum</i>	л	B
<i>O. capitatum f. longispinum</i> Lemm.	л	Bx

Порядок TRIBONEMATALES

<i>Tribonema angustissimum</i> Pasch.	пл	BxC
<i>T. minus</i> Hazen	пл	B
<i>T. ambiguum</i> Skuja	пл	B
<i>T. affine</i> G. West.	пл	B
<i>T. subtilissimum</i> Pasch.	пл	Bx
<i>T. vulgare</i> Pasch.	пл	Bx
<i>T. viride</i> Pasch.	пл	BxC

ПИРОФИТОВЫЕ —  
PYRROPHYTA

Порядок CRYPTOMONADALES

<i>Cryptochrysis minor</i> Nyg.	л	BxC
<i>Rhodomonas minuta</i> Skuja v. <i>minuta</i>	л	Bx
<i>R. minuta v. nannoplanctonica</i> Skuja	л	Bx
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	пл	B
<i>Ch. nordstedtii</i> Hansg. f. <i>nordstedtii</i>	л	BxC
<i>Ch. nordstedtii f. latviensis</i> I. Kiss	л	Bx
<i>Ch. nordstedtii f. minor</i> Nyg.	л	Bx
<i>Cryptomonas obovata</i> Skuja	л	Bx
<i>C. ozolinii</i> Skuja	л	Bx
<i>C. rufescens</i> Skuja	л	Bx
<i>C. marssonii</i> Skuja	пл	B
<i>C. reflexa</i> (Marsson) Skuja	л	B
<i>C. gracilis</i> Skuja	л	BxC
<i>C. caudata</i> Schiller	л	Bx
<i>C. brevis</i> Schiller	л	Bx
<i>C. erosa</i> Ehr.	л	B
<i>C. ovata</i> Ehr. v. <i>ovata</i>	пл	B
<i>C. ovata v. curvata</i> (Ehr.) Lemm.	л	BxC
<i>C. nasuta</i> Pasch.	л	Bx
<i>Chilomonas paramaecium</i> Ehr.	л	Bx

Порядок GYMNODINIALES

<i>Gymnodinium fuscum</i> (Ehr.) Stein	л	Bx
<i>G. palustre</i> Schilling	пл	Bx
<i>G. aeruginosum</i> Stein	пл	Bx

Порядок PERIDINIALES

<i>Glenodinium pulvisculus</i> (Ehr.) Stein	л	B
<i>G. penardii</i> Lemm. f. <i>penardii</i>	пл	B
<i>G. penardiforme</i> (Lind.) Schiller	пл	Bx
<i>G. quadridens</i> (Stein) Schiller	пл	B
<i>G. gymnodinium</i> Penard	пл	B
<i>Peridinium volzii</i> Lemm.	пл	Bx
<i>P. cinctum</i> (O. F. M.) Ehr.	пл	B
<i>P. bipes</i> Stein	пл	BxC
<i>P. aciculiferum</i> Lemm.	пл	Bx
<i>P. umbonatum</i> Stein	л	Bx
<i>P. latum</i> Pauls.	пл	B
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh f. <i>hirundinella</i>	пл	B
<i>C. hirundinella f. furcoides</i> Schroed.	пл	B
<i>C. hirundinella f. silesiacum</i> Schroed.	пл	BxC
<i>C. hirundinella f. junnanense</i> (Skuja) H.-P.	пл	Bx
<i>C. hirundinella f. carinthiacum</i> (Zeberb.) Bachm.	пл	Bx
<i>C. hirundinella f. gracile</i> Bachm.	пл	B
<i>C. hirundinella f. robustum</i> (Amberg) Bachm.	пл	B
<i>C. hirundinella f. austriacum</i> (Zeberb.) Bachm.	пл	BxC
<i>C. hirundinella f. piburgense</i> (Zeberb.) Bachm.	пл	BxC

ЭВГЛЕНОВЫЕ —  
EUGLENOPHYTA

Порядок EUGLENALES

<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. v. <i>volvocina</i>	пл	B
---	----	---



<i>T. volvocina</i> v. <i>punctata</i> Playf.	пп	BxC	<i>T. planctonica</i> f. <i>ornata</i> (Skv.) Popova	пп	Bx
<i>T. volvocina</i> v. <i>subglobosa</i> Lemm. emend. Swir.	п	Bx	<i>T. pavlovskoensis</i> (V. Poljan.) Popova f. <i>pavlovskoensis</i>	пп	Bx
<i>T. ornata</i> (Swir.) Skv.	пп	Bx	<i>T. similis</i> Stokes f. <i>similis</i>	п	B
<i>T. volvocinopsis</i> Swir. f. <i>volvocinopsis</i>	пп	B	<i>T. manginii</i> Defl. f. <i>manginii</i>	п	Bx
<i>T. volvocinopsis</i> f. <i>punctata</i> (Roll) Popova.	пп	BxC	<i>T. dubia</i> Swir. emend. Defl. f. <i>dubia</i>	п	Bx
<i>T. curta</i> f. <i>crassatifer</i> a Safon.	п	Bx	<i>T. bulla</i> Stein	п	Bx
<i>T. dybowskii</i> Drez.	п	Bx	<i>T. caudata</i> (Ehr.) Stein f. <i>caudata</i>	п	Bx
<i>T. woyciekii</i> Koezw. f. <i>woyciekii</i>	п	Bx	<i>T. ctenaria</i> Tschern.	п	Bx
<i>T. verrucosa</i> Stokes v. <i>varrucosa</i>	п	B	<i>T. setosa</i> Zykoﬀ	пп	C
<i>T. komarovii</i> Skv.	п	BxC	<i>Strombomonas acuminata</i> (Schmarda) Defl.	пп	B
<i>T. nigra</i> Swir.	пп	Bx	<i>S. urceolata</i> (Stokes) Defl. v. <i>urceolata</i>	п	Bx
<i>T. intermedia</i> Dang. f. <i>intermedia</i>	п	B	<i>S. tambowica</i> (Swir.) Defl.	пп	BxC
<i>T. intermedia</i> f. <i>papillifera</i> (Popova) Popova	п	BxC	<i>S. schauinslandii</i> (Lemm.) Defl.	пп	Bx
<i>T. intermedia</i> f. <i>spinifera</i> (Popova) Popova	п	BxC	<i>Eutreptia pyrenoidifera</i> Matv.	п	BxC
<i>T. fominii</i> Roll	п	Bx	<i>Eu. viridis</i> Perty	п	Bx
<i>T. oblonga</i> Lemm. v. <i>oblonga</i>	п	B	<i>Euglena viridis</i> Ehr. f. <i>viridis</i>	п	B
<i>T. oblonga</i> v. <i>punctata</i> Lemm.	п	BxC	<i>Eu. granulata</i> (Klebs.) Schmitz v. <i>granulata</i>	п	BxC
<i>T. oblonga</i> v. <i>pulcherrima</i> (Playf.) Popova	п	Bx	<i>Eu. granulata</i> v. <i>polymorpha</i> (Dang.) Popova	п	Bx
<i>T. oblonga</i> v. <i>ovalis</i> (Playf.) Popova	п	Bx	<i>Eu. gracilis</i> Klebs f. <i>gracilis</i>	п	BxC
<i>T. cylindrica</i> Ehr. sec. Playf. v. <i>cylindrica</i>	п	Bx	<i>Eu. pisciformis</i> Klebs.	п	Bx
<i>T. ampulliformis</i> Roll.	п	Bx	<i>Eu. proxima</i> Dang.	п	BxC
<i>T. incerta</i> Lemm. v. <i>incerta</i>	п	BxC	<i>Eu. deses</i> Ehr. f. <i>deses</i>	п	BxC
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. v. <i>hispida</i>	пп	B	<i>Eu. deses</i> f. <i>intermedia</i> Klebs	п	BxC
<i>T. hispida</i> v. <i>granulata</i> Playf.	пп	Bx	<i>Eu. deses</i> f. <i>klebsii</i> (Lemm.) Popova	п	Bx
<i>T. hispida</i> v. <i>coronata</i> Lemm.	пп	BxC	<i>Eu. texta</i> (Duj.) Huebner v. <i>texta</i>	пп	BxC
<i>T. hispida</i> v. <i>crenulatocollis</i> (Maskell) Lemm.	пп	Bx	<i>Eu. texta</i> v. <i>salina</i> (Fritsch) Popova	п	Bx
<i>T. hispida</i> v. <i>spinulosa</i> Skv.	пп	Bx	<i>Eu. limnophila</i> Lemm. v. <i>limnophila</i>	п	BxC
<i>T. hispida</i> v. <i>volicensis</i> Drez.	пп	Bx	<i>Eu. limnophila</i> v. <i>swirenkoi</i> (Arnoldi) Popova	п	Bx
<i>T. bacillifera</i> Playf. v. <i>bacillifera</i>	п	BxC	<i>Eu. megalithos</i> Skuja	п	Bx
<i>T. bacillifera</i> v. <i>minima</i> Playf. f. <i>minima</i>	п	Bx	<i>Eu. acus</i> Ehr. v. <i>acus</i>	п	B
<i>T. bacillifera</i> v. <i>minima</i> f. <i>sarsispina</i> Defl.	п	Bx	<i>Eu. acus</i> v. <i>minor</i> Hansg.	п	BxC
<i>T. sydneyensis</i> Playf. v. <i>sydneyensis</i>	п	Bx	<i>Eu. acus</i> v. <i>longissima</i> Defl.	п	Bx
<i>T. raciborskii</i> Wolosz.	п	BxC	<i>Eu. acus</i> v. <i>hyalina</i> Klebs.	п	BxC
<i>T. allia</i> Drez.	пп	BxC	<i>Eu. pavlovskoensis</i> (Elenk. et V. Poljan.) Popova	п	Bx
<i>T. abrupta</i> Swir. v. <i>abrupta</i>	пп	Bx	<i>Eu. spirogyra</i> Ehr. v. <i>spirogyra</i>	п	BxC
<i>T. abrupta</i> v. <i>obesa</i> (Playf.) Defl.	пп	Bx	<i>Eu. spirogyra</i> v. <i>laticlavus</i> Huebner	пп	BxC
<i>T. abrupta</i> v. <i>arcuata</i> (Playf.) Defl. f. <i>arcuata</i>	п	Bx	<i>Eu. spirogyra</i> v. <i>fusca</i> Klebs	п	Bx
<i>T. lacustris</i> Drez. emend. Balech v. <i>lacustris</i>	п	BxC	<i>Eu. oxyuris</i> Schmarda f. <i>oxyuris</i>	п	B
<i>T. lacustris</i> v. <i>klebsii</i> (Defl.) Popova	п	Bx	<i>Eu. oxyuris</i> f. <i>major</i> (Woronich.) Popova	п	Bx
<i>T. rotunda</i> Swir. v. <i>rotunda</i>	п	Bx	<i>Eu. oxyuris</i> f. <i>skvortzovii</i> (Popova) Popova	п	Bx
<i>T. acanthostoma</i> Stokes (sensu Swir. et Defl.) v. <i>acanthostoma</i>	п	Bx	<i>Eu. tripteris</i> (Duj.) Klebs v. <i>tripteris</i>	п	B
<i>T. acanthostoma</i> v. <i>europa</i> e Drez.	п	Bx	<i>Lepocinclis longistriata</i> Chu.	п	Bx
<i>T. superba</i> f. <i>echinata</i> (Roll) Popova	п	Bx	<i>L. ovum</i> (Ehr.) Mink. v. <i>ovum</i>	п	Bx
<i>T. robusta</i> Swir. emend. Defl.	п	Bx	<i>L. ovum</i> v. <i>palatina</i> Lemm.	п	Bx
<i>T. armata</i> (Ehr.) Stein v. <i>armata</i>	п	B	<i>L. steinii</i> Lemm. v. <i>steinii</i>	п	Bx
<i>T. armata</i> v. <i>heterospina</i> Swir.	п	Bx	<i>L. steinii</i> v. <i>suecica</i> Lemm.	п	Bx
<i>T. tschernovii</i> Popova	пп	BxC	<i>L. marssonii</i> Lemm. v. <i>marssonii</i>	п	Bx
<i>T. scabra</i> Playf. v. <i>scabra</i>	п	BxC	<i>Monomorphina pyrum</i> (Ehr.) Mereschk. v. <i>pyrum</i>	пп	B
<i>T. euchlora</i> (Ehr.) Awer.	пп	Bx	<i>M. pyrum</i> v. <i>pseudonordstedtii</i> (Pochm.) Popova	п	Bx
<i>T. wermelii</i> Skv.	пп	BxC	<i>M. pyrum</i> v. <i>costata</i> (Conrad) Popova	п	BxC
<i>T. planctonica</i> Swir. f. <i>planctonica</i>	пп	B	<i>Phacus monilatus</i> Stokes v. <i>monilatus</i>	п	BxC
<i>T. planctonica</i> f. <i>oblonga</i> (Drez.) Popova	пп	Bx	<i>Ph. monilatus</i> v. <i>suecicus</i> Lemm.	п	Bx

Ph. hispidulus (Eichw.) Lemm.	л	BxC
Ph. striatus France	л	Bx
Ph. parvulus Klebs v. parvulus	л	B
Ph. oscillans Klebs	л	Bx
Ph. skujae Skv.	л	C
Ph. curvicauda Swir.	л	BxC
Ph. alatus v. lemmermannii Swir.	л	Bx
Ph. arnoldii Swir. v. arnoldii	л	Bx
Ph. arnoldii v. ovatus Popova	л	Bx
Ph. brevicaudatus (Klebs) Lemm.	л	Bx
Ph. acuminatus Stokes v. acuminatus	л	Bx
Ph. acuminatus v. acuticauda (Roll) Pochm.	л	Bx
Ph. pleuronectes (Ehr.) Duj. v. pleuronectes	л	B
Ph. pleuronectes v. prunoideus (Roll) Popova	л	Bx
Ph. pleuronectes v. hyalinus Klebs	л	Bx
Ph. megapyrenoides Roll	л	C
Ph. triquetrus (Ehr.) Duj.	л	C
Ph. caudatus Huebner v. caudatus	л	B
Ph. caudatus v. tenuis Swir.	л	Bx
Ph. caudatus v. minor Drez.	л	BxC
Ph. orbicularis Huebner f. orbicularis	л	B
Ph. orbicularis f. communis Popova	л	BxC
Ph. lismorensis Playf.	л	Bx
Ph. longicauda (Ehr.) Duj. f. longicauda	л	B
Ph. longicauda f. cordatus (Pochm.) Popova	л	Bx
Ph. longicauda f. rotundus (Pochm.) Popova	л	Bx
Ph. longicauda f. vixtortus I. Kisel.	лл	B
Colacium cyclopicola (Gickl.) Woronich. et Popova	эл	B
C. sideropus Skuja	эл	Bx
C. vesiculosum Ehr. v. vesiculosum	эл	B
C. arbuscula Stein f. arbuscula	эл	B
Astasia klebsii Lemm.	л	Bx

### ЗЕЛЕННЫЕ — CHLOROPHYTA

#### Порядок CHLAMYDOMONADALES

Chlamydomonas globosa Snow	л	B
Ch. reinhardii Dang.	лл	B
Ch. velata Korsch.	л	Bx
Ch. atactogama Korsch.	лл	B
Ch. dabaryana Gorosch.	лл	B
Ch. monadina Stein var. monadina	лл	B
Ch. monadina v. cingulata (Pasch.) Korsch.	лл	Bx
Ch. monadina v. globulifera Korsch.	лл	BxC
Ch. ingnava Korsch.	л	Bx
Ch. mucosa (Korsch.) Pasch.	л	Bx
Ch. clatrata (Korsch.) Pasch.	л	Bx
Chlorogonium fusiforme Matv.	л	BxC
Ch. euchlorum Ehr.	л	B
Lobomonas stellata Chod.	л	H
L. ampla Pasch. (?)	л	BxC
Carteria globosa Korsch.	лл	B
C. crucifera Korsch. v. crucifera	лл	Bx
C. crucifera v. inversa Korsch.	лл	Bx
Scherffelia deformis Skuja	л	C
S. dubia Pasch.	л	Bx

Platymonas contracta Carter	л	C
Phacotus lenticularis Ehr.	лл	BxC
Ph. coccifer Korsch.	лл	Bx
Ph. angustus Pasch.	лл	BxC
Pteromonas aculeata Lemm. v. aculeata	лл	BxC
P. angulosa Lemm. v. angulosa	лл	B
P. angulosa v. elongata Skv.	лл	Bx
P. torta Korsch.	лл	B
P. armata Korsch.	л	BxC
P. chodatii Lemm.	л	C
P. cruciata Playf.	л	Bx

#### Порядок VOLVOCALES

Pascheriella tetras Korsch.	лл	Bx
Pyrobotrys gracilis Korsch.	лл	B
P. incurva Arnoldi	лл	Bx
Spondylomorom quaternarium Ehr.	л	B
Gonium pectorale Muell.	лл	B
G. sociale Warm.	лл	BxC
Pandorina morum (Muell.) Bory	лл	B
P. charkoviensis Korsch.	лл	B
Eudorina elegans Ehr.	лл	B
E. cylindrica Korsch.	лл	B
E. echidna Swir. (?)	лл	Bx
E. illinoisensis Pasch.	лл	BxC
E. unicocca G. M. Smith	лл	Bx
Volvox globator (L.) Ehr.	лл	B
V. aureus Ehr.	лл	B
V. polychlamys Korsch.	лл	BxC

#### Порядок TETRASPORALES

Chlorophysema inertis (Korsch.) Pasch.	эл	Bx
C. sessilis Anachin	эл	Bx
C. adnata Korsch.	эл	Bx
Stylosphaeridium epiphyticum Korsch.	эл	Bx
Chlorangiopsis piriformis Korsch. v. piriformis	эл	Bx
Ch. piriformis v. asymmetrica Korsch.	эл	C
Apiocystis caputmedusae (Bohl.) Korsch.	эл	Bx
Tetraspora tenera Korsch.	лл	Bx
T. simplex Korsch.	л	Bx
T. limnetica W. et G. West	лл	Bx

#### Порядок CHLOROCOCCALES

Golenkinia radiata Chod.	лл	B
G. brevispina Korsch.	лл	Bx
Acanthosphaera zachariasii Lemm.	лл	BxC
A. tenuispina Korsch.	лл	Bx
Trochiscia aciculifera (Lagerh.) Hansg.	лл	B
T. granulata (Reinsch) Hansg.	лл	B
T. spinosa Hansg.	лл	Bx
Treubaria setigera (Archer) G. M. Smith	лл	B
T. schmidlei (Sroed.) Fott et Kov.	лл	B
T. quadrispina (G. M. Smith) Fott et Kov.	лл	C
T. planctonica (G. M. Smith) Korsch.	лл	B
T. limnetica (G. M. Smith) Fott et Kov.	лл	BxC

<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.	II B	<i>T. pentaedricum</i> W. et G. West	II BxC
<i>S. nitzschoides</i> (G. West) Korsch.	II BxC	<i>T. minimum</i> (A. Br.) Haug.	II BxC
<i>S. spiralis</i> (Printz) Korsch.	II BxC	v. <i>minimum</i>	
<i>S. robusta</i> Korsch.	II B	<i>T. minimum</i> v. <i>longispinum</i> Defl.	II Bx
<i>Characium skuja</i> Fott	III C	<i>T. incus</i> (Teiling) G. M. Smith	II B
<i>Ch. ornithocephalum</i> A. Br. v. <i>ornithocephalum</i>	III Bx	v. <i>incus</i>	
<i>Ch. ornithocephalum</i> v. <i>harporchytiforme</i> Printz	III Bx	<i>T. limneticum</i> Borge v. <i>limneticum</i>	II B
<i>Ch. bulbosum</i> Korsch.	III BxH	<i>Siderocelis ornata</i> Fott	I B
<i>Pseudocharacium acuminatum</i> Korsch. v. <i>acuminatum</i>	III Bx	<i>Franceia echidna</i> (Bohl.) Korsch.	II BxC
<i>Bicuspidella sessile</i> Fott v. <i>sessile</i>	III Bx	<i>F. armata</i> (Lemm.) Korsch.	III BxC
<i>B. sessile</i> v. <i>fusiformis</i> (Korsch.) Fott	III Bx	<i>F. elongata</i> Korsch.	II BxC
<i>Pseudochlorothecium mucigenum</i> Korsch. (?)	III Bx	<i>F. polychaeta</i> (Schirsch.) Korsch.	II BxH
<i>Korshikoviella limnetica</i> (Lemm.) Silva	II B	<i>F. tenuispina</i> Korsch.	II B
<i>Ankyra ancora</i> (G. M. Smith) Fott f. <i>ancora</i>	II, III H	<i>Siderocystis fusca</i> Korsch.	II BxC
<i>A. ancora</i> f. <i>issajevii</i> (Kissel.) Fott	II, III H	<i>Lagerheimia tetraedrica</i> Roll	II Bx
<i>A. ancora</i> f. <i>spinosa</i> (Korsch.) Fott	II, III C	<i>L. wratislaviensis</i> Schroed. v. <i>wratislaviensis</i>	II B
<i>A. judayi</i> (G. M. Smith) Fott	II, III Bx	<i>L. wratislaviensis</i> v. <i>trisetigera</i> G. M. Smith	II Bx
<i>A. ocellata</i> (Korsch.) Fott	II, III Bx	<i>L. genevensis</i> Chod. v. <i>genevensis</i>	II B
<i>A. spatulifera</i> (Korsch.) Fott	II C	<i>L. genevensis</i> v. <i>subglobosa</i> (Lemm.) Chod.	II B
<i>A. lauceolata</i> (Korsch.) Fott	II Bx	<i>L. quadriseta</i> (Lemm.) G. M. Smith	II BxC
<i>Fernandinella alpina</i> Chod. v. <i>alpina</i>	II Bx	<i>L. citriformis</i> (Snow) G. M. Smith	II BxC
<i>Dietyochlorella globosa</i> (Korsch.) Silva	II BxC	<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Printz	II B
<i>D. reniformis</i> (Korsch.) Silva	II BxC	<i>L. ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	II B
<i>Planetococcus sphaerocystiformis</i> Korsch.	II Bx	<i>L. subsalsa</i> Lemm.	II C
<i>Heleochloris pallida</i> Korsch.	I BxC	<i>Golenkiniopsis parvula</i> (Woronich.) Korsch.	II BxC
<i>Euastropsis richteri</i> (Schmidle) Lagerh.	I Bx	<i>G. longispina</i> Korsch.	II B
<i>Pediastrum simplex</i> Meyen v. <i>simplex</i>	II B	<i>G. solitaria</i> Korsch. v. <i>solitaria</i>	II BxC
<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle	II Bx	<i>G. solitaria</i> v. <i>mucosa</i> Korsch.	II Bx
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralis v. <i>tetras</i>	II B	<i>Oocystis verrucosa</i> Roll	II Bx
<i>P. tetras</i> v. <i>tetraodon</i> (Corda) Rabenh.	II B	<i>O. pseudocoronata</i> Korsch.	II Bx
<i>P. angulosum</i> (Ehr.) Menegh. v. <i>angulosum</i>	II BxH	<i>O. borgei</i> Snow. v. <i>borgei</i>	II B
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Menegh. v. <i>boryanum</i>	II B	<i>O. borgei</i> v. <i>hypanica</i> Schirsch.	II C
<i>P. boryanum</i> v. <i>longicornis</i> Rabcor	II Bx	<i>O. gigas</i> Archer v. <i>gigas</i>	II Bx
<i>P. integrum</i> Naeg.	II Bx	<i>O. gigas</i> v. <i>incrassata</i> f. <i>minor</i> W. et G. West	II Bx
<i>P. duplex</i> Meyen v. <i>duplex</i>	II B	<i>O. submarina</i> Lagerh.	II B
<i>P. duplex</i> v. <i>clatratum</i> (A. Br.) Lagerh.	II Bx	<i>O. elliptica</i> W. West v. <i>elliptica</i>	II Bx
<i>P. duplex</i> v. <i>reticulatum</i> Lagerh.	II B	<i>O. elliptica</i> v. <i>elliptica</i> f. <i>minor</i> W. West	II Bx
<i>P. cornutum</i> Troitzk.	II BxC	<i>O. pelagica</i> Lemm.	II B
<i>P. biradiatum</i> Meyen	II B	<i>O. novae-semliae</i> Wille f. <i>novae-semliae</i>	II B
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh.	II Bx	<i>O. novae-semliae</i> f. <i>major</i> Wille	II BxC
<i>Sorastrum spinulosum</i> v. <i>spinulosum</i> Naeg.	I Bx	<i>O. pusilla</i> Haug.	II BxH
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. v. <i>vulgaris</i>	II B	<i>O. solitaria</i> Wittr.	II B
<i>Tetraedron triangulare</i> Korsch.	II Bx	<i>O. crassa</i> Wittr.	II BxC
<i>T. caudatum</i> (Corda) Haug. v. <i>caudatum</i>	II B	<i>O. marssonii</i> Lemm.	II B
<i>T. caudatum</i> v. <i>punctatum</i> Lagerh.	II BxC	<i>O. lacustris</i> Chod.	II BxC
<i>T. caudatum</i> v. <i>incisum</i> Lagerh.	II BxH	<i>O. parva</i> W. et G. West	II BxC
<i>T. caudatum</i> v. <i>longispinum</i> Lemm.	II Bx	<i>Oocystidium ovale</i> Korsch.	II BxC
		<i>Nephrocystium obesum</i> W. West v. <i>obesum</i>	I BxC
		<i>N. agardhianum</i> Naeg.	I BxH
		<i>Pseudococcomyxa adhaerens</i> Korsch.	II Bx
		<i>Fusola viridis</i> Snow.	I BxC
		<i>Ankistrodesmus longissimus</i> (Lemm.) Wille v. <i>longissimus</i>	II B
		<i>A. longissimus</i> v. <i>acicularis</i> (Chod.) Brunth.	II B
		<i>A. obtusus</i> Korsch.	I Bx
		<i>A. mucosus</i> Korsch.	I BxC
		<i>A. acicularis</i> (A. Br.) Korsch. v. <i>acicularis</i>	II B
		<i>A. acicularis</i> v. <i>stipitatus</i> (Chod.) Korsch.	II Bx

A. acicularis v. mirabilis (W. et G. West) Korsch.	II Bx	C. pseudomicroporum Korsch.	II B
A. subcapitatus Korsch.	I B	C. intermedium (Bohl.) Korsch.	II C
A. minutissimus Korsch.	I B	C. proboscideum Bohl.	II Bx
A. arcuatus Korsch.	II B	C. cambricum Archer v. cambrium	II B
A. pseudomirabilis Korsch. v. pseudomirabilis	II B	C. cambricum v. intermedium (Bohl.) G. West.	II Bx
A. pseudomirabilis v. spiralis Korsch.	II BxH	C. chodatii Ducell.	II Bx
A. angustus Bern.	II B	C. reticulatum (Dang.) Senn	II B
A. densus Korsch.	I Bx	Crucigenia apiculata Schmidle	II B
A. fusiformis Corda	II Bx	C. fenestrata Schmidle	II B
A. bibraianus (Reinsch) Korsch.	II Bx	C. lauterbornei (Schmidle) Korsch.	II B
A. closterioides (Printz) Korsch.	II C	C. tetrapedia (Kirchn.) W. et G. West	II B
A. gracilis (Reinsch) Korsch.	II Bx	C. quadrata Morren	II B
A. falcatus (Corda) Ralfs v. falcatus	I B	C. rectangularis (A. Br.) Gay	II B
Hyaloraphidium rectum Korsch.	I BxH	C. irregularis Wille	II BxC
H. curvatum Korsch.	I BxC	Westella botrioides (W. West) de Wild.	II BxC
H. contortum Pasch. et Korsch. v. contortum	I Bx	W. linearis G. M. Smith	II Bx
H. contortum v. tenuissimum Korsch.	I Bx	Tetrachlorella alternans Korsch.	II B
Nephrochlamys subsolitaria (West) Korsch.	I B	T. coronata Korsch.	II Bx
Kirchneriella obesa (W. West) Schmidle v. obesa	II B	Tetrastrum staurogeniaeforme (Schroed.) Lemm. v. staurogeniaeforme	II B
K. obesa v. aperta (Teiling) Brunth.	II BxC	T. staurogeniaeforme v. longispinum G. M. Smith	II BxC
K. lunaris (Kirchn.) Moeb. v. lunaris	II B	T. triacanthum Korsch. v. triacanthum	II B
K. lunaris v. dianae Bohl.	II Bx	T. heteracanthum (Nozdst.) Chod.	II BxC
K. intermedia Korsch. v. intermedia	II B	T. elegans Playf.	II B
K. intermedia v. major Korsch.	II Bx	T. hastiferum (Arnoldi) Korsch.	II Bx
K. contorta (Schmidle) Bohl.	II BxC	T. glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff.	II B
K. subcapitata Korsch.	II Bx	T. punctatum (Schmidle) Ahlstr. et Tiff.	II BxC
K. irregularis Smith Korsch. v. irregularis	II B	Tetradesmus wisconsinensis G. M. Smith f. wisconsinensis	I C
K. irregularis v. spiralis Korsch.	II BxH	T. wisconsinensis f. siberica (Printz) Fott et Komarek	I C
K. cornuta Korsch.	II Bx	Lauterborniella elegantissima Schmidle	I II
Didymogenes palatina Schmidle	II BxC	L. appendiculata Korsch.	I BxC
Radiococcus planctonicus (Korsch.) Lund	II B	Hofmania appendiculata Chod.	I BxH
Coenochloris pyrenoidosa Korsch.	II B	Schroederiella papillata Korsch.	I BxC
C. ovalis Korsch.	II B	Actinastrum hantzschii Lagerh.	II B
Sphaerocystis schroeteri Chod.	II B	A. schroeteri Huber-Pestal. v. schroeteri	II B
S. polycoeca Korsch.	II B	A. schroeteri v. subtile (Wolosz.) Fott	I C
S. planctonica (Korsch.) Bourr.	II B	Scenedesmus acutus Meyen f. acutus	II B
Coenocystis planctonica Korsch. v. planctonica	II B	S. acutus f. costulatus (Chod.) Uherkov.	II BxC
C. subcylindrica Korsch.	II BxH	S. acutus f. alternans Hortob.	II BxC
C. reniformis Korsch.	II B	S. securiformis Playf.	II Bx
C. obtusa Korsch.	II C	S. acuminatus (Lagerh.) Chod. f. acuminatus	II B
C. quadriguloides Fott.	II Bx	S. acuminatus f. globosus Hortob. et Nemeth	II BxC
Schizochlamydeella delicatula (W. West) Korsch.	I Bx	S. acuminatus f. gyoparosiensis (Kiss) Uherkov.	II B
Dispora crucigenioides Printz	I Bx	S. acuminatus f. tortuosus (Skuja) Uherkov.	II BxC
D. speciosa Korsch.	I C	S. acuminatus v. bernardii (G. M. Smith) Deduss.	II Bx
Dictyosphaerium simplex Korsch.	I BxC	S. acuminatus v. elongatus G. M. Smith	II B
D. pulchellum Wood v. pulchellum	II B	S. ecornis (Ralfs) Chod. f. ecornis	II B
D. pulchellum v. ovatum Korsch.	II B	S. ecornis v. disciformis Chod. f. disciformis	II B
D. anomalum Korsch.	II Bx	S. ecornis v. disciformis f. granulatus Hortob.	II B
D. ehrenbergianum Naeg.	II B		
Botryosphaera sudetica (Lemm.) Chod.	I Bx		
Botryococcus braunii Kuetz.	II BxH		
B. protuberans W. et G. West	II Bx		
Coelastrum sphaericum Naeg.	II Bx		
C. microporum Naeg.	II B		

<i>S. ecornis</i> v. <i>disciformis</i> f. <i>spinosus</i> Hortob. et Nemeth	пл В	<i>S. opoliensis</i> P. Richt. f. <i>opoliensis</i>	пл В
<i>S. ovalternus</i> Chod. v. <i>ovalternus</i>	пл BxC	<i>S. protuberans</i> Fritsch. f. <i>protuberans</i>	пл BxC
<i>S. arcuatus</i> Lemm. f. <i>arcuatus</i>	пл В	<i>S. protuberans</i> f. <i>danubianus</i> Uherkov.	пл Bx
<i>S. arcuatus</i> f. <i>granulatus</i> Hortob. et Nemeth	пл BxH	<i>S. spinosus</i> Chod. f. <i>spinosus</i>	пл Bx
<i>S. arcuatus</i> v. <i>platydiscus</i> G. M. Smith	пл В	<i>S. subspicatus</i> Chod. f. <i>subspicatus</i>	пл В
<i>S. brevispina</i> (G. M. Smith) Chod. v. <i>brevispina</i>	пл В	<i>S. gutwinskii</i> v. <i>bekesensis</i> Uherkov.	пл Bx
<i>S. denticulatus</i> Lagerh. f. <i>denticulatus</i>	пл В	<i>Didymocystis planctonica</i> Korsch.	пл В
<i>S. denticulatus</i> f. <i>crassispinosus</i> Hortob. et Nemeth	пл BxC	<i>D. tuberculata</i> Korsch.	пл В
<i>S. denticulatus</i> v. <i>linearis</i> Hansg. f. <i>linearis</i>	пл BxC	<i>D. inconspicua</i> Korsch.	пл В
<i>S. denticulatus</i> v. <i>linearis</i> f. <i>crassispinosus</i> (Hortob.) Uherkov.	пл Bx	<i>D. lineata</i> Korsch.	пл В
<i>S. denticulatus</i> v. <i>linearis</i> f. <i>granulatus</i> Hortob.	пл Bx	<i>D. fina</i> Komarek	пл В
<i>S. pannonicus</i> Hortob. f. <i>panonicus</i>	пл Bx	<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Br.	пл Bx
<i>S. incrassatus</i> Bohl. f. <i>incrassatus</i>	пл BxC	<i>Micractinium bornhemiense</i> (Conrad) Korsch.	пл В
<i>S. incrassatus</i> v. <i>alternans</i> (Bohl.) Deduss.	пл BxH	<i>M. appendiculatum</i> Korsch.	пл В
<i>S. apiculatus</i> (W. et G. S. West) Chod. f. <i>apiculatus</i>	пл В	<i>M. pusillum</i> Fres.	пл BxH
<i>S. apiculatus</i> v. <i>irregularis</i> Deduss.	пл В	<i>M. quadrisetum</i> (Lemm.) G. S. Smith	пл В
<i>S. granulatus</i> W. et G. S. West f. <i>granulatus</i>	пл В	<i>Dicellula planctonica</i> Swir.	пл BxH
<i>S. granulatus</i> v. <i>granulatus</i> f. <i>disciformis</i> Hortob.	пл Bx	<i>Paradoxia multiseta</i> Swir.	пл В
<i>S. acutiformis</i> Schroed. v. <i>acutiformis</i>	пл BxC	<i>Elakatothrix gloeocystiformis</i> Korsch.	пл Bx
<i>S. praetervisus</i> Chod. f. <i>praetervisus</i>	пл BxC	<i>E. subacuta</i> Korsch.	пл В
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl. f. <i>serratus</i>	пл BxC	<i>E. acuta</i> Pasch.	пл Bx
<i>S. armatus</i> Chod. f. <i>armatus</i>	пл В	<i>E. lacustris</i> Korsch.	пл В
<i>S. armatus</i> v. <i>boglaricensis</i> Hortob.	пл BxC	<i>E. gelatinosa</i> Wille	пл BxH
<i>S. armatus</i> v. <i>bicaudatus</i> (Gugliel. Printz.) Chod. f. <i>bicaudatus</i>	пл В	<i>E. pseudogelatinosa</i> Korsch.	пл Bx
<i>S. circumfusus</i> Hortob. v. <i>circumfusus</i>	пл BxH		
<i>S. carinatus</i> (Lemm.) Chod. f. <i>carinatus</i>	пл Bx	Порядок <i>ULOTHRICHALES</i> <sup>23</sup>	
<i>S. carinatus</i> f. <i>granulatus</i> Hortob.	пл Bx	<i>Ulothrix mucosa</i> Thuret	б Bx
<i>S. lefevrii</i> v. <i>semiserratus</i> Uherkov.	пл Bx	<i>U. zonata</i> (Weber et Mohr) Kuetz.	б В
<i>S. brasiliensis</i> Bohl. v. <i>brasiliensis</i>	пл BxH	<i>Ulothrix</i> sp. sp.	б Bx
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. f. <i>quadricauda</i>	пл В	<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Pr.-Lavr. v. <i>lauterbornii</i>	пл В
<i>S. quadricauda</i> v. <i>biornatus</i> Kiss. f. <i>biornatus</i>	пл В	<i>Koliella spirotaenia</i> (G. West) Hindak	пл В
<i>S. quadricauda</i> v. <i>longispina</i> f. <i>asymmetricus</i> (Hortob.) Uherkov.	пл Bx	<i>K. longiseta</i> (Vischer) Hindak	пл В
<i>S. quadricauda</i> v. <i>longispina</i> f. <i>granulatus</i> Uherkov.	пл Bx	<i>K. spiculiformis</i> (Vischer) Hindak	пл BxC
<i>S. quadricauda</i> v. <i>westii</i> G. M. Smith f. <i>westii</i>	пл Bx	<i>Microspora stagnorum</i> (Kuetz.) Lagerh.	б В
<i>S. bicaudatus</i> (Hansg.) Chod. f. <i>bicaudatus</i>	пл BxC	<i>M. amoena</i> (Kuetz.) Rabenh.	б В
<i>S. ellipsoideus</i> Chod. f. <i>ellipsoideus</i>	пл H		
<i>S. ellipsoideus</i> v. <i>bicaudatus</i> Hortob. et Nemeth	пл BxH	Порядок <i>CLADOPHORALES</i>	
<i>S. intermedius</i> Chod. f. <i>intermedius</i>	пл В	<i>Cladophora glomerata</i> (L.) Kuetz. v. <i>glomerata</i>	б В
<i>S. intermedius</i> v. <i>acaudatus</i> Hortob. f. <i>acaudatus</i>	пл Bx	<i>C. fracta</i> (Muell. ex Vahl) Kuetz. v. <i>fracta</i>	б В
		Порядок <i>CHAETOPHORALES</i>	
		<i>Stigeoclonium tenue</i> (Ag.) Kuetz. v. <i>tenue</i>	б В
		<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Ag.	б В
		Порядок <i>ZYGNEMALES</i>	
		<i>Spirogyra calospora</i> Cl.	б В
		<i>S. inflata</i> (Vauch.) Rabenh.	б BxC
		<i>S. porticalis</i> (Muell.) Petit	б BxC
		<i>Zygnema insigne</i> (Hass.) Kuetz.	б BxC
		<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock	пл В
		<i>M. viridis</i> (Kuetz.) Wittrock	л BxC
		<i>M. scalaris</i> Hass.	л BxC
		Порядок <i>GONATOZYGALES</i>	
		<i>Gonatozygon kinahani</i> (Arch.) Rabenh.	л Bx
		<i>G. monotaenium</i> De-Bary	л Bx

<i>Closterium acutum</i> (Lyngb.) Breb.	пл	Bx
v. <i>acutum</i>		
<i>C. acutum</i> v. <i>linea</i> (Perty) W. et G. West	пл	Bx
<i>C. aciculare</i> (Tuffen) W. West	пл	B
v. <i>aciculare</i> f. <i>aciculare</i>		
<i>C. aciculare</i> v. <i>aciculare</i> f. <i>minus</i> Kissel.	пл	Bx
<i>C. aciculare</i> v. <i>subpronum</i> W. et G. West	пл	Bx
<i>C. pronum</i> Breb. f. <i>pronum</i>	пл	BxC
<i>C. pronum</i> f. <i>brevius</i> (W. West) Kossinsk.	пл	Bx
<i>C. gracile</i> Breb. f. <i>gracile</i>	пл	Bx
<i>C. gracile</i> f. <i>elongatum</i> (W. et G. West) Kossinsk.	пл	Bx
<i>C. praelongum</i> Breb. f. <i>praelongum</i>	л	BxC
<i>C. praelongum</i> f. <i>brevius</i> Nordst.	л	Bx
<i>C. lanceolatum</i> Kuetz. f. <i>lanceolatum</i>	пл	Bx
<i>C. lanceolatum</i> f. <i>parvum</i> (W. et G. West) Kossinsk.	пл	Bx
<i>C. acerosum</i> (Schrank) Ehr. v. <i>acerosum</i> f. <i>acerosum</i>	пл	B
<i>C. acerosum</i> v. <i>acerosum</i> f. <i>elongatum</i> (Breb.) Kossinsk.	пл	Bx
<i>C. acerosum</i> v. <i>angolense</i> W. et G. West	л	Bx
<i>C. acerosum</i> v. <i>rollianum</i> Kossinsk.	л	Bx
<i>C. peracerosum</i> Gay v. <i>peracerosum</i>	пл	B
<i>C. strigosum</i> Breb.	л	Bx
<i>C. exiguum</i> W. et G. West	пл	Bx
<i>C. incurvum</i> Breb.	пл	Bx
<i>C. venus</i> Kuetz. f. <i>venus</i>	пл	Bx
<i>C. parvulum</i> Naeg. v. <i>parvulum</i>	пл	Bx
<i>C. parvulum</i> v. <i>angustum</i> W. et G. West	пл	Bx
<i>C. tumidulum</i> Ray	л	Bx
<i>C. leibleinii</i> Kuetz. v. <i>leibleinii</i>	пл	BxC
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr. v. <i>moniliferum</i>	пл	BxII
<i>C. moniliferum</i> v. <i>convavum</i> Klebs	л	Bx
<i>C. ehrenbergii</i> Menegh.	пл	Bx
<i>C. ralfsii</i> Breb. v. <i>ralfsii</i>	л	Bx
<i>C. kuetzingii</i> Breb.	пл	B
<i>C. setaceum</i> Ehr. v. <i>setaceum</i>	пл	Bx
<i>C. juncidum</i> Ralfs	пл	Bx
<i>Docidium baculum</i> Breb. f. <i>baculum</i>	л	Bx
<i>D. undulatum</i> Bail.	л	Bx
<i>Pleurotaenium trabecula</i> (Ehr.) Naeg. f. <i>trabecula</i>	л	Bx
<i>P. trabecula</i> f. <i>maximum</i> (Reinsch) Roll	л	Bx
<i>Euastrum denticulatum</i> (Kirchn.) Gay	пл	Bx
<i>E. validum</i> W. et G. West v. <i>validum</i>	пл	Bx
<i>E. validum</i> v. <i>glabrum</i> W. Krieg.	пл	Bx
<i>Micrasterias radiata</i> Hass. f. <i>radiata</i>	л	Bx
<i>Cosmarium undulatum</i> Corda v. <i>undulatum</i>	пл	Bx
<i>C. undulatum</i> v. <i>crenulatum</i> (Naeg.) Wittr.	пл	Bx
<i>C. granatum</i> Breb.	пл	Bx
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	пл	Bx

<i>C. rectangulare</i> Grun.	пл	Bx
<i>C. meneghinii</i> Breb.	пл	Bx
<i>C. laeve</i> Rabenh.	пл	Bx
<i>C. turpinii</i> Breb. v. <i>turpinii</i>	пл	B
<i>C. turpinii</i> v. <i>podolicum</i> Gutw.	пл	BxC
<i>C. margaritifera</i> Menegh.	пл	Bx
<i>C. subcrenatum</i> Hantzsch.	пл	Bx
<i>C. botrytis</i> Menegh. v. <i>botrytis</i>	пл	BxC
<i>C. botrytis</i> v. <i>depressum</i> W. et G. West	пл	Bx
<i>C. vexatum</i> W. West	л	Bx
<i>C. ochthodes</i> Nordst.	пл	Bx
<i>C. subbroomei</i> Schwidle	пл	Bx
<i>C. broomei</i> Thwaites	пл	Bx
<i>C. impressulum</i> Elfv.	пл	Bx
<i>Xanthidium antilopeum</i> (Breb.) Kuetz.	пл	Bx
<i>Staurastrum dejectum</i> Breb.	пл	Bx
<i>S. echinatum</i> Breb.	пл	Bx
<i>S. brebissonii</i> Arch.	пл	Bx
<i>S. gracile</i> Ralfs	пл	BxC
<i>S. paradoxum</i> Meyen	пл	B
<i>S. longiradiatum</i> W. et G. West	пл	Bx
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) W. et G. West	пл	BxC
<i>S. pulchellum</i> Arch.	пл	Bx
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Sm.) Breb.	пл	Bx
<i>Desmidium schwartzii</i> Ag.	пл	BxC

ВЫСШНИЕ РАСТЕНИЯ<sup>1</sup>

АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ —  
ARCHEGONITAE

ПЕЧЕНОЧНИКИ — *HEPATICAE*

Сем. *Ricciaceae*

<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	1BxC
<i>Riccia fluitans</i> L.	1BxC

МХИ — *BRYALES*

Сем. *Fontinalaceae*

<i>Fontinalis antipyretica</i> (L.) Hedw.	1BxC
---	------

ХВОЩИ — *EQUISETINAE*

Сем. *Equisetaceae*

<i>Equisetum arvense</i> L.	2BxC
<i>E. palustre</i> L.	2BxC
<i>E. fluviatile</i> L.	4B
<i>E. ramosissimum</i> Desf.	1H

ПАПОРОТНИКИ — *FILICINAE*

Сем. *Polypodiaceae*

<i>Thelypteris palustris</i> (A. Gray) Schott	1Bx
---	-----

Сем. *Salviniaceae*

<i>Salvinia natans</i> (L.) All	2CII
---------------------------------	------

Сем. *Marsiliaceae*

<i>Marsilia quadrifolia</i> L.	1H
--------------------------------	----

<sup>1</sup> Обозначения: 1 — редко, 2 — часто, 3 — часто, 4 — очень часто.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ —  
ANGIOSPERMAE

ДВУДОЛЬНЫЕ — DICOTYLEDONES

Сем. *Ranunculaceae*

<i>Caltha palustris</i> L.	3BxC
<i>Myosurus minimus</i> L.	4C
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.	3BxC
<i>R. kauffmannii</i> Clerc	4BxC
<i>R. rionii</i> Lagger	4H
<i>R. trichophyllus</i> Chaix	4Bx
<i>R. divaricatus</i> Schrank	4Bx
<i>R. gemelinii</i> DC.	4Bx
<i>R. sceleratus</i> L.	3Bx
<i>R. lingua</i> L.	2Bx
<i>R. flammula</i> L.	2BxC
<i>R. reptans</i> L.	4Bx
<i>R. repens</i> L.	3B
<i>R. acris</i> L.	4BxC
<i>Thalictrum lucidum</i> L.	2Bx
<i>T. flavum</i> L.	2B
<i>T. simplex</i> L.	2BxC
<i>T. minus</i> L.	4H

Сем. *Ceratophyllaceae*

<i>Ceratophyllum tanaiticum</i> Sapjeq.	4H
<i>C. demersum</i> L.	3B
<i>C. submersum</i> L.	4H

Сем. *Nymphaeaceae*

<i>Nelumbo speciosus</i> Willd	4H
<i>Nymphaea alba</i> L.	4H
<i>N. candida</i> Presl	4B
<i>N. tetragona</i> Georgi	4C
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	3B
<i>N. pumila</i> (Timm.) DC.	4BxC

Сем. *Saxifragaceae*

<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	
--	--

Сем. *Parnassiaceae*

<i>Parnassia palustris</i> L.	4Bx
-------------------------------	-----

Сем. *Rosaceae*

<i>Potentilla anserina</i> L.	2BxC
<i>P. supina</i> L.	2C
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	4BxC
<i>P. norvegica</i> L.	2Bx
<i>Comarum palustre</i> L.	3BxC
<i>Geum rivale</i> L.	4BxC
<i>Filipendula hexapetala</i> Gilib.	4C
<i>F. denudata</i> (Presl) Fritsch	2BxC
<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	2B
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	4CH

Сем. *Leguminosae*

<i>Trifolium fragiferum</i> L.	4H
<i>T. repens</i> L.	2Bx
<i>Vicia cracca</i> L.	2BxC
<i>V. sepium</i> L.	2BxC
<i>V. angustifolia</i> L.	2Bx
<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	4H
<i>L. paluster</i> L.	4BxC

Сем. *Urticaceae*

<i>Urtica dioica</i> L.	4BxC
-------------------------	------

Сем. *Salicaceae*

<i>Salix triandra</i> L.	3BC
<i>S. pentandra</i> L.	2BxC
<i>S. fragilis</i> L.	2B
<i>S. alba</i> L.	2BxC
<i>S. lapponum</i> L.	4Bx
<i>S. acutifolia</i> Willd.	2Bx
<i>S. viminalis</i> L.	2BxC
<i>S. dasyclados</i> Wimm.	4Bx
<i>S. phylicifolia</i> L.	4BxC
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	2BxC
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	4Bx
<i>S. depressa</i> L.	4Bx
<i>S. caprea</i> L.	4BxC
<i>S. aurita</i> L.	4Bx
<i>S. cinerea</i> L.	2BxC

Сем. *Polygonaceae*

<i>Rumex acetosella</i> L.	4BxC
<i>R. acetosa</i> L.	4BxC
<i>R. thyrsiflorus</i> Fingerh.	4BxC
<i>R. marschallianus</i> Reichb.	4H
<i>R. ucranicus</i> Fisch.	4B
<i>R. maritimus</i> L.	3B
<i>R. stenophyllus</i> Ledeb.	2H
<i>R. confertus</i> Willd	3B
<i>R. aquaticus</i> L.	3BxC
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	4B
<i>R. crispus</i> L.	4BxC
<i>R. pseudonatronatus</i> Borh.	4BxC
<i>Polygonum amphibium</i> L.	4B
<i>P. bistorta</i> L.	2BxC
<i>P. aviculare</i> L.	2B
<i>P. persicaria</i> L.	2B
<i>P. scabrum</i> Moench	2B
<i>P. lapathifolium</i> L.	3B
<i>P. hydropiper</i> L.	2B
<i>P. minus</i> Huds.	2B

Сем. *Caryophyllaceae*

<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	4BxC
<i>Stellaria palustris</i> Retz.	3BxC
<i>S. crassifolia</i> Ehrh.	4Bx
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	2Bx
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl	2Bx

Сем. *Geraniaceae*

<i>Geranium palustre</i> L.	2Bx
-----------------------------	-----

Сем. *Malvaceae*

<i>Althaea officinalis</i> L.	4H
-------------------------------	----

Сем. *Euphorbiaceae*

<i>Euphorbia palustris</i> L.	4H
-------------------------------	----

Сем. *Elatinaceae*

<i>Elatine alsinastrum</i> L.	4C
<i>E. ortosperma</i> Duben	4H
<i>E. hydropiper</i> L.	2BxC
<i>E. hungarica</i> Moesz.	4H
<i>E. triandra</i> Schkuhr	4C

Сем. *Violaceae*

<i>Viola palustris</i> L.	4Bx
<i>V. epipsila</i> Ledeb.	2Bx

<i>Cem. Cruciferae</i>	
<i>Rorippa islandica</i> (Oeder) Borb.	2B
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	2BxC
<i>R. anceps</i> (Wahlb.) Grossh.	1Bx
<i>R. brachycarpa</i> (C. A. Mey) Woronow	1Bx
<i>R. amphibia</i> (L.) Bess.	4B
<i>R. austriaca</i> (Crantz) Bess.	1C
<i>Cardamine parviflora</i> L.	1C
<i>C. pratensis</i> L.	2BxC
<i>C. amara</i> L.	1BxC

<i>Cem. Aristolochiaceae</i>	
<i>Aristolochia clematitis</i> L.	1Bx

<i>Cem. Lythraceae</i>	
<i>Peplis portula</i> L.	1BxC
<i>Lythrum salicaria</i> L.	4B
<i>L. virgatum</i> L.	2CH

<i>Cem. Onagraceae</i>	
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	1BxC
<i>E. parviflorum</i> (Schreb.) DC.	1C
<i>E. palustre</i> L.	3B
<i>E. adenocaulon</i> Hausskn.	1BxC
<i>E. roseum</i> (Schreb.) Pers.	1BxC
<i>E. nervosum</i> Boiss. et Buhse	1C
<i>E. tetragonum</i> L.	1CH

<i>Cem. Trapaceae</i>	
<i>Trapa natans</i> L.	1H

<i>Cem. Haloragaceae</i>	
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	3B
<i>M. spicatum</i> L.	4B

<i>Cem. Callitrichaceae</i>	
<i>Callitriche hermaphroditica</i> Justen. emend. Schinz et Thell.	1BxC
<i>C. polymorpha</i> Loennr.	2BxC
<i>C. palustris</i> L. emend. Druce	2BxC

<i>Cem. Hippuridaceae</i>	
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	2BxC

<i>Cem. Umbelliferae</i>	
<i>Cicuta virosa</i> L.	4BxC
<i>Sium latifolium</i> L.	4B
<i>S. sisaroides</i> D. C.	1H
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	3BxC
<i>Peucedanum palustre</i> (L.) Moench	2B

<i>Cem. Primulaceae</i>	
<i>Hottonia palustris</i> L.	1BxC
<i>Lysimachia thyrsiflora</i> L.	4B
<i>L. nummularia</i> L.	3B
<i>L. vulgaris</i> L.	4B
<i>Glaux maritima</i> L.	1H

<i>Cem. Menyanthaceae</i>	
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	4BxC
<i>Nymphoides peltata</i> (S. G. Gmel.) Kuntze	1H

<i>Cem. Solanaceae</i>	
<i>Solanum dulcamara</i> L.	3B

<i>Cem. Scrophulariaceae</i>	
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2BxC
<i>Gratiola officinalis</i> L.	1CH
<i>Limosella aquatica</i> L.	1BxC
<i>Lindernia pyxidaria</i> All	1H
<i>Veronica beccabunga</i> L.	1BxC
<i>V. anagallis-aquatica</i> L.	2B
<i>V. serpyllifolia</i> L.	1BxC
<i>V. longifolia</i> L.	2B
<i>V. scutellata</i> L.	1BxC
<i>Pedicularis palustris</i> L.	2BxC

<i>Cem. Droseraceae</i>	
<i>Aldrovanda vesiculosa</i>	1H

<i>Cem. Lentibulariaceae</i>	
<i>Utricularia minor</i> L.	1BxC
<i>U. intermedia</i> Hayne	1B
<i>U. vulgaris</i> L.	3B
<i>U. neglecta</i> Lehm	1BxC

<i>Cem. Boraginaceae</i>	
<i>Symphytum officinale</i> L.	1CH
<i>Myosotis caespitosa</i> K. F. Schultz	2BxC
<i>M. palustris</i> Lam.	3BxC

<i>Cem. Labiatae</i>	
<i>Scutellaria dubia</i> Taliev et Schir.	1H
<i>S. galericulata</i> L.	4B
<i>Glechoma hederacea</i> L.	2Bx
<i>Stachys palustris</i> L.	4B
<i>S. wolgensis</i> Wilensky	1H
<i>Lycopus exaltatus</i> L. fil.	1H
<i>L. europaeus</i> L.	4B
<i>Mentha arvensis</i> L.	4B

<i>Cem. Plantaginaceae</i>	
<i>Plantago tenuiflora</i> Waldst. et Kit.	1H
<i>P. lanceolata</i> L.	2BxC
<i>P. major</i> L.	2B
<i>P. media</i> L.	2BxC

<i>Cem. Rubiaceae</i>	
<i>Galium palustre</i> L.	4B
<i>G. ruprechtii</i> Pobed.	1BxC
<i>G. uliginosum</i> L.	1BxC

<i>Cem. Valerianaceae</i>	
<i>Valeriana exaltata</i> Mikan	2B

<i>Cem. Compositae</i>	
<i>Erigeron canadensis</i> L.	1BxC
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	1BxC
<i>G. rossicum</i> Kirp.	1H
<i>Inula britannica</i> L.	2B
<i>Xanthium strumarium</i> L.	3H
<i>Bidens radiata</i> Thuill.	2CH
<i>B. tripartita</i> L.	2B
<i>B. cernua</i> L.	2B
<i>Achillea salicifolia</i> Bess.	1H
<i>A. cartilaginea</i> Ledeb.	3B
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	1BxC
<i>Petasites spurius</i> (Retz) Reichb.	1C
<i>Nardosmia angulosa</i> Cass.	1C
<i>Senecio fluviatilis</i> Wallr.	1C



<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	2Bx	<i>L. minor</i> L.	4B
<i>Sonchus palustris</i> L.	1C	<i>L. gibba</i> L.	1CH
ОДНОДОЛЬНЫЕ — MONOCOTYLEDONES		Сем. <i>Sparganiaceae</i>	
Сем. <i>Butomaceae</i>		<i>Sparganium erectum</i> L.	3B
<i>Butomus umbellatus</i> L.	4B	<i>S. glomeratum</i> Laest.	1Bx
		<i>S. simplex</i> Huds.	3B
Сем. <i>Hydrocharitaceae</i>		Сем. <i>Typhaceae</i>	
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	4B	<i>Typha latifolia</i> L.	4B
<i>Stratiotes aloides</i> L.	4BxC	<i>T. laxmannii</i> Lepechin	4CH
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	3B	<i>T. angustifolia</i> L.	3B
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	2H		
Сем. <i>Alismataceae</i>		Сем. <i>Juncaceae</i>	
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	4B	<i>Juncus filiformis</i> L.	2BxC
<i>A. lanceolatum</i> With.	2CH	<i>J. inflexus</i> L.	1H
<i>A. loeselii</i> Gorski	1B	<i>J. effusus</i> L.	2BxC
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	4B	<i>J. conglomeratus</i> L.	1BxC
<i>S. trifolia</i> L.	1H	<i>J. bufonius</i> L.	2B
		<i>J. fusco-ater</i> (Schreb.) Lindb. fil.	1Bx
Сем. <i>Juncaginaceae</i>		<i>J. atratus</i> Krockner	1H
<i>Triglochin palustris</i> L.	2B	<i>J. articulatus</i> L.	3B
		<i>J. compressus</i> Jacq.	3B
Сем. <i>Potamogetonaceae</i>		<i>J. gerardii</i> Lois.	1H
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	4B		
<i>P. compressus</i> L.	2BxC	Сем. <i>Cyperaceae</i>	
<i>P. acutifolius</i> Link	1BxC	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	1Bx
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch	2B	<i>E. polystachyon</i> L.	1BxC
<i>P. friesii</i> Rupr.	1BxC	<i>E. latifolium</i> Hoppe	1Bx
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	1B	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem.	2B
<i>P. pusillus</i> L.	2B	et Schult.	
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	2B	<i>E. ovata</i> (Roth) Roem et. Schult.	1Bx
<i>P. crispus</i> L.	2B	<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	1H
<i>P. natans</i> L.	3B	<i>E. oxylepis</i> B. Fedtsch.	1H
<i>P. nodosus</i> Poir	2H	<i>E. crassa</i> Fisch. et Mey.	1H
<i>P. alpinus</i> Balb.	1C	<i>E. palustris</i> (L.) R. Br.	4B
<i>P. perfoliatus</i> L.	4B	<i>E. mamillata</i> Lindb. fil.	1BxC
<i>P. praelongus</i> Wulf	1C	<i>E. intersita</i> Zinserl.	2BxC
<i>P. heterophyllus</i> Schreb.	2BxC	<i>E. radicans</i> Schkuhr	2BxC
<i>P. lucens</i> L.	4B	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	2Bx
<i>Zannichellia palustris</i> L.	1B	<i>S. melanospermus</i> C. A. Mey	1H
<i>Z. pedunculata</i> Reichb.	1H	<i>S. supinus</i> L.	1H
		<i>S. lacustris</i> L.	4B
Сем. <i>Najadaceae</i>		<i>S. tabernaemontanii</i> Gmel.	2B
<i>Najas marina</i> L.	1H	<i>S. triquetra</i> L.	1H
<i>N. minor</i> All.	1CH	<i>Holoschoenus vulgaris</i> Link	1H
		<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.)	3CH
Сем. <i>Liliaceae</i>		Palla	
<i>Allium angulosum</i> L.	1CH	<i>B. compactus</i> (Hoffm.) Drob.	2H
		<i>Dichostylis micheljana</i> (L.) Nees	1H
Сем. <i>Iridaceae</i>		<i>D. hamulosa</i> (M. B.) Nees	1H
<i>Iris sibirica</i> L.	1CH	<i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz.	1Bx
<i>I. pseudacorus</i> L.	2B	ex Link	
		<i>Cyperus fuscus</i> L.	1B
Сем. <i>Orchidaceae</i>		<i>C. glomeratus</i> L.	1H
<i>Orchis incarnata</i> L.	1BxC	<i>Juncellus serotunus</i> (Rottb.)	2H
		C. B. Clarke	
Сем. <i>Araceae</i>		<i>Carex praecox</i> Schreb.	1BC
<i>Acorus calamus</i> L.	3Bx	<i>C. bohemica</i> Schreb.	1Bx
<i>Calla palustris</i> L.	3BxC	<i>C. leporina</i> L.	2BxC
		<i>C. echinata</i> Murr.	1BxC
Сем. <i>Lemnaceae</i>		<i>C. elongata</i> L.	1Bx
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	4B	<i>C. canescens</i> L.	2BxC
<i>Lemna trisulca</i> L.	3B	<i>C. appropinquata</i> Schum.	1Bx
		<i>C. diandra</i> Schrank	1BxC
		<i>C. vulpina</i> L.	2B
		<i>C. contigua</i> Hoppe	2B

<i>C. muricata</i> L.	1Bx
<i>C. panicea</i> L.	2BxС
<i>C. flava</i> L.	2BxС
<i>C. pseudocyperus</i> L.	3BxС
<i>C. pallescens</i> L.	1C
<i>C. hirta</i> L.	2BxС
<i>C. orthostachys</i> C. A. Mey	1H
<i>C. rostrata</i> Stokes	4BxС
<i>C. rhynchophysa</i> C. A. Mey	1C
<i>C. vesicaria</i> L.	3B
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	1Bx
<i>C. melanostachya</i> M. B.	2H
<i>C. riparia</i> Curt.	2B
<i>C. caespitosa</i> L.	3BxС
<i>C. aquatilis</i> Wahlb.	1BxС
<i>C. acuta</i> L.	4B
<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	2BxС

Сем. *Gramineae*

<i>Phragmites communis</i> Trin	4B
<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Lindm.	1C
<i>G. maxima</i> (Hartm.) Holmb.	4BxС
<i>G. fluitans</i> (L.) R. Br.	3BxС
<i>G. plicata</i> Fries	1C
<i>Poa annua</i> L.	2CH
<i>P. trivialis</i> L.	1Bx
<i>P. pratensis</i> L.	1C
<i>P. palustris</i> L.	4B
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	1C
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2Bx
<i>Beckmannia cruciformis</i> (L.) Host	1B
<i>Zerna inermis</i> (Leyss.) Lindm.	1C
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	2BxС
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	1B
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	2Bx
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	1BxС
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i> (Hall. fil.) Koeler	1H
<i>C. epigeios</i> (L.) Roth	2B
<i>C. canescens</i> (Web.) Roth	2BxС
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	1BxС
<i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn.	2BxС
<i>Agrostis canina</i> L.	1Bx
<i>A. tenuis</i> Sibth.	1Bx
<i>A. gigantea</i> Roth	2C
<i>A. stolonifera</i> L.	3B
<i>Phleum pratense</i> L.	2BxС
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	1Bx
<i>A. arundinaceus</i> Poir.	1Bx
<i>A. geniculatus</i> L.	2BxС
<i>A. aequalis</i> Sobol.	2BxС
<i>Heleochoa alopecuroides</i> (Pill. et Mitt.) Host	1H
<i>Typhoides arundinacea</i> (L.) Moench	3B
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) Beauv.	2H
<i>Echinochoa crus-galli</i> (L.) Beauv.	2B
<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muhl.	1CH
<i>D. sanguinalis</i> (L.) Scop.	1H
<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	1CH
<i>S. glauca</i> (L.) Beauv.	1H
<i>Zizania latifolia</i> L.	2B
<i>Z. aquatica</i> L.	1C

ПРОСТЕЙШИЕ — ПРОТОЗОА

КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ — MASTIGOPHORA

Подкласс *БЕЦВЕТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ* — ZOOMASTIGINA  
Отряд *СНОАНОФЛАГЕЛЛИДА*

Сем. *Monosigidae*

<i>Monosiga ovata</i> Kent	пл, эп В
<i>M. varians</i> Skuja	пл, эп В
<i>M. fusiformis</i> Kent	пл, эп В
<i>Desmarella moniliformis</i> Kent	пл В
<i>Codonosiga furcata</i> Kent	пл В
<i>C. botrytis</i> (Ehrenb.) Stein	пл В
<i>Protospongia haeckeli</i> Kent	пл В

Сем. *Salpingoecidae*

<i>Salpingoeca vaginicola</i> Stein	пл, эп, пф В
<i>S. schilleri</i> (Schiller) Starmach	пл, эп, пф В
<i>S. flava</i> Korschikov	эп, пф В
<i>S. cylindrica</i> Fott	эп, пф В
<i>S. clarki</i> Stein	эп, пф В
<i>S. urnula</i> Korschikov	эп, пф В
<i>S. gracilis</i> Clark	эп, пф В
<i>Phachyzoeca longicollis</i> Vil-lis	эп, пф В
<i>Diploeca elognata</i> (Fott) Bour-relly	эп, пф В
<i>Lagenoeca poculiformis</i> Schiller	эп, пф В
<i>Stelaxomonas dichotomata</i> Lackey	пл В

Отряд *BICOSOECIDA*

<i>Bicoeca lacustris</i> Clark	пл, эп В
<i>B. tubiformis</i> Skuja	пл В
<i>B. ovata</i> Lemm.	пл, эп, пф В
<i>B. oculata</i> Zach.	пл, эп, пф В
<i>B. planctonica</i> Kiss.	пл В
<i>B. paropsis</i> Skuja	пл В
<i>B. conica</i> Lemm.	пф В
<i>B. cylindrica</i> (Lackey) Bour-relly	пл В

Отряд *KINETOPLASTIDA*

Сем. *Bodonidae*

<i>Bodo saltans</i> Ehrenb.	пл, б В
<i>B. angustatus</i> (Duj.) Bütschli	пл, б В
<i>B. repens</i> Klebs	пл, б В
<i>B. minimus</i> Klebs	пл, б В
<i>B. globosus</i> Stein	пл, б В
<i>B. caudatus</i> (Duj.) Stein	пл, б В
<i>B. ovatus</i> (Duj.) Stein	пл, б В
<i>B. spora</i> Skuja	пл, б В
<i>B. nasutus</i> Skuja	пл, б В
<i>B. rostratus</i> (Kent) Klebs	пл, б В
<i>B. uncinatus</i> (Kent) Klebs	пл, б В
<i>B. mutabilis</i> Klebs	пл, б В
<i>Pleuromonas jaculans</i> Perty	пл, б В
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes) Klebs	пл, б В
<i>Amastigomonas caudata</i> Zhukov	пл, б В
<i>Phyllomitus apiculatus</i> Skuja	пл, б В

Сем. <i>Spiromonadidae</i>	
<i>Spiromonas angusta</i> (Duj.) пл В Alexeief	
Сем. <i>Thaumatomonadidae</i>	
<i>Thaumatomonas lauterborni</i> б В De Scad.	
Сем. <i>Cercobodonidae</i>	
<i>Cercobodo simplex</i> (Moroff) б, пф В Lemm.	
<i>C. longicauda</i> (Duj.) Stein б, пф В	
<i>C. laciniatigerens</i> Krass. б, пф В	
<i>C. bodo</i> (Meyer) Lemm. б, пф В	
<i>C. ovatus</i> (Klebs) Lemm. б, пф В	
<i>C. agilis</i> (Moroff) Lemm. б, пф В	

Отряд П Р О Т О М О N A D I D A

<i>Monas</i> sp.	пл, пф В
<i>Oicomonas</i> sp.	пл, пф В
<i>Dendromonas virgaria</i> (Weis- sc) Stein	пф В
<i>Anthophysa vegetans</i> Bory	пл В

Класс САРКОДОВЫЕ —  
SARCODINA

КОРНЕОЖКИ — RHIZOPODA

Отряд П Р О Т Е О М У X I D A

Сем. *Vampyrellidae*

<i>Vampyrella atheyae</i> Zykoff	б Н
<i>Biomixa vagans</i> Leidy	б Н
<i>Hyalodiscus limax</i> Duj.	б Н
<i>Nuclearia delicatula</i> Cienk.	б Н

Отряд А М О Е В I D A

Сем. *Amoebidae*

<i>Amoeba brachiata</i> Duj.	б Вх
<i>A. diffluens</i> Ehrenb.	б Вх
<i>A. limax</i> Auerb.	б НВх
<i>A. limax</i> Penard	б ВхН
<i>A. proteus</i> Roesel.	б Н
<i>A. sp.</i>	б ВхН
<i>A. verrucosa</i> Ehrenb.	б ВхН
<i>Astramoeba radiosa</i> (Ehrenb.) Lepsi	б Н

Отряд Т Е С Т А С Е A

Сем. *Arcellidae*

<i>Arcella angulosa</i> Perty	б Н
<i>A. dentata</i> Ehrenb.	б Н
<i>A. discoides</i> Ehrenb.	б В
<i>A. mitrata</i> Leidy	б Н
<i>A. sp.</i>	б Н
<i>A. vulgaris</i> Ehrenb.	б В
<i>Cyphoderia ampula</i> Ehrenb.	б В
<i>C. calceolus</i> Penard.	б В
<i>C. laevis</i> Penard	б В
<i>C. trochus</i> Penard	б В

Сем. *Centropyxidae*

<i>Centropyxis aculeata</i> Ehrenb.	б В
<i>C. arcelloides</i> Penard	б В

Сем. *Diffugiidae*

<i>Cochliopodium bilimbosum</i> Auerb.	б В
<i>Diffugia acuminata</i> Ehrenb.	б В

<i>D. amphora</i> Leidy	б СН
<i>D. avelana</i> Penard	б СН
<i>D. bacillifera</i> Penard	б СН
<i>D. constricta</i> Ehrenb.	б СН
<i>D. corona</i> Wallich	б СН
<i>D. elegans</i> Penard	б СН
<i>D. fallax</i> Penard	б СН
<i>D. globulosa</i> Duj.	б СН
<i>D. hydrostatica lithophila</i> Penard	б В
<i>D. immanata</i> Jung	б СН
<i>D. limnetica</i> Levander	б В
<i>D. lobostoma</i> Leidy	б СН
<i>D. longipodia</i> Zykoff	б СН
<i>D. oblonga acuminata</i> Ehrenb.	б СН
<i>D. oblonga caudata</i> Stepanek	б СН
<i>D. oblonga inflata</i> Penard	б СН
<i>D. oblonga longicollis</i> Gassovski	б СН
<i>D. oblonga oblonga</i> Ehr.	б СН
<i>D. pyriformis</i> Leidy	б СН
<i>D. sp.</i>	б В
<i>D. urceolata</i> Carter	б СН
<i>Hyalosphenia cuneata</i> Stein	б В
<i>Lesquerusia spiralis</i> Ehrenb.	б В
<i>L. modesta</i> Rumbler	б СН
<i>Nebela collaris</i> Leidy	б СН
<i>N. caudata</i> Leidy	б СН
<i>Pontigulasia spectabile</i> Penard	б СН
<i>Quadrulla symmetrica</i> Wallich	б СН

Сем. *Euglyphidae*

<i>Euglypha alveolata</i> Duj.	б В
<i>E. ciliata</i> Ehrenb.	б СН
<i>Pareuglypha reticulata</i> Penard	б СН
<i>Trinema enchelys</i> Ehrenb.	б СН

Отряд Н Е Л I O Z O A

Сем. *Acanthocystidae*

<i>Acanthocystis myriospina</i> Penard	пл Н
<i>A. spinifera</i> Greeff	пл Н
<i>A. turfacea</i> Carter	пл Н
<i>Pinaciophora fluviatilis</i> Greeff	пл Н
<i>Raphidiophrys elegans</i> Hertw. et Les.	пл Вх
<i>R. pallida</i> F. E. Schulze	пл Н
<i>R. viridis</i> Archer	пл Н

Сем. *Actinophryidae*

<i>Actinophrys sol</i> Ehrenb.	пл В
<i>Actinosphaerium eichhornii</i> Ehrenb.	пл В

Сем. *Clathrulnidae*

<i>Clathrulina elegans</i> Cienk.	б С
-----------------------------------	-----

Сем. *Lithocollidae*

<i>Lithocolla globosa</i> Schulze	пл Н
-----------------------------------	------

Класс ПЕЧНИЧНЫЕ —  
CILIATA

Отряд Н О Л О Т Р I C H A

Сем. *Holophryidae*

<i>Bursella spumosa</i> Schmidt	пл В
<i>Enchelyodon farctus</i> Clap. et L.	пл С
<i>Holophrya discolor</i> Ehrenb.-Bloch.- Schew.	пл В
<i>H. simplex</i> Schew.	пл В
<i>Lacrymaria coronata</i> Clap. et L.	б В
<i>L. pupula</i> O. F. Müll.	б В
<i>L. olor</i> O. F. Müll.	б В
<i>Prorodon teres</i> Ehrenb.	б В
<i>P. sp.</i>	б В

Pseudoprorodon faretus Clap. et L.	♂	B
Urotricha pelagica Kahl	п.л.	B
Сем. <i>Didiniidae</i>		
Askenasia volvox Clap. et L.	п.л.	B
Cyclotrichium viride Gajev.	п.л.	B
Didinium balbaini Farbe-Dom.	п.л.	B
D. balbiani v. rostratum Kahl	п.л.	B
D. nasutum O. F. Müll.	п.л.	B
Mesodinium acarus Stein	п.л.	B
M. pulex Clap. et L.	п.л.	B
Сем. <i>Colepidae</i>		
Coleps amphacanthus Ehrenb.	п.л.	B
C. hirtus Nitzsch	п.л.	B
C. hirtus v. minor Kahl	п.л.	B
Сем. <i>Actinobolinidae</i>		
Actinobolina radians Stein	п.л.	B
Сем. <i>Spathidiidae</i>		
Marituja pelagica Gajev.	п.л.	B
M. pelagica Gajev. f. minor Magei- kaite	п.л.	B
Perispira ovum Stein	п.л.	B
Spathidium caudatum Wetzel	♂	B
Teuthophrys trisulca Ch. u B.	п.л.	B
Сем. <i>Amphileptidae</i>		
Amphileptus claparedi Stein	п.л.	H
A. trachelioides Zach.	п.л.	B
A. sp.	п.л.	B
Lionotus anser Levander	♂	B
L. cygnus O. F. Müll.	♂	B
L. fasciola Ehrb.-Wrzesniowski	♂	B
L. grande Entz	♂	B
L. lamella Ehrenb.	♂	B
L. sp.	♂	B
L. vermiculare Stokes	♂	B
Loxophyllum meleagris Duj.	♂	B
L. rostratum Cohn	♂	B
Сем. <i>Tracheliidae</i>		
Dileptus anser O. F. Müll.	п.л.	B
D. cygnus Clap. et L.	п.л.	H
Paradileptus flagellatus Rousselet	п.л.	B
P. conicus Wenrich	п.л.	B
Trachelius ovum Ehrenb.	п.л.	B
Сем. <i>Loxodidae</i>		
Loxodes rostrum O. F. Müll.	♂	B
Сем. <i>Nassulidae</i>		
Cyclogramma laterina Clap. et L.	п.л.	B
Nassula aurea Ehrenb.	п.л.	B
N. flava Clap. et L.	п.л.	B
N. oblonga Maupas	п.л.	B
N. ornata Ehrenb.	п.л.	B
Сем. <i>Dysteriidae</i>		
Scaphidiodon navicula O. F. Müll.	♂	Bx
Сем. <i>Chlamyodontidae</i>		
Chilodonella cucullus O. F. Müll.	♂	B
Ch. uncinata Ehrenb.	♂	B
Phascododon vorticella Stein	п.л.	B

Сем. <i>Plagiopylidae</i>		
Plagiopyla nasuta Stein	♂	B
Сем. <i>Clathrostomidae</i>		
Clathrostoma sp.	♂	Bx
Сем. <i>Colpodidae</i>		
Colpoda cucullus O. F. Müll.	♂	H
Сем. <i>Paramecidae</i>		
Paramecium aurelia Ehrenb.	п.л.	B
P. bursaria (Ehrb.) Focke	п.л.	H
P. caudatum Ehrenb.	п.л.	H
P. trichium Stokes	п.л.	Bx
Сем. <i>Marynidae</i>		
Maryna rottalensis Stam.	♂	Bx
Сем. <i>Trichopelmidae</i>		
Microthorax sulcatus Engelmann	♂	H
Stokesia vernalis (Wang) Wenrich	п.л.	B
Сем. <i>Frontoniidae</i>		
Colpidium colpoda Ehrenb.	♂	H
Frontonia acuminata Ehrenb.	♂	B
F. leucas Ehrenb.	п.л.	B
Glaucoma scintillans Ehrenb.	п.л.	Bx
Lembadion lucens Maskell	п.л.	Bx
L. magnum Stokes	п.л.	Bx
Platynema sociale Penard	п.л.	B
Urocentrum turbo O. F. Müll.	п.л.	C
Сем. <i>Ophryoglenidae</i>		
Ophryoglena flava Ehrenb.	п.л.	B
Сем. <i>Pleuronematidae</i>		
Pleuronema crassum Duj.	♂	B
Отряд S P I R O T R I C H A		
Сем. <i>Metopidae</i>		
Metopus es O. F. Müll.	♂	B
Сем. <i>Spirostomidae</i>		
Spirostomum ambiguum Müll- Ehrenb.	♂	B
S. minus Roux	♂	B
S. teres Clap. et L.	♂	B
Сем. <i>Condyllostomidae</i>		
Condyllostoma vorticella Ehrenb.	п.л.	
Сем. <i>Stentoridae</i>		
Climacostomum virens Ehrenb.	п.л.	Bx
Stentor mülleri Bory St. Vincent	♂	B
St. polymorphus (O. F. Müll.)- Ehrenb.-Stein	♂	B
St. roeseli Ehrenb.	п.л.	B
St. sp.	♂	B
Сем. <i>Bursariidae</i>		
Bursaria truncatella O. F. Müll.	п.л.	B
Bursaridium pseudobursaria Faure- Fr.	п.л.	B

Сем. <i>Halteriidae</i>	
<i>Halteria grandinella</i> O. F. Müll.	пл В
<i>Strombidium mirabile</i> Penard	пл В
<i>St. viride</i> Stein	пл В
<i>St. viride</i> Stein f. <i>pelagica</i> Kahl	пл В
<i>St. sp.</i>	пл В

Сем. <i>Strobilidiidae</i>	
<i>Strobilidium velox</i> Faure-Fr.	пл В

Сем. <i>Tintinnidae</i>	
<i>Codonella cratera</i> Leidy	пл В
<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein	пл В
<i>T. fluviatile</i> Stein f. <i>cylindrica</i> Gajev.	пл В
<i>T. pusillum</i> Entz J.	пл В
<i>T. semiciliatum</i> Sterki	пл В
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof.-Cam.	пл В
<i>Tintinnopsis sp.</i>	пл В

Сем. <i>Oxytrichidae</i>	
<i>Holosticha sp.</i>	б В
<i>Oxytricha pelionella</i> O. F. Müll.-Stein	б В
<i>Paruroleptus musculus</i> Kahl	б В
<i>P. piscis</i> Kowalewski	б В
<i>Stichotricha aculeata</i> Wrzeseniow.	б В
<i>S. secunda</i> Perty	б В
<i>Stylonichia mytilus</i> Ehrenb.	б В
<i>St. pustulata</i> Ehrenb.	б В
<i>Uroleptus mobilis</i> Engelmann	б В
<i>U. piscus</i> (O. F. Müll.) Stein	б В
<i>U. rattulus</i> Stein	б В
<i>Urostyla grandis</i> Ehrenb.	б В
<i>U. weissei</i> Stein	б В

Сем. <i>Euplotidae</i>	
<i>Euplotes charon</i> (O. F. Müll.) Stein	б В
<i>E. patella</i> Ehrenb.	б В

Сем. <i>Aspidiscidae</i>	
<i>Aspidisca costata</i> Duj.	б В
<i>A. lynceus</i> Ehrenb.	б В
<i>A. turrita</i> Ehrenb.	б В

Орда PERITRICHIA

Сем. <i>Astylozoonidae</i> Kahl	
<i>Astylozoon pyriforme</i> Schew.	пл Вх

Сем. <i>Epistylidae</i> Kahl	
<i>E. anastatica</i> L.	эл В
<i>E. diaptomi</i> Faure-Fr.	эл В
<i>E. lacustris</i> Imhoff	пф В
<i>E. plicatilis</i> Ehrenb.	пф В
<i>E. rotans</i> Svec.	пл В
<i>Rhabdostyla conipes</i> Kahl	эл Вх
<i>R. congregata</i> Zach.	эл В
<i>Opercularia articulata</i> Ehrenb.	пф Вх
<i>O. natans</i> Ehrenb.	пф В
<i>Opistostyla sp.</i>	эл Вх

Сем. <i>Vorticellidae</i>	
<i>Carchesium pectinatum</i> Zach.	пл В
<i>C. polypinum</i> L.	пл В
<i>C. sp.</i>	пл В
<i>Vorticella anabaena</i> Still.	эл В
<i>V. campanula</i> Ehrenb.	п, ф В
<i>V. citrina</i> O. F. Müll.	эл В
<i>V. conochili</i> Stokes	эл В

<i>V. convallaria</i> L.	п, ф В
<i>V. longifilum</i> Kent.	эл В
<i>V. marina</i> Greeff	эл Н
<i>V. microstoma</i> Ehrenb.	п, ф Н
<i>V. natans</i> Faure-Fr.	пл В
<i>V. pelagica</i> Gajev	эл В
<i>V. sphaerica</i> d'Udekem	эл В
<i>V. sp.</i>	эл В
<i>Zoothamnium arbuscula</i> Ehrenb.	пф Н

Сем. *Vaginicolidae*

<i>Cothurnia canthocampti</i> Stokes	эл Вх
<i>C. imberbis</i> Ehrenb.	эл Вх
<i>C. nodosa</i> Clap. et L.	эл СН
<i>Platycola decumbens</i> Ehrenb.	пф Вх
<i>Vaginicola crystallina</i> Ehrenb.	эл В
<i>V. longipes</i> Stokes	эл СН

Класс СОСУЩИЕ — SUCTORIA

Сем. *Acinetidae*

<i>Acineta grandis</i> Kent	пф В
<i>A. linguifera</i> Clap. et L.	пф СН
<i>A. tuberosa</i> Ehrenb.	пф СН
<i>Solenophrya crassa</i> Clap. et L.	пф Вх
<i>Tokophrya carchesii</i> Clap. et L.	пф СН
<i>T. cyclosum</i> Clap. et L.	эл СН
<i>T. quadripartita</i> Clap. et L.	эл СН

Сем. *Dendrosomidae*

<i>Astrophrya arenaria</i> Averin.	пл Н
<i>Dendrosoma radiana</i> Ehrenb.	пф Н
<i>Staurophrya elegans</i> Zach.	пл В

Сем. *Podophryidae*

<i>Metacineta mystacina</i> Ehrenb.	эл В
<i>Podophrya fixa</i> Ehrenb.	пф В
<i>P. libera</i> Perty	пф В
<i>P. sp.</i>	пф В
<i>Sphaerophrya sp.</i>	пл В

Г У Б К И — PORIFERA

Класс ПОГОВЫЕ ГУБКИ — CORNACUSPONGIA

Сем. *Spongillidae*

<i>Spongilla lacustris</i> L.	б, пф СНД
<i>S. fragilis</i> Leidy	б, пф С
<i>S. rotundacea</i> Rezvoy	б, пф Д
<i>Ephydatia fluviatilis</i> (L.)	б, пф СН
<i>E. mülleri</i> Lieberk.	б, пф В
<i>Trochospongilla horrida</i> Welter	б, пф С

К И Ш Е Ч Н О П О Л О С Т Н Ы Е  
— СОЕЛЕНТЕРАТА

Класс ГИДРОЗОИ — HYDROZOA

Сем. *Hydridae*

<i>Hydra vulgaris</i> Pallas	б В
<i>H. viridis</i> (L.)	б В
<i>Pelmatohydra oligactis</i> (Pallas)	б В

Сем. *Clavidae*

<i>Cordylophora caspia</i> (Pall.)	б, пф НД
------------------------------------	----------

Сем. ?	
<i>Polypodium hydriforme</i> Ussov	♂, пар В
ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ —	
PLATHELMINTHES	
Класс ПЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ —	
TURBELLARIA	
Отряд САТЕНУЛИДА	
Сем. <i>Stenostomidae</i>	
<i>Stenostomum leucops</i> (Ant.-Dug.)	♂, ♀ В
Отряд MACROSTOMIDA	
Сем. <i>Microstomidae</i>	
<i>Microstomum lineare</i> (H. G. Müller)	♂, ♀ В
Сем. <i>Macrostomidae</i>	
<i>Macrostomum distinguendum</i> Papi	♀ С
<i>M. orthostylum</i> (Braun)	♀ С
<i>M. rostratum</i> Papi	♂, ♀ В
<i>M. tuba</i> (Graff)	♂ С
Отряд ЛЕСИТНОЕРИТНЕЛИАТА	
Сем. <i>Prorhynchidae</i>	
<i>Prorhynchus stagnalis</i> Schultze	♂, ♀ С
<i>Geocentrophora sphyrocephala</i> de Man	♂ С
Отряд PROLECITHOPHORA	
Сем. <i>Plagiostomidae</i>	
<i>Plagiostomum lemani</i> (Plessis)	♀ В
Отряд PROSERIATA	
Сем. <i>Bothrioplanidae</i>	
<i>Bothrioplana semperi</i> Braun	♂ С
Сем. <i>Otomesostomidae</i>	
<i>Otomesostoma auditivum</i> (Plessis)	♀ С
Сем. <i>Otoplanidae</i>	
<i>Otoplana fluviatilis</i> Gieysztor	♂ С
Отряд НЕОРНАВДОСОЕЛА	
Сем. <i>Gytracidae</i>	
<i>Gytratrix hermaphroditus</i> Ehrenb.	♂, ♀ В
Сем. <i>Typhloplanidae</i>	
<i>Typhloplana viridata</i> (Abild.)	♂, ♀ В
<i>Castrada armata</i> (Fuhrmann)	♂, ♀ В
<i>C. hofmanni</i> Braun	♂, ♀ В
<i>C. intermedia</i> (Volz)	♂, ♀ В
<i>C. lanceola</i> Braun	♂, ♀ В
<i>C. neocomensis</i> Volz	♂, ♀ В
<i>C. perspicua</i> Fuhrmann	♂, и С
<i>C. viridis</i> Volz	♂, ♀ В
<i>C. (Castradella) granea</i> Braun	♂ С
<i>Strongylostoma elongatum</i> Hofsten	♂, ♀ В
<i>S. radiatum</i> (D. G. Müller)	♂, ♀ В

<i>Rhynchomesostoma rostratum</i> (H. G. Müller)	♂, ♀ В
<i>Olisthanella obtusa</i> (Schultze)	♂ В
<i>O. palmeni</i> Nasonov	♂ В
<i>O. truncula</i> (Schmidt)	♂, ♀ В
<i>Mesostoma craci</i> Schmidt	♂, ♀ В
<i>M. ehrenbergii</i> Focke	♂, ♀ В
<i>M. lingua</i> (Abildg.)	♂, ♀ В
<i>M. productum</i> (Schmidt)	♂, ♀ В
<i>M. tetragonum</i> (H. G. Müller)	♂, ♀ В
<i>Bothromesostoma essenii</i> Braun	♂, ♀ В
<i>B. personatum</i> (Schmidt)	♂, ♀ С
<i>Phaenocora rufodorsata</i> (Sekera)	♂, ♀ С
<i>P. typhlops</i> (Vejdovsky)	♂, ♀ В
<i>P. unipunctata</i> (Ørsted)	♂, ♀ С
<i>Opistomum arsenii</i> Nasonov	♂ С
<i>O. dimitrii</i> Nasonov	♂ С
<i>O. pallidum</i> Schmidt	♂ С

Сем. *Dalyelliidae*

<i>Microdalyellia armigera</i> (Schmidt)	♂, ♀ В
<i>M. brevimana</i> (Beklem.)	♂, ♀ С
<i>M. brevispina</i> (Hofsten)	♂, ♀ В
<i>M. fairchildi</i> (Graff)	♂, ♀ В
<i>M. fusca</i> (Fuhrmann)	♂, ♀ С
<i>M. microphthalma</i> (Vejdovsky)	♂, ♀ С
<i>M. mollosowi</i> (Nasonov)	♂, ♀ С
<i>M. nanella</i> (Beklem.)	♂, ♀ С
<i>M. picta</i> (Schmidt)	♂, ♀ В
<i>M. rossi</i> (Graff)	♂, ♀ С
<i>Dalyellia penicilla</i> (Braun)	♂, ♀ В
<i>D. penicilla</i> v. <i>diminuta</i> Gieysztor	♂ С
<i>D. scoparia</i> (Schmidt)	♂ С
<i>D. viridis</i> (Shaw)	♂, ♀ В
<i>Gieysztoria cuspidata</i> (Schmidt)	♂, ♀ В
<i>G. chlynovica</i> (Nasonov)	♂ В
<i>G. expedita</i> (Hofsten)	♂, ♀ В
<i>G. infundibuliformis</i> Fuhrmann	♂, ♀ С
<i>G. pavimentata</i> (Beklem.)	♂, ♀ С
<i>G. rubra</i> (Fuhrmann)	♂, ♀ В
<i>G. rubra</i> subsp. <i>frankia</i> Nasonov	♂ С
<i>G. virgulifera</i> (Plotnikow)	♂ С
<i>G. zykovi</i> (Nasonov)	♂, ♀ В
<i>Sergia sergia</i> (Beklem)	♂ С
<i>Castrella</i> ( <i>Castrella</i> ) <i>truncata</i> (Abild.)	♂ С
<i>C. (C.) vernalis</i> Beklem.	♂ С
<i>C. (Nasonoviella) lutheri</i> (Nasonov)	♂ С

Отряд TRICLADIDA

Сем. *Dendrocoelidae*

*Dendrocoelum lacteum* (O. F. Müller) ♂♀ В (ler)

Сем. *Planariidae*

<i>Planaria torva</i> O. F. Müller	♂♀ В
<i>Dugesia lugubris</i> (Schmidt)	♂♀ В
<i>Polycelis nigra</i> Ehrenb.	♂♀ В

ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ

— NEMATHELMINTHES

Класс КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ —

NEMATODA

Отряд АРАЕОЛАИМИДА

Сем. *Araeolaimidae*

<i>Cylindrolaimus communis</i> de Man	♂ С
<i>Paraplectonema pedunculata</i> (Hofmänner)	♂ В

Сем. *Axonolaimidae*  
*Axonolaimus spinosus* Bütschli ♂ H  
*A. sera* Tshesunov ♂ H

Сем. *Leptolaimidae*  
*Aphanolaimus attentus* de Man ♂ C  
*A. aquaticus* Daday ♂ C  
*A. viviparus* Plotnikoff ♂ C  
*Paraphanolaimus behningi* Micoletzky ♂ B

Сем. *Bastianiidae*  
*Bastiania gracilis* de Man ♂ BC

Сем. *Rhabdolaimidae*  
*Rhabdolaimus terrestris* de Man ♂ C  
*Rh. aquaticus* de Man ♂ C

Сем. *Plectidae*  
*Plectus parietinus* Bastian ♂, л B  
*P. armatus* Bütschli ♂, л C  
*P. acuminatus* Bastian ♂, л B  
*P. cirratus* Bastian ♂, л B  
*P. communis* Bütschli ♂, л C  
*P. minor* Novicova et Gagarin ♂, л C  
*P. parainquirendus* Gagarin ♂, пф C  
*P. parvus* Bastian ♂, л B  
*P. rhizophilus* de Man ♂, л B  
*P. tenuis* Bastian ♂, л C  
*Anaplectus granulatus* (Bastian) ♂, л B

Сем. *Chronogasteridae*  
*Chronogaster boettgeri* Kischke ♂, л C  
*Ch. typicus* de Man ♂, л B

Сем. *Teratocephalidae*  
*Teratocephalus costatus* András-♂, л C  
*Euteratocephalus palustris* ♂, л B  
 (de Man)  
*E. crassidens* (de Man) ♂, л B

Отряд MONHYSTERIDA

Сем. *Monhysteridae*  
*Monhystera stagnalis* Bastian ♂, пф B  
*M. dispar* Bastian ♂ B  
*M. filiformis* Bastian ♂, пф B  
*M. microphthalma* de Man ♂ C  
*M. paludicola* de Man ♂, пф B  
*M. similis* Bütschli ♂ C  
*M. simplex* de Man ♂ C  
*M. vulgaris* de Man ♂, пф B  
*M. macramphis* Filipjev ♂, пф Bx  
*Mesotheristus dubius* (Bütschli) ♂, пф B  
*M. setosus* (Bütschli) ♂, пф BxC  
*Monhystrella hastata* Andrassy ♂ C  
*Theristus* (Penzancia) *agilis* ♂, пф C  
 (de Man)  
*T. (P.) flevensis* Stekhoven ♂, пф CH

Отряд CHROMADORIDA

Сем. *Chromadoridae*  
*Chromadorina bioculata* пф B  
 (Schultze in Carus)  
*Ch. viridis* (Linstow) пф BxC  
*Prochromadora oerleji* (de Man) пф C

*Punctodora ratzeburgensis* пф B  
 (Linstow)  
*Chromadorita leuckarti* (de Man) пф B  
*Ethmolaimus pratensis* de Man ♂, пф B

Сем. *Cyatholaimidae*

*Achromadora ruricola* (de Man) ♂ B  
*A. longicauda* Schneider ♂, пф C  
*A. steineri* Mulvey ♂, пф C  
*A. subdubia* Gagarin ♂, пф C  
*A. terricola* (de Man) ♂, пф B

Отряд DESMODORIDA

Сем. *Spiriniidae*

*Prodesmodora circulata* (Micoletzky) ♂, пф B

Отряд ENOPLIDA

Сем. *Enoplidae*

*Enoploides fluviatilis* Micoletzky ♂ CH

Сем. *Oncholaimidae*

*Adoncholaimus aralensis* Filipjev ♂ CH

Сем. *Tripylidae*

*Tripyla glomerans* Bastian ♂, пф B  
*T. setifera* Bütschli ♂, пф C  
*Trischistoma monohystera* ♂ H  
 (de Man)  
*Tobrilus gracilis* (Bastian) ♂ B  
*T. abberans* (Schneider) ♂, пф BxC  
*T. helveticus* (Hofmänner) ♂, пф B  
*T. longicaudatus* (Schneider) ♂, пф C  
*T. longus* (Leydi) ♂, пф B  
*T. medius* (Schneider) ♂ B  
*T. stefanskii* (Micoletzky) ♂, пф B  
*T. steineri* (Micoletzky) ♂ C

Сем. *Onchulidae*

*Prismatolaimus intermedius* ♂ B  
 (Bütschli)  
*P. dolichurus* de Man ♂ B

Сем. *Ironidae*

*Ironus ignavus* Bastian ♂ B  
*I. americanus* Cobb ♂ C  
*I. tenuicaudatus* de Man ♂ B  
*Cryptonchus tristis* (Ditlevsen) ♂ B

Сем. *Alaimidae*

*Alaimus primitivus* de Man ♂, л B  
*Amphidelus dolichurus* (de Man) ♂, л B

Отряд MONONCHIDA

Сем. *Mononchidae*

*Mononchus truncatus* Bastian ♂, л B  
*M. aquaticus* Coetzee ♂, л Bx  
*M. tunbridgensis* Bastian ♂, л C  
*Clareus papillatus* (Bastian) ♂, л C  
*Prionchulus muscorum* (Dujardin) ♂, л C

<i>Cem. Mylonchulidae</i>	
Mylonchulus brachyuris (Bütschli)	б, л, С
M. striatus Thorne	б, л, С
<i>Cem. Anatonchidae</i>	
Anatonchus tridentatus (de Man)	б, л, С
Отряд D O R Y L A I M I D A	
<i>Cem. Dorylaimidae</i>	
Dorylaimus stagnalis Dujardin	б, В
D. crassus de Man	б, С
D. montanus Stefanski	б, В
D. striatus Daday	б, С
Paradorylaimus filiformis (Bastian)	б, пф, В
Laimydorus conurus (Thorne)	б, В
L. dadayi (Thorne et Swanger)	б, пф, В
L. flavomaculatus (Linstow)	б, пф, В
L. pseudostagnalis (Micoletzky)	б, В
Mesodorylaimus attenuatus (de Man)	б, л, С
M. bastiani (Bütschli)	б, л, В
M. subtilis (Thorne et Swanger)	б, пф, С
Idiodorylaimus annulatiformis Loof	б, СH
<i>Cem. Aporcelaimidae</i>	
Aporcelaimus regius (de Man)	б, л, С
A. eurydorus (Ditlevsen)	б, л, С
Aporcelaimellus obtusicaudatus (Bastian)	б, л, В
A. krygeri (Ditlevsen)	б, л, Вx
<i>Cem. Chrysonematidae</i>	
Ch. holsaticus (Schneider)	б, л, В
<i>Cem. Longidoridae</i>	
Longidorus elongatus (de Man)	б, л, Вx
Xiphinema diversicaudatum (Micoletzky)	б, л, С
<i>Cem. Nordiidae</i>	
Enchodelus macrodorus (de Man)	б, л, С
<i>Cem. Prodorylaimidae</i>	
Prodorylaimus longicaudatus (Bütschli)	б, пф, С
<i>Cem. Qudsianematidae</i>	
Eudorylaimus carteri (Bastian)	б, л, В
E. centrocercus (de Man)	б, л, ВxС
E. consobrinus (de Man)	б, л, С
E. iners (Bastian)	б, л, С
E. intermedius (de Man)	б, л, С
E. monohystera (de Man)	б, л, С
E. rhopalocercus (de Man)	б, л, С
E. tritici (Bastian)	б, л, С, H
<i>Cem. Thornenematidae</i>	
Thornenema limnophila (de Man)	б, л, С

<i>Cem. Thorniidae</i>	
Thornia steatopyga (Thorne et Swanger)	б, СH
<i>Cem. Actinolaimidae</i>	
Actinolaimus duplicidentatus Andrassy	б, пф, С
<i>Cem. Paractinolaimidae</i>	
Paractinolaimus macrolaimus (Thorne)	б, В
<i>Cem. Tylencholaimidae</i>	
Tylencholaimus mirabilis (Bütschli)	б, л, С
<i>Cem. Nygolaimidae</i>	
Nygolaimus aquaticus Thorne	б, пф, В
N. schadini Filipjev	б, С
N. hartingi de Man	б, пф, С
<i>Cem. Mermithidae</i>	
Gastromermis aquatilis Dujardin	б, С
G. acroamphidis Steiner	б, С
G. distoicha Steiner	б, С
G. euvaginata v. simplex Steiner	б, С
G. trachelata Steiner	б, С
Eumermis behningi Steiner	б, H
Hydromermis borokii Rubzov	б, Вx
H. contorta (Linstow)	б, С
H. leptoposthia Steiner	б, С
Isomermis soleuamphidis (Steiner)	б, С
Limnomermis potamophila Steiner	б, С
Mesomermis oxycerca Steiner	б, С
Neomermis macrolaimus Linstow	б, H
Paramermis lepnevi Filipjev	б, С
Spiculimermis bursata (Steiner)	б, С
Pseudomermis zykoffi de Man	б, С
Strelkovimermis singularis (Strelkov)	б, Вx
Отряд R H A B D I T I D A	
<i>Cem. Rhabditidae</i>	
Rhabditis brevispina (Claus)	б, л, С
Rh. curvicauda (Schneider)	б, СH
Rh. filiformis Bütschli	б, л, С
Mesorhabditis monohystera (Bütschli)	б, л, С
<i>Cem. Cephalobidae</i>	
Cephalobus persegnis Bastian	б, л, С
Eucephalobus oxyuroides (de Man)	б, л, С
E. striatus (Bastian)	б, л, С
Heterocephalobus elongatus (de Man)	б, л, ВxС
Acrobeles ciliatus Linstow	б, л, С
Acrobeloides emarginatus (de Man)	б, л, С
Cervidellus vexilliger (de Man)	б, л, С



Сем. *Panagrolaimidae*  
*Panagrolaimus hydrophilus* б, л В  
 Bassen  
*P. rigidus* (Schneider) б, пф CH

Сем. *Diplogasteridae*  
*Diplogaster rivalis* (Leydig) б В  
*Mononchoides fictor* (Bastian) б С  
*M. striatus* (Bütschli) б С

Отряд T Y L E N C H I D A

Сем. *Tylenchidae*  
*Tylenchus davainei* Bastian б, л С  
*T. filiformis* Bütschli б, л С  
*T. thornei* Andrassy б, л С  
*Aglenchus agricola* (Andrassy) б, л С  
*A. costatus* (de Man) б, л В  
*Malenchus acarayensis* Andrassy б, л С  
*Ditylenchus dipsaci* (Kühn) б С  
*D. intermedius* (de Man) б, л С

Сем. *Criconematidae*  
*Criconemoides informis* (Micoletzky) б, л С

Сем. *Paratylenchidae*  
*Paratylenchus audriellus* Brown б, л С

Сем. *Hoplolaimidae*  
*Rotylenchus fallorobustus* Sher б, л С  
*R. robustus* (de Man) б, л С

Сем. *Dolichodoridae*  
*Tylenchorhynchus dubius* (Bütschli) б, л С

Сем. *Pratylenchidae*  
*Hirschmanniella behningi* (Micoletzky) б, л ВxH  
*H. gracilis* (de Man) б, л ВxС  
*H. oryzae* (Soltwedel) б, л В

Сем. *Neotylenchidae*  
*Nothotylenchus loxσαι* Andrassy б, л С

Сем. *Aphelenchidae*  
*Aphelenchus avenae* Bastian б, л С  
*Paraphelenchus pseudoparietinus* (Micoletzky) б, л С

Сем. *Aphelenchoididae*  
*Aphelenchoides parietinus* (Bastian) б, пф В  
*A. arcticus* Sanwal б, пф С  
*A. asteromucronatus* Eroshenko б, пф С  
*A. bicaudatus* (Immamura) б, пф С  
*A. helophilus* (de Man) б, л С  
*A. pusillus* (Thorne) б, л С  
*A. subparietinus* Sanwal б, пф С

Класс РОТЮБПАТКИ — ROTATORIA

Отряд P L O I M I D A

Сем. *Notommatidae*  
*Pseudoharringia similis* Fadeev л, пл H  
*Notommata copeus* Ehrenb. л В  
*N. pseudocer berus* Beauchamp. л, ф H  
*N. aurita* (O. F. Müll.) ф H  
*Cephalodella forficata* (Ehrenb.) ф CH  
*C. forficula* (Ehrenb.) ф H  
*C. auriculata* (O. F. Müll.) л, ф CH  
*C. stenroosi* Wulfert эп H  
*C. catellina* (O. F. Müll.) л CH  
*C. gibba* (Ehrenb.) ф, пл В  
*Itura aurita* (Ehrenb.) л H  
*Monommata longiseta* (O. F. Müll.) ф В  
*Scaridium longicaudum* (O. F. Müll.) ф CH  
*Enteroplea lacustris* Ehrenb. ф CH

Сем. *Trichocercidae*  
*Trichocerca capucina* (Wierzet Zacharias) эвр В  
*T. elongata* (Gosse) л, ф В  
*T. porcellus* (Gosse) эп В  
*T. musculus* (Hauer) ф H  
*T. similis* (Wierz.) ф, пл H  
*T. dixon-nuttalli* (Jennings.) ф H  
*T. pusilla* (Lauterborn) эвр В  
*T. rattus* (O. F. Müll.) эвр В  
*T. rousseti* (Voigt.) эвр В  
*T. longiseta* (Schrank) ф, эвр В  
*T. stylata* (Gosse) эвр В  
*T. weberi* (Jennings.) л H  
*T. tigris* (O. F. Müll.) ф H  
*T. taurocephala* (Hauer) ф, эп H  
*T. bicristata* (Gosse) эвр В  
*T. cylindrica* (Imhof) эвр В  
*T. brachyura* (Gosse) эвр ВxС  
*T. tenuior* (Gosse) эвр В

Сем. *Gastropodidae*  
*Gastropus stylifer* Imhof. эвр В  
*Ascomorpha caudis* Perty пл, ф H  
*Chromogaster ovalis* (Bergendal) пл H

Сем. *Synchaetidae*  
*Synchaeta tremula* (O. F. Müll.) эвр В  
*S. oblonga* Ehrenb. пл H  
*S. pectinata* Ehrenb. эвр В  
*S. stylata* Wierz. пл, эвр В  
*S. kitina* Rousselet. пл CH  
*S. grandis* Zach. пл, эвр В  
*S. longipes* Gosse эвр В  
*Polyarthra luminosa* Kutikova эвр H  
*P. dolichoptera* Idelson эвр В  
*P. minor* Voigt л В  
*P. major* Burekhardt эвр В  
*P. remata* Skorikov эвр В  
*P. vulgaris* Carlin эвр В  
*P. curyptera* Wierz. эвр В  
*P. dissimulans* Nipkow л H  
*P. longiremis* Carl. эвр В  
*Ploesoma truncatum* (Levander) л В  
*P. lenticulare* Herrick эвр В  
*P. triacanthum* (Bergend.) эвр ВxС  
*Bipalpus hudsoni* (Imhof.) л В

Cem. *Dicranophoridae*

Paradicranophorus hudsoni (Glasscott.)	♂, ♂ H
Dicranophorus forcipatus (O. F. Müll.)	♂ B
D. grandis (Ehrenb.)	♂ B
D. uncinatus (Milne)	♂ H
D. caudatus (Ehrenb.)	♂ H

Cem. *Asplanchnidae*

Asplanchna henrietta Langhans	эвр C
A. sieboldi (Leydig.)	♂ H
A. priodonta Gosse.	эвр B
A. girodi Guerne	эвр B
A. herricki Guerne	эвр B
A. brightwelli Gosse	♂ B
Asplanchnopus hyalinus Harring	эвр CH
A. dahlgreni Myers	♂ H
A. multiceps (Schrank)	эвр H
Harringia eupoda (Gosse)	♂ H

Cem. *Lecanidae*

Lecane luna luna (O. F. Müll.)	♂ B
L. cornuta (O. F. Müll.)	♂ H
L. mira (Murray)	♂ H
L. crenata (Harring)	♂ H
L. lunaris (Ehrenb.)	♂ B
L. decipiens (Murray)	♂ H
L. quadridentata (Ehrenb.)	♂ B
L. ungulata (Gosse)	♂, ♂ H B
L. hamata (Stokes)	эвр B
L. ludwigii (Eckstein)	♂ H
L. psammophila (Wiszn.)	♂ C
L. scutata (Harring et Myers)	♂ H
L. bulla (Gosse.)	♂ B
L. closterocerca (Schmarda)	эвр H
L. stenroosi (Meissner)	♂ H

Cem. *Trichotriidae*

Trichotria pocillum (O. F. Müll.)	эвр B
T. curta (Skorikov)	♂ B
T. truncata (Whitelegge)	♂ B
T. tetractis (Ehrenb.)	♂ H
Wolga spinifera (Western.)	♂ B

Cem. *Mytilinidae*

Lophocharis oxysternon (Gosse)	♂, ♂ H B
Mytilina acanthophora Hauer	♂ H
M. ventralis (Ehrenb.)	♂ B
M. mucronata (O. F. Müll.)	♂ H

Cem. *Colurellidae*

Colurella colurus (Ehrenb.)	♂ B
C. adriatica Ehrenb.	♂ H
C. hindenburgi Steinecke	♂ H
C. uncinata (O. F. Müll.)	♂ H
Lepadella ovalis (O. F. Müll.)	♂, ♂ B
L. patella patella (O. F. Müll.)	♂ B
L. p. oblonga (Ehrenb.)	♂ B
L. p. similis (Zucks)	♂ H
L. acuminata (Ehrenb.)	♂ H
L. dactyliseta (Stenroos)	♂ B
L. quinquecostata (Zucks)	♂ H
L. ehrenbergii (Perty)	♂ BxH
Squatinella rostrum (Schmard)	♂ H
S. longispina (Tatem)	♂ H
S. mutica (Ehrenb.)	♂ H

Cem. *Proalidae*

Proales reinhardti (Ehrenb.)	♂ H
------------------------------	-----

Cem. *Euchlanidae*

Euchlanis dilatata Ehrenb.	♂ B
E. dilatata lueksiana Hauer	♂ H
E. calpidia (Myers)	♂ H
E. incisa Carlin	♂ B
E. triquetra Ehrenb.	♂ H
E. oropha Gosse	♂ B
E. contorta (Wulfert)	эвр B
E. deflexa Gosse	♂, ♂ H B
E. arenosa Myers	эвр H
E. alata Voronkov	♂ H
E. meneta Myers	♂ H
E. pyriformis Gosse	♂, ♂ H
E. lyra Hudson	♂ Bx
Dipleuchlanis propatula (Gosse)	♂ H
Eudactylota eudactylota (Gosse)	♂ H
Tripleuchlanis plicata plicata (Levander)	♂ H
T. plicata razelmi Rodew.	♂ H
Diplois daviesiae Gosse	♂ Bx

Cem. *Brachionidae*

Brachionus angularis Gosse	♂ B
B. plicatilis O. F. Müll.	♂ H
B. calyciflorus calyciflorus Pallas	♂, ♂ B
B. calyciflorus spinosus Wierz.	♂ Bx
B. calyciflorus anuraeiformis Brehm	♂, ♂ B
B. calyciflorus dorcas Gosse	♂ B
B. calyciflorus amphiceros Ehrenb.	♂, ♂ B
B. budapestinensis Daday	♂ H
B. bidentata Anderson	♂, ♂ H
B. quadridentatus Hermann	эвр B
B. forficula volgensis Skorikov	♂ H
B. diversicornis diversicornis (Daday)	♂, ♂ B
B. diversicornis homoceros (Wierz.)	♂, ♂ Bx
B. bennimi Leissling	♂ B
B. leydigii tridentatus (Zern.)	эвр B
B. nilsoni Ahlstrom	♂, ♂ B
B. rubens Ehrenb.	♂ B
B. urceus urceus (L.)	♂ B
B. urceus sericus Rousselet	♂ Bx
Platyias quadricornis (Ehrenb.)	♂, ♂ B
P. patulus (O. F. Müll.)	♂ H
Keratella hiemalis Carlin	эвр Bx
K. testudo (Ehrenb.)	♂ H
K. valga valga (Ehrenb.)	♂, ♂ H
K. valga brehmi (Klausener)	♂, ♂ H
K. quadrata (O. F. Müll.)	эвр B
K. cochlearis (Gosse)	эвр B
K. tropica (Apstein)	эвр H
Kellicottia longispina (Kellicott)	♂ B
Notholea cinetura Skorikov	♂ B
N. acuminata (Ehrenb.)	♂ B
N. labis labis Gosse	♂ B
N. labis limnetica Levander	♂ H
N. caudata Carlin	♂ B
N. squamula (O. F. Müller)	♂ B
N. cornuta Carlin	♂ Bx
Anuracopsis fissa Gosse	♂ H

Сем. *Epiphanidae*

<i>Epiphanes senta</i> (O. F. Müll.)	л Н
<i>E. brachionus spinosus</i> (Rouss.)	л Н

Отряд *MONIMOTROCHIDA*Сем. *Flosculariidae*

<i>Floscularia ringens</i> (L.)	эп В
<i>Lacinularia flosculosa</i> (O. F. Müll.)	эп В
<i>Sinantherina socialis</i> (L.)	эп Н

Сем. *Conochilidae*

<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	эвр В
<i>C. hippocrepis</i> (Schr.)	эвр В
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov	л Н
<i>C. natans</i> (Seligo)	эвр Вх

Сем. *Testudinellidae*

<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	л В
<i>T. mucronata</i> (Gosse)	л, ф Н
<i>T. incisa</i> (Tern.)	л Вх
<i>T. clypeata</i> (O. F. Müll.)	л, эл Н
<i>T. emarginula</i> (Stenroos)	л Вх
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	л, пл В
<i>P. complanata</i> Gosse	л, пл Н

Сем. *Filiniidae*

<i>Filinia brachiata</i> (Rousselet)	эвр Н
<i>F. longiseta longiseta</i> (Ehrenb.)	эвр В
<i>F. longiseta limnetica</i> (Zacharias)	пл Н
<i>F. terminalis</i> (Plate)	л Н
<i>F. major</i> (Colditz.)	л, пл Н
<i>Tetramastix opoliensis</i> Zach.	пл Н

Сем. *Hexarthridae*

<i>Hexarthra propinqua</i> (Bartos)	л Вх
<i>H. intermedia</i> (Wiszn.)	л Вх
<i>H. mira</i> Ruds.	л Н

Отряд *PAEDOTROCHIDA*Сем. *Collothecidae*

<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet)	л В
<i>C. libera</i> Zach.	пл
<i>C. ornata ornata</i> (Ehrenb.)	ф Н
<i>C. coronetta</i> (Cubitt.)	ф Н
<i>C. atrochoides</i> (Wierz.)	л В
<i>C. mutabilis</i> (Ruds.)	л, эл В
<i>Stephanoceros fimbriatus</i> (Goldf.)	эл, ф В

Отряд *BDELLOIDA*

<i>Rotaria rotatoria</i> (Pall.)	л, ф Н
<i>R. neptunoida</i> Haring	л, ф
<i>R. neptunia</i> (Ehrenb.)	л, ф Н
<i>R. citrina</i> Ehrenb.	л, ф Н
<i>R. macrura</i> Ehrenb.	л, ф Н
<i>R. tardigrada</i> (Ehrenb.)	л, ф Н
<i>R. trisecata</i> (Weber)	л, ф Н
<i>Philodina citrina</i> Ehrenb.	л, ф Н
<i>Ph. roseola</i> Ehrenb.	л, ф Н
<i>Ph. inopinata</i> Milne	л, ф Н

<i>Dissotrocha macrostyla</i> Ehrenb.	л Вх
<i>D. aculeata</i> Ehrenb.	л Вх
<i>Habrotrocha angusticollis</i> Mürr.	л Н

Класс *БРИОХОРЕСНИЧНЫЕ* — *GASTROTTRICHA*Отряд *CHAETONOTOIDEA*Сем. *Chaetonotidae*

<i>Chaetonotus arcuatus</i> Voigt	б С
<i>Ch. bogdanowii</i> Schimk.	б С
<i>Ch. chuni</i> Voigt	б С
<i>Ch. crassus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. disjunctus</i> Greuter	б С
<i>Ch. heideri</i> Brehm	б С
<i>Ch. hystrix</i> Metschn	б С
<i>Ch. insigniformis</i> Greuter	б С
<i>Ch. lavus</i> (O. F. Müller)	б С
<i>Ch. linguaeformis</i> Voigt	б С
<i>Ch. longisetosus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. longispinosus</i> Stokes	б С
<i>Ch. macrochaetus</i> Zelinka	б С
<i>Ch. macrolepidotus</i> Greuter	б С
<i>Ch. maximus</i> Ehrenberg	б С
<i>Ch. microchaetus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. mitraformis</i> Greuter	б С
<i>Ch. multisetosus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. multispinosus</i> Grünspann	б С
<i>Ch. persetosus</i> Zelinka	б С
<i>Ch. ploenensis</i> Voigt	б С
<i>Ch. polyspinosus</i> Greuter	б С
<i>Ch. octonarius</i> Stokes	б С
<i>Ch. schultzei</i> Metschnikoff	б С
<i>Ch. similis</i> Zelinka	б С
<i>Ch. simrothi</i> Voigt	б С
<i>Ch. spinulosus</i> Stokes	б С
<i>Ch. splendidus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. succinctus</i> Voigt	б С
<i>Ch. striatus</i> Preobraj.	б С
<i>Ch. uncinus</i> Voigt	б С
<i>Ch. zelenkai</i> v. graecensis Grünspann	б С
<i>Polymerurus nodicaudatus</i> (Voigt)	б С
<i>P. rhomboides</i> (Stokes)	б С
<i>P. serraticaudatus</i> (Voigt)	б С
<i>P. squammofurcatus</i> (Preobraj.)	б С
<i>Aspidiophorus punctatus</i> (Greuter)	б С
<i>Ichthyidium bifurcatum</i> Preobraj.	б С
<i>I. dubium</i> Preobrajenskaja	б С
<i>I. forcipatum</i> Voigt	б С
<i>I. pellucidum</i> Preobraj.	б С
<i>I. podura</i> (Müller)	б С
<i>Heterolepidoderma kossinensis</i> (Preobraj.)	б С
<i>H. ocellatum</i> (Metschnikoff)	б, пф Вх, С
<i>Lepidodermella squamatum</i> (Dujardin)	б, пф Вх, С
<i>L. tabulata</i> (Preobrajenskaja)	б С

Сем. *Neogosseidae*

<i>Neogossea voigti</i> (Daday)	б С
---------------------------------	-----

Сем. *Dasydytidae*

<i>Dasydytes bisetosus</i> (Thompson)	б С
---------------------------------------	-----

D. festinatus (Voigt) б С  
 D. saltitans (Stokes) б, пф ВхС  
 D. longisetosum (Metschnikoff) б С  
 Stylochaeta fusiformis (Spen- б С  
 cer)

КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ —  
 ANNELIDES

Класс МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ —  
 POLYCHAETA

Сем. Ampharetidae

Hupania invalida Grube б, п ДН  
 Hupaniola kowalewskyi Grimm б, п Д

Класс МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ —  
 OLIGochaeta

Отряд NAIDOMORPHA

Сем. Acolosomatida

Acolosoma hemprichi Ehrenberg ф Вх  
 Ae. quaternarium Ehrenberg ф Вх  
 Ae. niveum Leydig ф Вх  
 Ae. headleyi Beddard ф Вх  
 Ae. variegatum Vejdovsky ф Вх  
 Ae. tenebrarum Vejdovsky ф Вх  
 Ae. travancorense Aiyer ф Вх

Сем. Naididae

Stylaria lacustris (L.) ф В  
 Arctonais lomondi (Martin) п  
 Ripistes parasita (Schmidt) ф ВхН  
 Vejdovskya comata (Vejdovsky) п Вх  
 V. intermedia (Bretscher) п Вх  
 Slavina appendiculata (Udekem) ф ВхН  
 Dero digitata (O. F. Müller) ф ВхН  
 D. obtusa Udekem ф ВхН  
 D. dorsalis Ferroniere ф Вх  
 Aulophorus furcatus (O. F. Müller) п ВхН  
 Nais pseudobtusa Piguet ф ВхН  
 N. barbata O. F. Müller ф ВхС  
 N. simplex Piguet ф ВхН  
 N. communis Piguet ф В  
 N. clinguis O. F. Müller п, ф Н  
 N. behningi Michaelsen ф ВхН  
 N. variabilis Piguet ф В  
 N. pardalis Piguet ф ВхН  
 N. bretscheri Michaelsen п Вх  
 Specaria josinae (Vejdovsky) п, ф В  
 Piguetiella blanci (Piguet) п В  
 Haemonais waldvogeli Bretscher п Вх  
 Ophidonais serpentina (O. F. Müller) ф В  
 Uncinai uncinata (Oersted) ф В  
 Paranais simplex Hrabe ф Вх  
 Homochaeta naidina Bretscher п Н  
 Amphichaeta leydigi Tauber п Вх  
 Chaetogaster diastrophus (Grui- п Вх  
 thuisen)  
 Ch. diaphanus (Gruihuisen) ф ВхН  
 Ch. langi Bretscher п Вх  
 Ch. limnaei Baer ф Вх  
 Ch. setosus Svetlov п Вх  
 Pristina foreli Piguet ф Вх  
 P. longiseta Ehrenberg ф Вх  
 P. aequiseta Bourne ф Вх

P. amphibiotica Lastockin ф Вх  
 P. bilobata (Bretscher) ф ВхН  
 P. rosea (Piguet) ф ВхН

Сем. Tubificidae

Aulodrilus limnobius Bretscher п ВхН  
 Au. pluriseta (Piguet) п Вх  
 Au. pigueti Kovalevsky п В  
 Rhyacodrilus coccineus ф Вх  
 (Vejdovsky)  
 Isochaetides michaelsoni (Lastoc- п В  
 kin)  
 Is. newaensis (Michaelsen) п В  
 Limnodrilus udekemianus Cla- п В  
 parède  
 L. helveticus Piguet п В  
 L. hoffmeisteri Claparède п В  
 L. claparedeanus Ratzel п В  
 L. parvus Southern п Н  
 Potamothrix hammoniensis п В  
 (Mich.)  
 P. vejdovskyi (Hrabe) п ВхН  
 P. heuscheri (Bretscher) п ВхН  
 P. bavaricus (Oeschmann) п Н  
 P. moldaviensis (Vejdovsky) п В  
 et Mrazek)  
 Psammoryctides albicola (Mi- п Вх  
 chaelsen)  
 Ps. barbatus (Grube) п В  
 Ilyodrilus templetoni (Southern) п Вх  
 Tubifex tubifex (O. F. Müller) п В  
 T. ignotus (Stole) п Н  
 T. smirnovi Lastockin ф Вх  
 Peloscolex ferox (Eisen) п В

Сем. Enchytraeidae

Propappus volki Michaelsen п ВхН  
 Enchytraeidae gen. sp. (Enchy- п В  
 traeus sp.)

Отряд LUMBRICOMORPHA

Сем. Lumbriculidae

Lumbriculus variegatus (O. F. ф В  
 Müll.)  
 Stylodrilus heringianus Clapa- п ВхН  
 rede  
 Rhynchelmis limosella Hoffmei- п ВхН  
 ster

Класс ПНЯВКИ—HIRUDINEI

Отряд RHYNCHOBDELLIDA

Сем. Glossiphoniidae

Proteocleipsis maculosa (Rathke) б В  
 P. tessellata (O. F. Müller) б В  
 Hemicleipsis marginata (O. F. б, пар В  
 Müller)  
 Glossiphonia complanata (L.) б В  
 G. concolor (Apathy) б СН  
 G. heteroclita (L.) б В  
 Helobdella stagnalis (L.) б В  
 Haementeria costata (Fr. Mül- б В  
 ler)  
 H. carinata Dies б В  
 Batrachobdella paludosa (Ca- б В  
 rena)

Сем. *Piscicolidae*  
*Piscicola geometra* (L.) б, пар В  
*Cystobranchus fasciatus* (Kol.) б, пар Н

Отряд G N A T H O B D E L L I D A

Сем. *Hirudinidae*  
*Haemopsis sanguisuga* (L.) б В  
*Hirudo medicinalis* L. б Н

Сем. *Herpobdellidae*  
*Herpobdella testacea* (Savigny) б В  
*H. octoculata* (L.) б В  
*H. nigricollis* (Brandes) б В  
*H. lineata* (O. F. Müller) б В  
*Archaeobdella esmonti* Grimm. б Д

М О Л Л Ю С К Н —

М О Л Л У С С А

Класс БРЮХОНОГИЕ —

GASTROPODA

Подкласс PROSOBRANCHIA

Сем. *Neritidae*  
*Theodoxus pallasi* Lindh. лт ИД

Сем. *Viviparidae*  
*Viviparus contectus* (Millet) ф В  
*V. viviparus* (L.) лт, пс, п В  
*V. v. duboisianus* (Mouss.) лт, пс, п В

Сем. *Valvatidae*  
*Valvata piscinalis* (O. F. Müller) лт, пс, п, ф В  
*V. depressa* O. Pf. лт, пс, п, ф В  
*V. ambigua* (West.) лт, п, п, ф Вх  
*V. profunda* Cerst. фт, пс, п, ф В  
*V. pulchella* (Stud.) ф В  
*V. cristata* (O. F. Müller) ф В

Сем. *Bithynidae*  
*Bithynia tentaculata* (L.) лт, пс, ф В  
*B. leachi* (Shepp.) ф В  
*B. troscheli* (Paasch.) ф В  
*Marstoniopsis steini* (Mar- tentens) пс-п Вх

Сем. *Pyrgulidae*  
*Turricaspia astrachanica* (Pir.) пс-п Д

Сем. *Lithoglyphidae*  
*Lithoglyphus naticoides* C. Pf. лт пс

Подкласс PULMONATA

Сем. *Acroloxidae*  
*Acroloxus lacustris* (L.) ф В

Сем. *Lymnaeidae*  
*Lymnaea stagnalis* (L.) ф, лт В  
*L. (Radix) auricularia* (L.) ф, лт В  
*L. (R.) peregra* (O. F. Müller) ф, лт В  
*L. (Galba) palustris* (O. F. Müller) ф, лт В

*L. (G.) taurica* (Cless.) ф, лт В  
*L. (G.) corviformis* (Bgt.) ф, лт В  
*L. (G.) glabra* (O. F. Müll.) ф, лт В  
*L. (G.) truncatula* (O. F. Müll.) ф, лт В  
*L. (Myxas) glutinosa* (O. F. Müll.) ф, лт В

Сем. *Physidae*

*Aplexa hypnorum* (L.) ф В  
*Physa fontinalis* (L.) ф В  
*Ph. taslei* Bgt. ф В

Сем. *Bulinidae*

*Planorbarius grandis* (Dunk.) ф, лт В  
*P. corneus* (L.) ф, лт В  
*P. purpura* (O. F. Müll.) ф, лт В  
*P. banaticus* (Lang) ф, лт В  
*P. stenostoma* (Bgt.) ф, лт В

Сем. *Planorbidae*

*Ancylus fluviatilis* O. F. Müll. ф, лт В  
*Planorbis carinatus* O. F. Müll. ф, лт В  
*P. planorbis* (L.) ф, лт В  
*Anisus vortex* (L.) ф, лт В  
*A. vorticulus* (Trosch.) ф, лт В  
*A. spirorbis* (L.) ф, лт В  
*A. dazuri* Morch ф, лт В  
*A. leucostoma* (Millet) ф, лт В  
*A. septemgyratus* (Rssm) ф, лт Вх  
*A. strauchianus* (Cless.) ф, лт В  
*A. contortus* (L.) ф, лт В  
*A. albus* (O. F. Müll.) ф, лт В  
*A. stelmachoeitius* Bgt. ф, лт В  
*A. draparnaldi* (Shepp.) ф, лт В  
*A. acronicus* (Fer.) ф, лт В  
*A. gredleri* (Bielz) Gredler ф, лт В  
*A. laevis* (Adler) ф, лт В  
*Armiger crista* (L.) ф, лт В  
*Ar. bielzi* (Kimak) ф, лт В  
*Choanomphalus riparius* (West.) ф, лт Вх  
*Segmentina nitida* (O. F. Müll.) ф, лт В  
*Hippeutis complanatus* (L.) ф, лт В  
*H. euphaeus* (Bgt.) ф, лт В

Класс ДВУСТВОРЧАТЫЕ —  
 BIVALVIA

Сем. *Unionidae*

*Unio pictorum* (L.) п, пс В  
*U. pictorum okensis* Shad. п, пс В  
*U. limosus behningi* Sta-rob et Piz. п, пс В  
*U. longirostris* Rossm. п, пс В  
*U. longirostris schrenkianus* Cless. п, пс В  
*U. ovalis* Mont. п, пс В  
*U. ovalis gerstfeldtianus* (Cless.) п, пс В  
*U. tumidus* Philips. п, пс В  
*U. tumidus ilekensis* (Kob.) п, пс В  
*U. crassus* Philips. п, пс В  
*Anodonta cygnea* (L.) п, пс В  
*A. cellensis* (Schrot.) п, пс В  
*A. stagnalis* (Gmel.) пс, п, ф В

A. subcircularis astrachanica Starob. et Pir. пс Н  
 A. piscinalis Nils. пс В  
 A. piscinalis Shadini Starob. et Pir. пс Н  
 A. ponderosa volgensis Shad. пс В  
 Pseudanodonta complanata Rossm пс В  
 P. anatina (L.) пс В  
 P. elongata milaschewitchi Starob. et Pir. пс Н

Сем. *Pisidiidae*

Sphaerium corneum (L.) п, пс, ф В  
 S. nitidum Cless. п, пс, ф В  
 Amesoda solida (Norm.) п, пс В  
 A. scaldiana (Norm.) п, пс В  
 Sphaeriastrum rivicola Lamarek п, пс В  
 Musculium creplini (Dunk.) п, ф В  
 M. hungaricum Haz. п, ф В  
 M. clessini Cless. п, ф В  
 Pisidium amnicum (O. F. Müll.) п, пс В  
 P. inflatum Merg. п, пс В  
 Euglesa kultukensis Starob. et Pir. пс Д  
 E. nitida (Jenyns) пс, п, ф В  
 E. bohémica (West.) пс, п, ф В  
 E. crassa (Stell.) пс, п В  
 E. infirmicostata Starob. et Pir. пс, п, ф В  
 E. humerosa Starob. et Pir. пс, п, ф В  
 E. musculiformis Starob. et Pir. пс, п В  
 E. henslowana (Shepp.) п, пс В  
 E. dupuiana (Norm.) п, пс В  
 E. suecica (Cless.) п, пс В  
 E. volgensis Starob. et Pir. пс, п В  
 E. tenuisculpta Starob. et Pir. пс, п, ф В  
 E. difficilis Starob. et Pir. п, пс В  
 E. ostroumovi Starob. et Pir. п, пс В  
 E. behningi Starob. et Pir. п, пс В  
 E. supina (A. Schm.) пс, п В  
 E. conica (Band.) пс, п В  
 E. supiniformis Starob. et Pir. п В  
 E. personata (Malm) п, ф В  
 E. pulchella (Jenyns) п В  
 E. hibernica West. п Вх  
 E. milium (Held) п В  
 E. casertana (Poli) п, ф В  
 E. ponderosa (Stelfox) пс, п В  
 E. globularis (Cless.) пс, п В  
 E. acuminata (Cless.) пс, п В  
 E. subtruncata (Malm) п, ф В  
 E. obtusalis (Lamarek) ф В  
 E. lilljeborgi (Cless.) пс Вх  
 Neopisidium trigonum (Loc.) пс, п В  
 N. moitessierianum (Palad.) пс, п В  
 N. tenuilineatum (Stelf.) пс, п В  
 N. alpinum (Odhn.) пс, п В  
 N. stelfoxi Starob. et Pir. пс, п В  
 N. conventus Cless. пс, п Вх

Сем. *Dreissenidae*

Dreissena polymorpha (Pall.) лт В

Сем. *Cardiidae*

Hypanis angusticostata polymorpha Logw. et Star. пс, п Д  
 H. vitrea glabra (Ostroum.) пс, п Д  
 H. colorata (Eichw.) пс, п СНД

Щ У П А Л Ь Ц Е В Ы Е —  
 Т Е Н Т А С У Л А Т А

Класс МШАНКИ — BRYOZOA

Сем. *Victorellidae*

Paludicella articulata (Ehrenb.) В

Сем. *Cristatellidae*

Cristatella mucedo Cuvier ВхС

Сем. *Plumatellidae*

Plumatella fungosa (Pall.) ф, лт В  
 P. repens (L.) лт СII  
 P. punctata Hanc. Н  
 P. emarginata Allman лт С  
 P. coralloides Allman С  
 P. fruticosa Allman С  
 P. auricomis Annand. Н  
 P. caespitosa Kraep. СН  
 P. casmiana Oka Н  
 Fredericella sultana (Blumenb.) С

Ч Л Е Н И С Т О Н О Г И Е —  
 А Р Т Н Р О Р О Д А

Класс РАКООБРАЗНЫЕ —  
 CRUSTACEA

Подкласс ЛИСТОНОГИЕ —  
 BRANCHIOPODA

Отряд ВЕТВИСТОУСЫЕ —  
 CLADOCERA

Сем. *Sididae*

Sida crystallina (O. F. Müll.) л, пх В  
 Limnosida frontosa G. Sars л, пх В  
 Diaphanosoma brachyurum (Lievén) л, пх В

Сем. *Holopedidae*

Holopedium gibberum Zadd. пх Н

Сем. *Daphniidae*

Daphnia longiremis G. Sars пх Вх  
 D. longispina O. F. Müll. пх В  
 D. hyalina (Leydig.) пх В  
 D. cristata G. Sars пх В  
 D. middendorffiana Fischer л Н  
 D. cucullata G. Sars пх В  
 D. obtusa Kurz л Н  
 D. pulex (De Geer) л В  
 Simocephalus vetulus (O. F. Müll.) ф, л В  
 S. lusaticus Herr л Н  
 S. expinosus (Koch) ф, л В  
 S. serrulatus (Koch) л, пх В  
 Ceriodaphnia pulchella G. Sars л, пх В  
 C. pulchella pseudohamata Bowk. л, пх В  
 C. laticaudata P. E. Müll. л, ф Н  
 C. affinis Lill. л В  
 C. quadrangula (O. F. Müll.) л, пх В

C. setosa Matile л, ф H  
 C. rotunda G. Sars ф H  
 C. megops G. Sars ф B  
 C. reticulata (Jurine) эвр B  
 Scapholeberis mucronata л B  
 (O. F. Müll.)  
 Sc. kingi G. Sars л H  
 Sc. aurita (Fischer) ф CH

Сем. *Moinidae*

Moina macrocopa (Straus) л H  
 M. brachiata (Jurine) л B  
 M. micrura Kurz. пл B

Сем. *Macrothricidae*

Macrothrix laticornis (Jurine) б B  
 M. hirsuticornis Norm. et Brady ф, в B  
 M. rosea (Jurine) л, ф B  
 M. spinosa King л, ф B  
 Ophryoxus gracilis G. Sars ф Bx  
 Streblocerus serricaudatus (Fischer) л H  
 Drepanothrix dentata (Eurèn) б Bx  
 Acantholeberis curvirostris л B  
 (O. F. Müll.)  
 Lathonura rectirostris (O. F. Müll.) л Bx C  
 Ilyocryptus sordidus (Lievin.) лф E  
 I. agilis Kurz. л, пл B  
 I. acutifrons G. Sars л, пл B  
 I. cornutus M.-Bolt. et Chirk. эвр Bx C  
 Bunops serricaudata (Daday) л Bx

Сем. *Chydoridae*

Eurycercus lamellatus (O. F. Müll.) ф B  
 Pleuroxus uncinatus Baird. л B  
 P. striatus Schoedl. л, б B  
 P. trigonellus (O. F. Müll.) л, ф B  
 P. laevis G. Sars л, ф B  
 P. aduncus (Jurine) л B  
 P. truncatus (O. F. Müll.) ф B  
 Alonella nana (Baird) ф B, H  
 A. excisa (Fischer) ф B, H  
 A. exigua (Lill.) ф B, H  
 Dunhevedia crassa King. эвр H  
 Disparalona rostrata rostrata (Koch) л B  
 Chydorus sphaericus (O. F. Müll.) эвр B  
 Ch. gibbus G. Sars л, б B  
 Ch. ovalis Kurz л B  
 Pseudochydorus globosus Baird л B  
 Anchistropus emarginatus G. Sars эп, л B  
 Alona rectangula G. Sars л, б B  
 A. quadrangularis (O. F. Müll.) б B  
 A. guttata G. Sars ф, б B  
 A. costata G. Sars б B  
 A. karelica Stenroos л, б Bx  
 A. protzi Hartwig л, б Bx  
 Kurzia latissima (Kurz) л, ф H  
 Acroperus harpae (Baird) ф B  
 Camptocercus rectirostris Schoedl. ф B  
 C. fennicus Stenroos ф B  
 Graptoleberis testudinaria (Fisch.) л, ф B

Leydigia leydigi (Schoedl.) б B  
 L. acanthocercoides (Fisch.) б B  
 Biapertura affinis (Leydig) б B  
 Tretocephala ambigua (Lill.) л, ф B  
 Rhynchotalona falcata (G. Sars) л, б B  
 Rh. rostrata (Koch.) л B  
 Oxyurella tenuicaudis (G. Sars) ф, пл H  
 Monospilus dispar G. Sars б B

Сем. *Bosminidae*

Bosmina longirostris (O. F. Müll.) пл B  
 B. coregoni coregoni Baird пл B  
 B. c. lilljeborgi (O. Sars) пл  
 B. c. gibbera (Schoedl.) пл Bx  
 B. longispina Leydig пл B  
 B. crassicornis P. Müller пл B  
 B. kessleri Uljanin пл H  
 B. obtusirostris G. Sars пл H  
 Bosminopsis deitersi Richard пл B

Сем. *Polyphemidae*

Polyphemus pediculus (L.) л B

Сем. *Cercopagidae*

Bythotrephes longimanus Leydig л B

Сем. *Podonidae*

Cornigerius macoticus (Pengo) пл CH

Сем. *Leptodoridae*

Leptodora kindti (Focke) пл B

Подкласс ВЕСЛОНОГНЕ — COPEPODA  
 Отряд CYCLOPOIDA

Сем. *Cyclopidae*

Macrocyclops albidus (Jurine) л, б B  
 M. fuscus (Jurine) л B  
 M. distinctus (Rich.) л B  
 Eucyclops serrulatus (Fisch.) л B  
 E. proximus Zill. л B  
 E. macrurus G. Sars л B  
 E. macruroides (Lill.) л B  
 Paracyclops fimbriatus (Fisch.) л, пл, б B  
 P. affinis (G. Sars) л, пл H  
 Cyclops vicinus vicinus Uljan. пл B  
 C. vicinus kikuchii Smirn. л H  
 C. kolensis Lill. пл, л B  
 C. insignis Claus л B  
 C. scutifer G. Sars пл B  
 C. strenuus Fisch. пл B  
 C. abyssorum G. Sars пл B  
 C. furcifer Claus пл B  
 C. lacustris G. Sars пл B  
 Acanthocyclops vernalis (Fisch.) пл B  
 A. robustus (G. Sars.) л B  
 A. viridis (Jurine) л B  
 A. gigas Claus л B  
 Diacyclops bicuspidatus (Claus) л B  
 D. bisetosus Rehb. л B  
 Metacyclops gracilis (Lill.) л H  
 Microcyclops varicans (G. Sars) л B  
 M. bicolor (G. Sars) л B  
 Mesocyclops leuckarti (Claus) пл B  
 Thermocyclops rylovi Smirn. л Bx  
 Th. crassus (Fischer) пл B

Th. oithonoides (G. Sars) пл В  
 Th. dybowski (Lande) л В

Подкласс РАКУШКОВЫЕ — OSTRACODA  
 Отряд РОДОСОРА

Отряд САЛАНОИДА

Сем. Cypridae

Сем. Pseudodieptomidae

Calanipeda aquae dulcis пл Н  
 Kritsch.

Сем. Diaptomidae

Acanthodiaptomus denticornis л, пл Вх  
 (Wierz.)  
 Eudiaptomus gracilis (G. Sars.) пл В  
 E. graciloides Lill. пл В  
 E. coeruleus Fischer пл Н  
 E. dentifer Smirn. пл В  
 Arctodiaptomus bacillifer пл В  
 Koelb.  
 Hemidiaptomus amblyodon л Вх  
 (Marenz.)

Сем. Temoridae

Eurytemora velox (Lill.) пл В  
 E. gracilis (G. Sars.) пл В  
 E. lacustris (Poppe) пл СН  
 E. affinis (Poppe) пл Н  
 Heterocope caspia G. Sars пл В  
 H. appendiculata G. Sars пл В  
 H. saliens (Lill.) пл В

Отряд НАРПАСТИСОИДА

Сем. Ectinosomidae

Ectinosoma abrau (Kritsch.) б, л СН

Сем. Ameiridae

Nitocrella hibernica (Brady) б, л С

Сем. Canthocamptidae

Canthocamptus staphylinus б, л В  
 (Jurine)  
 Paracamptus schmeili (Mrazek) б, л Вх  
 Bryocamptus minutus (Claus) б, л ВхН  
 B. pygmaeus (Sars) б, л С  
 Attheyella crassa (G. Sars) б, л Вх  
 A. nordenskjöldi völgensis Bo- б, л В  
 rutzky  
 Elaphoidella gracilis (G. Sars) б, л Вх  
 E. bidens (G. Sars) б, л Вх  
 Moraria schmeili Van Douwe б, л Вх  
 Mesochra lilljeborgi Boeck б, л Н  
 M. rapiens Schmeil б, л Н

Сем. Laophontidae

Laophonte mohammed Blanchard et Richard б, л Вх

Сем. Cletodidae

Limnocletodes behningi Bo- б, л СН  
 rutzky  
 Nannopus palustris Brady б, л Вх

Подкласс КАРПОВЫЕ ВШИ —

BRANCHIURA

Отряд ARGULIDEA

Сем. Argulidae

Argulus coregoni Thorell пл, пар В  
 A. foliaceus (L.) пл, пар В

Ilyocypris gibba (Ramd.) ВхСН  
 I. biplicata (Koch.) ВхН  
 I. divisa Klie Н  
 I. decipiens Masi В  
 I. bradyi G. Sars ВхС  
 Notodromas monacha (O. F. Müller) С  
 Cyprois marginata (Straus) Вх  
 C. marginata (Straus) В  
 Cypris pubera O. F. Müller ВхС  
 Eucypris crassa (O. F. Müller) В  
 E. serrata (G. W. Müller) ВхС  
 E. clavata (Baird) В  
 E. virens (Jurine) v. acuminata ВхС  
 G. W. Müller  
 E. affinis (Fisch.) С  
 E. lilljeborgi (G. W. Müller) С  
 E. lutaria (Koch.) ВхС  
 E. pigra (Fisch.) II  
 E. nobilis (G. Sars) ВхС  
 E. fuscata (Jurine) ВхС  
 Dolerocypris fasciata (O. F. Müller) ВхС  
 Cyprinotus salinus (Brady) Н  
 Isocypris priomena G. W. Müll. Вх  
 Heterocypris incongruens (Ramd.) В  
 Ilyodromus olivaceus (Brady et Norm.) С  
 Stenocypris fischeri (Lilljeborg) СН  
 Herpetocypris chevreuxi (G. O. Sars) Вх  
 H. reptans (Baird) С  
 Hungarocypris madarazi (Örley) СН  
 Scottia browniana (Johes) ВхС  
 Cypridopsis aculeata (Costa) Н  
 C. newtoni Brady et Robertson В  
 C. hartwigi G. W. Müller ВхН  
 C. vidua (O. F. Müller) В  
 C. obesa Brady et Roberts. Вх  
 C. parva G. W. Müller ВхН  
 C. orientalis Bronst. ВхС  
 Potamocypris wolffi Brehm С  
 P. variegata (Brady et Norm.) ВхС  
 P. smaragdina Vavra Вх  
 Cyclocypris ovum (Jurine) В  
 C. laevis (O. F. Müller) В  
 C. globosa (G. Sars) Вх  
 Cypris exulpta (Fisch.) ВхС  
 C. ophthalmica (Jurine) В  
 C. lacustris G. Sars Вх  
 C. curvifurcata Klie В  
 C. reptans Bronst. Вх  
 Physocypris fadeevi Dub. ВхС  
 Candona marchica Hartwig Н  
 C. rostrata Brady et Norm. ВхС  
 C. sarsi Hartwig С  
 C. stagnalis G. Sars ВхС  
 C. candida (O. F. Müller) В  
 C. protzi Hartwig С  
 C. neglecta G. Sars СН  
 C. parallela G. W. Müller Вх  
 C. crispata Klie ВхН  
 C. fabaeformis (Fisch.) Н  
 C. holzkampfi Hartwig ВхН  
 C. caudata Kaufm. В  
 C. csikii (Daday) С  
 C. weltneri Hartwig С  
 C. compressa (Koch) ВхН  
 C. balatonica Daday ВхС  
 C. acuminata (Fisch.) Вх



Paracandona euplectella (Brady et Norm.) BxH  
 Candonopsis jingsleli (Brady et Roberts) BxH

Сем. Cytheridae

Cyprideis littoralis (Brady) H  
 C. torosa (Jones) H  
 Limnocythere relictata (Lilljeborg) Bx  
 L. inopinata (Baird) B  
 L. sancti-patricii Brady et Roberts Bx  
 Leptocythere longa (Negadaev) H  
 Cytherissa lacustris G. Sars Bx

Сем. Darwinulidae

Darwinula stevensoni (Brady et Roberts.) BxH

Подкласс ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ — MALACOSTRACA

Отряд БОКОПЛАВЫ — AMPHIPODA

Сем. Gammaridae

Axelboeckia spinosa (G. Sars) ф H  
 Amathillina cristata (Grimm) эвр  
 A. pusilla (G. Sars) Д  
 Dikerogammarus caspius (Pallas) лт H  
 D. haemobaphes (Eichw.) лт, ф CH  
 D. villosus (Sowin.) лт, ф B  
 Niphargoides compactus G. Sars пс, п, H  
 N. corpulentus G. Sars пс, п H  
 N. spinicaudatus Cărauși пс-п Д  
 Pontogammarus robustoides (Grimm) эвр H  
 P. r. aestuarius Derzh. H  
 P. crassus (Grimm) эвр H  
 P. abbreviatus (G. Sars) пс CH  
 P. obesus (G. Sars) лт, пф CH  
 P. sarsi (Sowin.) пс CH  
 Stenogammarus caerausi (Derz. et Pjat.) пс-п Д  
 S. compressus (G. Sars) пс-п CH  
 S. dzjubani (M.-Bolt. et Ljach.) пс CH  
 S. macrurus (G. Sars) пс H  
 S. similis (G. Sars) H  
 S. deminutus (Steb.) H  
 Pandorites platycheir (G. Sars) пс H  
 Iphigenella acanthopoda (Grimm) б, эп H  
 Gmelinopsis tuberculata G. Sars пс-п H  
 Gmelina costata G. Sars эвр (ф) H  
 G. kusnetzowi (Sowin.) п Д  
 G. pusilla (G. Sars) пс-п  
 Gmelinoides fasciatus (Steb.) эвр C  
 Zernovia volgensis Derzh. Д  
 Chaetogammarus ischnus (Steb.) лт CH  
 Ch. i. behningi Martyn. лт CH  
 Ch. warpachowskyi G. Sars пс-п H  
 Caspicola knipowitschi (Derzh.) эп H  
 Rivulogammarus pulex (L.) эвр C  
 R. lacustris G. Sars эвр Bx

Сем. Corophiidae

Corophium curvispinum G. Sars лт, пф CH  
 C. sowinskyi Martyn. лт CH  
 C. nobile G. Sars п H  
 C. chelicorne G. Sars эвр H  
 C. mucronatum G. Sars

Отряд РАВНОНОГИЕ — ISOPODA

Сем. Janiridae

Jaera sarsi Valkan. лт CH

Сем. Asellidae

Asellus aquaticus (L.) п, ф BxC

Отряд МИЗИДЫ — MYSIDACEA

Сем. Mysidae

Paramysis baeri (Czern.) пс H  
 P. ullskyi Czern. пс Bx, C, H  
 P. lacustris (Czern.) пс-п H  
 P. intermedia (Czern.) пс-п CH  
 Katamysis warpachowskyi G. Sars пс H  
 Limnomysis benedeni Czern. ф H

Отряд КУМОВЫЕ — CUMACEA

Сем. Pseudocumidae

Schizorhynchus cudorelloides (G. Sars) пс-п Д  
 Sch. scabriusculus (G. Sars) пс-п Д  
 Sch. bilamellatus (G. Sars) пс-п H  
 Pterocuma rostrata (G. Sars) пс-п Д  
 P. sowinskyi (G. Sars) пс-п Д  
 P. pectinata (Sowin.) пс-п H  
 Volgocuma telmatophora Derzh. пс-п Д  
 Pseudocuma cercaroides G. Sars пс-п Д  
 Stenocuma graciloides (G. Sars) пс-п Д  
 Caspiocuma campylaspoides (G. Sars) пс-п Д

Отряд ДЕСЯТИНОГИЕ — DECAPODA

Сем. Astacidae

Astacus leptodactylus leptodactylus Esch. эвр BxCH  
 A. pachypus Rathke лт Д  
 A. astacus (L.) эвр Bx

Класс ПАУКООБРАЗНЫЕ — ARACHNOIDEA

Отряд ПАУКИ — ARANEIDEA

Сем. Agelenidae

Argyroneta aquatica Clerck B

Отряд КЛЕЩИ — ACARIFORMES

Сем. Limnocharidae

Limnochara aquatica (L.) BxCH

Сем. Eylaidae

Eylais hamata Koen. BxCH  
 E. curvipons Sok. Bx  
 E. shadini Sok. C  
 E. mutila Koen. BxH  
 E. angustipons Thor C  
 E. koenikei Halb. Bx  
 E. infundibulifera Koen. BxCH  
 E. gigas Piers. BxH  
 E. discreta Koen. H  
 E. discissa Thon H





Сем. *Coenagrionidae*

Coenagrion armatum Charp.	♂ BxH
C. concinnum Joh.	♂ Bx
C. hastulatum Charp.	♂ Bx
C. ornatum Selys.	♂ H
C. puella L.	♂ BxH
C. pulchellum Lind.	♂ BxH
C. vernale Hag.	♂ BxH
C. sp.	♂ B
Enallagma cyathigerum Charp.	♂ BxH
E. sp.	♂ CH
Erythromma najas Hans.	♂ B
E. sp.	♂ C
Ischnura elegans Lind.	♂ Bx
I. pumilio Charp.	♂ Bx
Platycnemis pennipes Pall.	♂ B

Отряд П О Д Е Н К И —  
Е Р Н Е М Е Р О П Т Е Р А

Сем. *Polymitarcyidae*

Polymitarcys virgo Oliv.	♂ C
Eopolymitarcys nigradorsum Tschern.	♂ BxC

Сем. *Palingeniidae*

Palingenia longicauda Oliv.	♂ C
P. sublongicauda Tschern.	♂ H

Сем. *Ephemeridae*

Ephemerella danica Müll.	♂ C
E. lineata Eth.	♂ B
E. vulgata L.	♂ BxC
Neoephemerella maxima Jdy.	эп C

Сем. *Isonychiidae*

Isonychia ignota Walk.	лп, ♂ C
------------------------	---------

Сем. *Heptageniidae*

Arthroplea congener Bgtss.	лт C
Heptagenia flava Rost.	лт BxC
H. flavipennis Duf.	лт C
H. fuscogrisea Retz.	лт BxC
H. sulphurea Müll.	лт BxC
H. sp.	лт C
Ecdyonurus rossicus Tschern.	лт BxC
E. venosus Fabr.	лт BxH

Сем. *Potamanthidae*

Potamanthus luteus (L.)	♂ C
-------------------------	-----

Сем. *Leptophlebiidae*

Leptophlebia marginata L.	♂ Bx
L. vespertina L.	♂ BxC
L. sp.	♂ C
Paraleptophlebia cincta Etn. (Retz.)	♂ C
P. lobata Tschern.	♂ C
P. submarginata Steph.	♂ C
P. wernerii Ulm.	♂ C
P. tumidae Bngtss.	♂ Bx

Сем. *Ephemereididae*

Ephemereilla ignita (Poda)	♂, ♂ BxC
E. mesoleuca Brauer.	♂, ♂ C
E. sp.	♂, ♂ C

Сем. *Caenidae*

Caenis halterata Bngtss.	пс Bx
C. horaria L.	пс B
C. incus Bngtss.	пс BxC
C. macrura Steph.	пс CH
C. moesta Bngtss.	пс BxC
C. robusta Etn.	пс Bx
C. undosa Tiens.	пс Bx
C. sp.	пс C
Brachycercus harrisella Curt.	пс BxC
B. minutus Tschern.	пс C
B. pallidus Tschern.	пс C

Сем. *Baëtidae*

Baëtis bioculatus L.	♂ C
B. buceratus Etn.	♂ C
B. fuscatus L.	♂ BxC
B. niger L.	♂ Bx
B. rhodani Pictet	♂ C
B. tricolor Tschern.	♂ BxC
B. vernus Curt.	♂ BxC
B. sp.	♂ C
Nigrobaëtis digitatus Bngtss.	♂ C
N. pumilus Burm.	♂ C
Cloëon dipterum L.	♂ B
Cl. inscriptum Bngtss.	♂ B
Cl. praetextum Bngtss.	♂ Bx
Cl. simile Etn.	♂ BxC
Cl. sp.	♂ C
Centroptilum wartensis Keff.	♂ C
C. nana Bogoescu	♂ C
C. tenellum Alb.	♂ Bx
C. bioculatum L.	♂ Bx
C. pennulatum Etn.	♂ BxC
C. luteolum Müll.	♂ BxC
Plocloëon bifidum Bngtss.	♂ Bx
P. ornatum Tschern.	♂ BxC
Pseudocloëon inexpectatum Tschern.	♂ BxC

Сем. *Oligoneuriidae*

Oligoneuriella rhenana Imh.	лт C
O. miculski Sowa	лт C

Сем. *Siphonuridae*

Siphonurus lacustris Etn.	♂ BxC
S. linneanus Etn.	♂ BxC
S. vernalis Tschern.	♂ C
S. aestivalis Etn.	♂ Bx

Отряд Р У Ч Е Й Н И К И —  
Т Р И С Н О Р Т Е Р А

Подотряд A N N U L I P A L P I A

Сем. *Rhyacophilidae*

Rhyacophila sp.	лт Bx
-----------------	-------

Сем. *Hydroptilidae*

Agraylea multipunctata Curt.	♂ BxC
A. sp.	♂ Bx
Orthotrichia tetensii Kulbe	♂ BxC
Ithytrichia lamellaris Eat.	♂ C
Oxyethira costalis Curt.	♂ Bx
O. sp.	♂ Bx
Stactobia sp.	♂ C

Сем. *Psychomyiidae*

Psychomyia pusilla Fabr.	лт C
--------------------------	------



*Thienemannimyia lentiginosa (Fries.)	C	Linnophyes pusillus Fat.	B
Rheopelopia ornata (Mg.)	C	*L. transcaucasicus Tshern.	H
Arctopelopia griseipennis (v. d. Wulp.)	Bx	*Metriocnemus hydropetricus K.	C
Rheopelopia maculipennis (Zett.)	Bx	*M. atratulus (Zett.)	C
Conchapelopia melanops (Wied.)	Bx	M. fuscipes (Mg.)	Bx
C. pallidula (Mg.)	C	Parametriocnemus stylatus (K.)	Bx
*Krenopelopia binotata (Wied.)	C	*Camptocladius stercorarius De Geer	C
Telmatopelopia nemorum (G.)	BxC	Smittia aterrima (Mg.)	Bx
*Zavrelimyia melanura (Mg.)	C	*S. septentrionalis Tshern. (nec K.)	C
Paramerina cingulata (Walk.)	Bx	S. edwardsi (G.)	Bx
P. divisa (Walk.)	Bx	S. trilobata Edw.	C
Xenopelopia nigricans Fitt.	Bx	Parakiefferiella bathophila (K.)	Bx
*X. falcigera (K.)	C	*Thienemanniella flaviforceps K.	CH
Monopelopia tenuicalcar (K.)	BxC	*T. clavicornis L.	H
Ablabesmyia monilis (L.)	B	Corynoneura edwardsi Br.	Bx
A. phatta (Eggert)	B	C. lacustris Edw.	Bx
A. longistyla Fitt.	BxH	C. celtica Edw.	Bx
		*C. celeripes Winn.	H
		*C. scutellata Winn.	H

Подсем. Orthocladinae

*Diamesa gaedi Mg.	C
Potthastia longimana (K.)	BxC
Prodiamesa olivacea (Mg.)	BxC
*P. bathyphila K.	C
P. rufovittata G.	C
Odontomesa fulva (K.)	Bx
Abiskomyia sp.	Bx
Brillia longifurca K.	Bx
B. pallida Spärk.	BxC
Eurycnemus crassipes (Panz.)	Bx
Diplocladius cultriger K.	Bx
Eukiefferiella brevicealcar (K.)	BxC
*E. alpestris G.	H
*E. longipes Tshern.	Bx
*E. hospita Edw.	C
*E. longicalcar (Potth.)	C
*E. similis G.	C
*E. cf. similis (Zavrel)	C
*Synorthocladus nudipennis (K.)	C
Orthocladus consobrinus (Holmgr.)	BxC
*Trissocladius potamophilus Tshern.	H
T. megastylus Shil.	Bx
Cricotopus algarum (K.)	BxH
C. bituberculatus G.	Bx
C. pulchripes (Verr.)	C
C. bicinctus (Mg.)	B
*C. latidentatus Tschern.	B
C. pilitarsis (Zett.)	Bx
C. sylvestris (Fabr.)	B
C. ornatus Mg.	BxC
C. tibialis (Mg.)	B
C. festivellus K.	Bx
*Paratrichocladus triquetra (Tschern.)	C
Acricotopus lucidus (Staeg.)	BxH
Psectrocladius dilatatus v. d. Wulp	CH
P. simulans Joh.	BxH
P. limbatellus (Holmgr.)	C
P. olivius (Walk.)	Bx
P. barbimanus Edw.	H
P. oligosetus Wul.	Bx
P. stratiotis K.	C
P. sordidellus (Zett.)	Bx
P. psilopterus K.	BxH
*Rheocricotopus dorieri (G.)	C
Microcricotopus bicolor (Zett.)	BxC
Bryophaenocladus aestivus Br.	Bx

Подсем. Chironominae

Τριβία Chironomini	
Camptochironomus tentans Fabr.	B
C. pallidivittatus Mall.	B
C. grandivalva Shil.	Bx
Chironomus anthracinus Zett.	Bx
Ch. annularius (Mg.)	C
Ch. macani Freeman	Bx
Ch. cingulatus (Mg.)	BxC
Ch. heterodontatus Konst.	CH
Ch. dorsalis (Mg.)	B
Ch. solitus Linevitsch et Erbaeva	Bx
Ch. plumosus L.	B
Ch. pilicornis Fabr.	Bx
*Ch. obtusidens G.	C
Cryptochironomus albofasciatus (Staeg.)	Bx
C. defectus K.	Bx
C. redekei Krus	BxC
C. rostratus K.	BxC
C. supplicans (Mg.)	B
C. psittacinus (Mg.)	Bx
C. obreptans (Walk.)	BxH
C. ussouriensis G.	B
C. vulneratus (Zett.)	BxC
*C. rolli Kirpitschenko	C
*C. zabolotzkyi G.	C
*C. vytshegdae Zvereva	C
*C. dneprinus Tshern.	C
*C. macropodus Ljachov	C
*C. monstrosus Tshern.	C
*C. armeniacus Tshern.	Bx
Cryptocladopelma virescens (Mg.)	BxH
C. viridula (F.)	B
Cryptotendipes nigronitens (Edw.)	BxC
Demcijerea rufipes L.	BxC
Einfeldia carbonaria (Mg.)	BxC
E. longipes (Staeg.)	Bx
E. pagana (Mg.)	Bx
Endochironomus albipennis (Mg.)	B
E. tendens Fabr.	B
E. impar (Walk.)	B
E. lepidus (Mg.)	Bx
Fleuria lacustris K.	H
Glyptotendipes paripes Edw.	B
G. barbipes (Staeg.)	BxH
G. mancyanus Edw.	Bx
G. glaucus (Mg.)	B

G. gripekoveni K.	B	P. lactipes Zett.	Bx
G. imbecillis (Walk.)	Bx	P. quintuplex K.	Bx
G. varipes G.	Bx	P. tenuis Mg.	Bx
Harnischia curtilamellata (Mall.)	BxC	Tanytarsus lestagei G.	Bx
H. fuscimana K.	C	T. pseudolestagei Shil.	Bx
H. mutila G.	C	T. eminulus Walk.	Bx
*H. burganaizcae (Tshern.)	H	T. medius Reiss et Fitt.	Bx
*Lauterborniella agrayloides K.	CH	T. excavatus Edw.	BxC
Lenzia albiventris K.	C	T. nemorosus Edw.	Bx
L. flavipes (Mg.)	Bx	T. gregarius (K.)	BxC
L. punctipes (Wied.)	Bx	T. holochlorus Edw.	BxC
Leptochironomus tener (K.)	B	T. occultus Br.	Bx
L. pseudotener (G.)	Bx	T. volgensis Miseiko	BxC
Limnochironomus lobiger K.	BxH	T. bathophilus K.	Bx
L. tritonus K.	BxC	T. sylvaticus v. d. Wulp.	BxC
L. nervosus (Staeg.)	B	T. pallidicornis (Walk.)	Bx
L. pulsus Walk.	BxH	T. usmaensis Pag.	Bx
Lipiniella arenicola Shilova	B	T. debilis (Mg.)	Bx
Microtendipes pedellus (De Geer)	B	T. verralli G.	Bx
Parachironomus arcuatus G.	B	T. glabrescens Edw.	H
P. bacilliger K.	BxC	*T. gr. exiguus Joh.	BxH
P. biannulatus (Staeg.)	BxC	Micropectra contracta Reiss.	Bx
P. demejerei Krus.	C	M. bidentata G.	C
P. frequens Jon.	BxC	M. praecox Mg.	B
P. monochromus (v. d. Wulp.)	Bx	M. viridiscutellata G.	Bx
P. parilis (Walk.)	Bx	Zavrelia pentatoma K.	Bx
P. mauricii Krus.	BxC	Stempellinella minor Edw.	Bx
P. paradigitalis Br.	Bx	Stempellina almi Br.	Bx
P. vitiosus G.	B	S. subglabripennis Br.	Bx
Kiefferulus tendipediforme G.	C		
Paracladopelma camptolabis K.	B		
Paratendipes albimanus (Mg.)	BxC		
P. nubilus (Mg.)	C		
*P. intermedius Tshern.	BxC		
Paralauterborniella nigrohalteralis (Mall.)	B		
Pentapedilum sordens (v. d. Wulp.)	B		
P. exsectum K.	B		
P. tritum (Walk.)	Bx		
P. uncinatum G.	Bx		
Polypedilum amoenum G.	Bx		
P. cultellatum G.	C		
P. convictum (Walk.)	B		
P. bierenatum K.	B		
P. nubeculosum (Mg.)	B		
P. pedestre (Mg.)	CH		
P. scalaenum Schr.	B		
Pseudochironomus prasinatus (Staeg.)	BxC		
Stenochironomus fascipennis (Zett.)	BxC		
S. gibbus Fabr.	BxC		
Stictochironomus crassiforceps (K.)	Bx		
S. stackelbergi G.	C		
S. histrio (Fabr.)	BxC		
S. pictulus (Mg.)	C		
*S. psammophilus Tshern.	C		
Xenochironomus xenolabis K.	B		
Zavreliella marmorata (v. d. Wulp.)	Bx		
Триба Tanytarsini			
Cladotanytarsus atridorsum (K.)	BxC		
C. difficilis Br.	Bx		
C. mancus (Walk.)	BxC		
C. lepidocalcar (Krüger)	BxC		
C. nigrovittatus G.	Bx		
C. pallidus K.	Bx		
C. wexionensis Br.	Bx		
Paratanytarsus austriacus K.	Bx		
P. intricatus G.	BxC		
		Класс ТИХОХОДКИ — TARDIGRADA	
		Отряд EUTARDIGRADA	
		Сем. Macrobiotidae	
		Macrobiotus macronyx Dujardin	Б С
		Hypsibius augusti (Murray)	Б Bx
		ХОРДОВЫЕ — CHORDATA	
		Класс КРУГЛОРОТЫЕ — CYCLOSTOMATA	
		Сем. Petromyzonidae — миноговые	
		Caspiomyxon wagneri (Kessler) — каспийская минога	СНД
		Lampetra planeri (Bloch) — ручьевая минога	Bx
		Класс РЫБЫ — PISCES	
		Сем. Acipenseridae — осетровые	
		Huso huso (Linne) — белуга	НД
		Acipenser nudiventris Lovetzky — шипш	НД
		A. ruthenus Linne — стерлядь	В
		A. güldenstädti Brandt — осетр	СНД
		A. stellatus Pallas — севрюга	НД
		Сем. Clupeidae — сельдевые	
		Caspialosa brashnikovii (Borodin) — долгинская сельдь	НД
		C. saroshnikovii (Grimm) — большеглазый пузанок	Д
		C. sphaerocephala (Berg) — аграханский пузанок	Д
		C. suworovi (Berg) — суворовский пузанок	Д
		C. kessleri (Grimm) — черноспинка	НД
		C. kessleri volgensis (Berg) — волжская сельдь	НД

C. caspia Eichwald — каспийский НД  
пузанок  
C. caspia aestuarina Berg — иль- Д  
менный пузанок  
Clupeonella delicatula caspia Sve- Д  
tovidov — каспийская обыкновен-  
ная килька  
C. d. caspia morpha tscharchalen- СНД  
sis (Borodin) — чархальская се-  
ледочка

Сем. *Salmonidae* — лососевые

Salmo trutta labrax Pallas — черно- НД  
морский лосось  
S. trutta caspius Kessler — каспий- НД  
ский лосось  
S. trutta morpha fario L. — форель С  
Hucho taimen (Pallas) — таймень С  
Stenodus leucichthys (Güldenstädt) — НД  
белорыбца  
S. leucichthys nelma (Pallas) — Вх  
нельма кубенская  
Coregonus albula Linne — европей- —  
ская ряпушка  
C. albula ladogensis Pravdin — ла- Вх  
дожский рипус  
C. albula pereslavius Borisow — Вх  
переславская ряпушка  
C. sardinella vesticus Drjagin — бе- ВхС  
лозерская ряпушка  
C. roled (Gmelin) — пелядь ВхС  
C. lavaretus ludoga Poljakov — лу- Вх  
дога  
C. lavaretus lavaretoides (Poljakov) Вх  
Berg — озерно-речной сиг  
C. lavaretus maraenoides (Polja- Вх  
kov) — чудской сиг  
C. lavaretus nelmuska Pravdin — Вх  
нельмушка

Сем. *Thymallidae* — хариусы

Thymallus thymallus (Linne) — хариус

Сем. *Osmeridae* — корюшковоы

Osmerus eperlanus eperlanus m. spi- ВхС  
rinchus Pallas — светок

Сем. *Esocidae* — щуковые

Esox lucius Linne — щука В

Сем. *Cyprinidae* — карповые

Rutilus rutilus (Linne) — плотва В  
R. rutilus fluviatilis (Jakowlew) — СН  
серушка  
R. rutilus caspicus (Jakowlew) — Д  
вобла  
R. frisii kutum (Kamensky) — ку- НД  
тум  
Leuciscus leuciscus (Linne) — елец В  
L. cerphalus (Linne) — голавль В  
L. idus (Linne) — язь В  
Phoxinus phoxinus (Linne) — гольян В

Ph. perchurus Pallas — озерный ВхС  
гольян  
Scardinius erythrophthalmus (Lin- В  
ne) — красноперка  
Stenopharyngodon idella (Valencien- СНД  
nes) — белый амур  
Aspius aspius (Linne) — жерех В  
Leucaspius delineatus (Heckel) — В  
овсянка  
Tinca tinca (Linne) — линь В  
Chondrostoma nasus (Linne) — по- В  
дуст  
Mylopharyngodon piceus (Richard- СНД  
son) — черный амур  
Gobio gobio (Linne) — обыкновен- В  
ный пескарь  
Barbus brachycephalus caspius Д  
Berg — каспийский усач  
Alburnus alburnus (Linne) — укляя В  
Blicca bjoerkna (Linne) — густера В  
Abramis brama orientalis (Lin- В  
ne) — лец  
A. sara (Pallas) — белоглазка В  
A. ballerus (Linne) — сплец В  
Vimba vimba persa (Pallas) — кас- Д  
пийский рыбец  
Chalcalburnus chalcoides (Gülden- Д  
städt) — шемая  
Pelecus cultratus (Linne) — чехопь В  
Rhodeus sericeus amarus (Bloch) — СНД  
горчак  
Carassius carassius (Linne) — золо- В  
той карась  
C. auratus gibelio (Bloch) — сереб- В  
ряный карась  
Cyprinus carpio (Linne) — сазан СНД  
Hypophthalmichthys molitrix Va- СНД  
lenciennes — толстолоб обыкно-  
венный  
Aristichthys nobilis Rich — толсто- СНД  
лоб пестрый

Сем. *Cobitidae* — вьюновые

Cobitis taenia Linne — щиповка В  
C. taenia sibirica Gladcov — спибр- Вх  
ская щиповка  
Misgurnus fassilis (Linne) — вьюн В  
Nemachilus barbatus (Linne) — В  
голец

Сем. *Siluridae* — сомовые

Silurus glanis Linne — европейский В  
сом

Сем. *Anguillidae* — угревые

Anguilla anguilla (Linne) — речной ВхС  
угорь

Сем. *Gadidae* — тресковые

Lota lota Linne — налим В

Сем. *Gasterosteidae* — колюшковые

Pungitius platygaster (Kessler) — | НД  
малая южная колюшка



Сем. <i>Syngnathidae</i> — <i>исомы</i>	
<i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald — СН	
черноморская игла-рыба	
<i>S. nigrolineatus caspius</i> Eichwald — НД	
каспийская игла-рыба	
Сем. <i>Atherinidae</i> — <i>атериновые</i>	
<i>Atherina mochon pontica</i> Eichwald — Д	
каспийская атеринка	
Сем. <i>Percidae</i> — <i>окуневые</i>	
<i>Lucioperca lucioperca</i> (Linne) — су- В	
дак	
<i>L. volgensis</i> (Gmelin) — берш В	
<i>Perca fluviatilis</i> Linne — окунь В	
<i>Acerina cernua</i> (Linne) — ерш В	

Сем. <i>Gobiidae</i> — <i>бычки</i>	
<i>Neogobius melanostomus affinis</i> В	
(Eichwald) — бычок-кругляк	
<i>N. fluviatilis</i> (Pallas) — бычок НД	
песчанник	
<i>N. f. pallasii</i> (Berg) — бычок-песоч- Д	
ник	
<i>N. kessleri</i> Günther — бычок голо- НД	
вач	
<i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage) — СН	
звездчатая пугловка	
Сем. <i>Cottidae</i> — <i>подкаменщики</i>	
<i>Cottus gobio</i> Linne — обыкновен- В	
ный подкаменщик	

## ПАРАЗИТЫ РЫБ

### ПРОТЕИШНЕ — PROTOZOA

#### Класс MASTIGOPHORA

<i>Trypanosoma abramidis</i> Laveran et Mesnil	синец
<i>Tr. bliccae</i> Nikitin	густера
<i>Tr. carassii</i> Mitrophanov	карась
<i>Tr. leucisci</i> Brumpt	язь, плотва
<i>Tr. luciopercae</i> Nikitin	судак, берш
<i>Tr. markewitschi</i> Lubinsky	сом
<i>Tr. percae</i> Brumpt	окунь
<i>Tr. remaki</i> Laveran et Mesnil	щука
<i>Tr. scardinii</i> Brumpt	красноперка
<i>Tr. tincae</i> Laveran et Mesnil	лещ
<i>Cryptobia abramidis</i> Brumpt	белуга, шип, осетр, севрюга
<i>Cr. acipenseris</i> (Lewaschow)	сазан
<i>Cr. cyprini</i> Plehn.	лещ
<i>Cr. keisselitzi</i> Minchin	щука
<i>Cr. guerneorum</i> Minchin	налим
<i>Ocmitus truttae</i> Schmidt	налим
<i>Costia necatrix</i> (Henneguy)	сазан, судак

#### Класс SPOROZOA

<i>Eimeria carpeli</i> Leger et Stankovitch	лещ, сазан
<i>E. percae</i> Rivier	окунь
<i>E. pigra</i> Leger et Bory	красноперка
<i>E. schulmani</i> Kulemina	язь
<i>E. stankovitchi</i> Pinto	лещ
<i>Haemogregarina acipenseris</i> Nawrotzky	стерлядь
<i>H. esoci</i> Nawrotzky	щука
<i>Hepatooon ninae</i> Kohl-Jakimoff Jakimoff	щука

#### Класс CNIDOSPORIDIA

<i>Myxidium lieberkuhni</i> Bütschli	щука
<i>M. macrocapsularis</i> Auerbach	синец, карась
<i>M. pfeifferi</i> Auerbach	серушка, елец, язь
<i>M. rhodei</i> Leger	плотва
<i>Zschokkella costata</i> Kaschkovsky	плотва
<i>Z. nova</i> Klokacewa	чеховь
<i>Sphaerospora carassii</i> Kudo	карась
<i>S. cristata</i> Schulman	налим
<i>S. poljanskii</i> Kulemina	плотва

<i>S. sapae</i> Donec	лещ
<i>Chloromyxum cristatum</i> Leger	уклея
<i>Ch. dubius</i> Auerbach	налим
<i>Ch. esocinum</i> Dogiel	щука
<i>Ch. fluviatile</i> Thelohan	густера
<i>Ch. legeri</i> Tauraine	плотва, сазан
<i>Ch. mucronatum</i> Gurley	налим
<i>Myxobilatus legeri</i> (Cepede)	налим, лещ
<i>Myxosoma anurus</i> (Chon)	щука
<i>M. branchialis</i> (Markewitsch)	вобла
<i>M. dujardini</i> Thelohan	плотва
<i>M. multiplicata</i> (Reuss)	язь
<i>Myxobolus albovi</i> Krassilnicowa	красноперка, язь
<i>M. carassii</i> Klokaceva	язь, карась
<i>M. cyprini</i> Doflein	плотва, голавль, елец
<i>M. cyrculus</i> (Achmerov)	карась, сазан, тарань
<i>M. cyprinicola</i> Reuss	сазан
<i>M. dogieli</i> I. et B. Bychowsky	язь, густера, лещ, белоглазка
<i>M. dispar</i> Thelohan	15 видов рыб
<i>M. diversicapularis</i> Sluchai	плотва, карась
<i>M. ellipsoides</i> Thelohan	многие виды карповых
<i>M. gigas</i> Auerbach	язь, уклея, чехонь
<i>M. grandis</i> Kulemina	язь
<i>M. kubanicum</i> I. et B. Bychowsky	жерех
<i>M. lobatus</i> Dogiel	чехонь
<i>M. mülleri</i> Bütschli	карповые рыбы
<i>M. macrocapsularis</i> Reuss	карповые рыбы
<i>M. muscoli</i> Keysselitz	серушка, линь, белоглазка
<i>M. magnus</i> Awerinzew	ерш
<i>M. marginatus</i> Kulemina	плотва
<i>M. nemeceki</i> Schulman	язь, жерех
<i>M. oviformis</i> Thelohan	голавль, жерех, линь
<i>M. obesus</i> Gyrley	плотва
<i>M. permagnus</i> Wegeneri	окунь
<i>M. pseudodispar</i> Gorbunova	плотва, лещ, густера
<i>M. rotundus</i> Nemecezek	лещ
<i>M. sandrae</i> Reuss	судак, берш, ерш
<i>M. scardini</i> Reuss	плотва
<i>M. schulmani</i> Donec	белоглазка, лещ
<i>M. thelohanellus</i> Schulman et Wichrova	карась
<i>Heneguya creplini</i> (Gurley)	окунь
<i>H. gigantea</i> Nemecezek	судак
<i>H. lobosa</i> (Cohn)	щука, окунь, ерш
<i>H. oviperda</i> (Cohn)	щука
<i>H. pserospermica</i> Thelohan	щука, судак, окунь
<i>H. schizura</i> (Gurley)	щука
<i>Thelohanellus furmanni</i> (Auerbach)	плотва
<i>T. oculi-leuciscii</i> (Trojan)	язь
<i>T. pyriformis</i> (Thelohan)	лещ
<i>Glugea anomala</i> (Moniez)	налим
<i>G. hertwigi</i> Weissenberg	окунь
<i>G. luciopercae</i> Dogiel	воляжская сельдь, судак, елец, окунь
<i>Plistophora acerinae</i> Vaney et Conte }	ерш
<i>Cocconema Sulci</i> Rasin	стерлядь

#### Класс CILIATA

<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> Fouquet	более 20 видов рыб
<i>Chilodonela cyprini</i> Moroff	щип, осетр, лещ, ерш
<i>Tripartiella alburni</i> (Voytek)	уклея
<i>T. carassii</i> (Dogiel)	карась
<i>T. copiosa</i> (Lom)	плотва, уклея
<i>T. incisa</i> (Lom)	лещ
<i>Trichodina domerguei</i> (Wallengren)	колюшка, голянь
<i>T. domerguei</i> f. <i>acuta</i> Lom	язь, густера
<i>T. domerguei</i> f. <i>esocis</i> Lom	щука
<i>T. nigra</i> Lom	плотва, уклея
<i>T. pediculus</i> Ehrenberg	окунь, язь
<i>T. polycirra</i> Lom	плотва
<i>T. reticulata</i> Birschman et Partsch	карась
<i>T. urinaria</i> Dogiel	окунь
<i>Trichodinalla epizootica</i> (Raabe)	окунь, налим

Класс SUCTORIA

*Trichophrya intermedia* Prost

окунь, язь, светок

COELENTERATA

*Polypodium hydriforme* Ussov

осетр, стерлядь

PLATHELMINTHES

Класс MONOGENOIDEA

<i>Dactylogyrus affinis</i> Bychowsky	усач
<i>D. alatus</i> Linstow	укляя
<i>D. amphibothrium</i> Wagener	ерш
<i>D. anchoratus</i> (Dujardin)	карась, сазан
<i>D. auriculatus</i> Nordmann	лещ
<i>D. caballeroi</i> Prost	плотва
<i>D. chondrostomi</i> Malewitszkaya	подуст
<i>D. chranilowi</i> Bychowsky	сипец
<i>D. cordus</i> Nybelin	елец
<i>D. cornu</i> Linstow	плотва, серушка, вобла
<i>D. cornoides</i> H. Glaser et A. Gussev	густера
<i>D. crassus</i> Kulwicz	карась
<i>D. crucifer</i> Wagener	плотва, вобла
<i>D. cryptomeris</i> Bychowsky	пескарь
<i>D. difformis</i> Wagener	красноперка
<i>D. difformoides</i> H. Glaser et A. Gussev	красноперка
<i>D. dirigerus</i> Gussev	подуст
<i>D. distinguendus</i> Nybelin	густера
<i>D. dilkeiti</i> Bychowsky	карась
<i>D. ergensi</i> Molnar	подуст
<i>D. extensus</i> Mueller et Van Cleave	сазан
<i>D. falcatus</i> Wedl	лещ
<i>D. fallax</i> Wagener	плотва, лещ, густера
<i>D. formosus</i> Kulwicz	карась
<i>D. fraternus</i> Wegener	укляя
<i>D. haplogonus</i> Bychowsky	рыбец
<i>D. hemiamphibothrium</i> Ergens	ерш
<i>D. inexpectatus</i> Izjumowa	карась
<i>D. intermedius</i> Wegener	карась
<i>D. kulwieci</i> Bychowsky	усач
<i>D. linstowi</i> Bychowsky	усач
<i>D. macracanthus</i> Wegeneri	лещ
<i>D. micracanthus</i> Nybelin	плотва
<i>D. minor</i> Wagener	укляя
<i>D. nanus</i> Dogiel et Bychowsky	плотва, вобла
<i>D. nanoides</i> Gussev	голавль
<i>D. parvus</i> Wegener	укляя
<i>D. propinquus</i> Bychowsky	белоглазка
<i>D. ramulosus</i> Malewitszkaja	язь
<i>D. rarissimus</i> Gussev	плотва
<i>D. robustus</i> Malewitszkaja	язь
<i>D. similis</i> (Wegener)	плотва, густера
<i>D. simplicimalleata</i> Bychowsky	чехонь
<i>D. succicus</i> Nybelin	плотва
<i>D. sphyrna</i> Linstow	плотва, густера
<i>D. tuba</i> Linstow	елец, язь, жерех
<i>D. vastator</i> Nybelin	карась, сазан
<i>D. volgensis</i> Gussev	густера
<i>D. wegeneri</i> Kulwicz	карась
<i>D. wunderi</i> Bychowsky	лещ
<i>D. zandti</i> Bychowsky	лещ
<i>Pseudacolpenteron pavlovskii</i> Bychowsky	сазан
<i>Ancyrocephalus cruciatus</i> (Wedl)	вьюн
<i>A. gussevi</i> Doncov	берш
<i>A. percae</i> Ergens	окунь
<i>A. paradoxus</i> Creplin	судак, берш, окунь
<i>Ancylodiscoides siluri</i> (Zandt)	сом
<i>A. vistulensis</i> (Sivak)	сом

*A. magnus* Bychowsky et Nagibina  
*Nitzschia sturionis* (Abeldgaard)  
*Tetraonchus monenteron* Diesing  
*Gyrodactylus cernuae* (Malmberg)  
*G. cobitis* Bychowsky  
*G. katharineri* Malmberg  
*G. latus* Bychowsky  
*G. luciopercae* Gussev  
*G. medius* Kathariner  
*G. lucii* Kulakovskaja  
*G. prostae* Ergens  
*G. elegans* Nordmann  
*Diclybothrium armatum* Leuckart  
*Mazocreas alosae* Hermann  
*Diplozoon paradoxum* Nordmann  
*D. homoion* Bychowsky et Nagibina  
*D. megan* Bychowsky et Nagibina  
*D. pavlovskii* Bychowsky et Nagibina  
*D. gussevi* Gläser

сом  
 осетровые рыбы  
 щука  
 ерш  
 щиповка  
 карась, сазан  
 щиповка  
 судак  
 сазан, крась  
 щука  
 укляя  
 сазан  
 белуга, стерлядь, осетр, севрюга  
 сельдь волжская  
 лещ  
 плотва, тарань, вобла  
 язь  
 жерех  
 густера

#### Класс CESTOIDEA

*Amphilina foliacea* (Rud.)  
*Caryophyllaeus fimbriiceps* Annenkova-Chlo-  
 pina  
*C. laticeps* (Pallas)

*Biacetabulum appendiculatum* (Szidat)  
*Caryophyllacides fennica* (Schneider)

*Khawia rossittensis* (Szidat)  
*Cyatocephalus truncatus* (Pallas)  
*Triacnophorus crassus* Forell

*T. nodulosus* (Pallas)

*T. meridionalis* Kuperman  
*Bothrimonus fallax* Lühe  
*Eubothrium acipenserinum* Cholodkovsky  
*E. rugosum* (Batsch)  
*E. crassum* Bloch  
*Ligula colymbi* Zeder  
*L. intestinalis* (L.)  
*Digramma interrupta* (Rud)  
*Diphyllobothrium latum* (L.)  
*Proteocephalus cernuae* (Gmelin)  
*P. gobiorum* Dogiel et Bychowsky  
*P. dubius* La Rue  
*P. osculatus* (Goeze)  
*P. percae* (Müller)  
*P. skorikowi* (Linstow)  
*P. torulosus* (Batsch)  
*P. exiguus* La Rue  
*Silurotaenia siluris* Batsch  
*Paradilepis scolecina* Rud  
*Cysticercus cryptorhynchus cheilancristotus*  
 Wedl

белуга, шип, стерлядь, осетр, севрюга  
 сазан  
 тарань, вобла, густера, лещ, плотва, сипец,  
 белоглазка  
 лещ  
 плотва, серушка, голавль, густера, красно-  
 перка, лещ  
 карась  
 лососевые  
 половозрелые у щуки, плероцеркоиды у ло-  
 сосовых и сиговых  
 плероцеркоиды у окуня, налима, су-  
 дака, сома; половозрелые у щуки.  
 щука  
 севрюга, осетр  
 севрюга  
 налим  
 лосось каспийский  
 щиповка  
 лещ, плотва, вобла, уклейка, густера  
 лещ  
 щука, сом, налим, судак, окунь, ерш  
 ерш, окунь  
 бычок головач  
 налим  
 сом  
 щука, судак, налим, берш, ерш, окунь  
 стерлядь, севрюга  
 укляя, белоглазка, сипец, чехонь  
 снеток  
 сом  
 чехонь  
 сельдь, язь, красноперка, дшнь

#### Класс TREMATODA

*Aspidogaster limacoides* Dies.  
*Bucephalus polymorphus* Baer }  
*Rhipidocotyle illense* Ziegler }  
*Rh. kovalae* Kulakovskaja  
*Allocreadium isoporum* Loose  
*A. dogieli* Kowal  
*A. transversale* Rud.  
*Sphaerostoma bramae* Müller  
*Crepidostomum auriculatum* (Wedl)  
*C. farionis* Müller

карповые  
 сом, судак, берш, щука, налим, карповые  
 берш, окунь, ерш, плотва  
 карповые рыбы  
 густера  
 язь, щиповка  
 плотва, язь, голавль, густера, лещ, бело-  
 глазка  
 стерлядь  
 белорыбица

*Bunodera luciopercae* Müller  
*Asymphyllodora kubanicum* Issaitschikoff  
*A. imitans* Mühling  
*A. markewitschi* Kulakowskaja  
*A. tincae* Modeer  
*Parasymphyllodora parosquamosa* Kulakova  
*Azygia lucii* Müller  
*Orientocreadium siluri* Bychowsky et Dubinina  
*Scrjabinopsolus acipenseris* Ivanov  
*Phyllodistomum angulatum* Linstow  
*Ph. elongatum* Nybelin  
*Ph. folium* Olfers  
*Ph. pseudofolium* Nybelin  
*Ph. simile* Nybelin  
*Bunocotyle cingulata* Odhner  
*Sanguinicola inermis* Plehn  
*S. intermedia* Ejsmont  
*S. volgensis* Razin  
*Echinochasmus perfoliatus* Ratz  
*Opisthorchis felineus* Rivolta  
*Pseudamphistomum truncatum* Rud  
*Opisthorchidae* g. sp.  
*Metorchis albidus* Braun  
*M. intermedius* Looss  
*Ascocotyle coleostoma* Loos  
*Clinostomum complanatum* Rud  
  
*Euclinostomum heterostomum* Rud  
*Echinostomatidae* g. sp. Dogiel et Bychowsky  
*Apharyngostrigea cornu* Leger  
  
*Bolboforus confusus* Krause  
*Tylodelphys attenuata* (Baryscheva)  
*T. podicipina* Kozicka et Niwiadowska  
*Diplostomum clavatum* Nordmann  
*D. spathaceum* Rud.  
*D. baeri* Dubois  
*D. erythrophthalmi* (Schigin)  
*D. gobiorum* Schigin  
*D. indistinctum* (Gyberlet)  
*D. mergi* Dubois  
*D. paraspathaceum* Schigin  
*Neascus brevicaudatus* Nordmann  
*Posthodiplostomum cuticola* Nordmann  
*Hysteromorpha triloba* Rub  
*Paracoenogonimus ovatus* (Katsurada)  
*Neodiplostomum pseudattenuatum* Dubois  
*Apatemon cobitidis* proterorhini Vojtek  
*Cotylurus communis* (Hughes)  
*C. pileatus* (Rudolphi)  
*C. platycephalus* (Creplin)  
*C. erraticus*

судак, берш, окунь, ерш  
лещ  
вобла, голавль, язь, красноперка  
язь, густера  
плотва, линь, укляя, густера, белоглазка  
плотва, лещ, язь, густера  
щука, судак, берш, окунь  
сом, белуга, стерлядь, осетр, севрюга  
  
белуга, стерлядь, осетр, севрюга  
судак, берш  
плотва, вобла, лещ, красноперка  
щука  
ерш  
ерш, бычок  
сом  
сазан  
карась  
язь, чехонь  
карповые рыбы  
плотва, белоглазка, вобла, язь, тарань  
серушка, язь  
карповые  
вобла, лещ, белоглазка, синец, чехонь  
вобла, укляя, лещ  
сазан  
красноперка, укляя, лещ, густера, окунь,  
чехонь  
лещ, щука, серушка, укляя, красноперка  
синец, чехонь, щиповка, сом, окунь, ерш  
вобла, язь, красноперка, густера, лещ,  
белоглазка, сазан  
язь, красноперка, жерех, лещ, густера  
окунь, щука, палим  
палим  
многие виды рыб  
многие виды рыб  
окунь, ерш, судак  
красноперка  
бычок-головач  
язь, ерш, палим  
чехонь, лещ, синец, жерех  
лещ, язь, сом, линь  
голавль, синец, красноперка, окунь  
18 видов рыб  
более 20 видов рыб  
более 20 видов рыб  
красноперка, линь, густера  
бычок  
лещ, синец, ерш  
ерш, лещ, густера, щука  
ерш, судак, окунь  
светок

## N E M A T H E L M I N T H E S

### Класс NEMATODA

*Raphidascaris acus* Bloch  
*Contracaecum bidentatum* (Linstow)  
*C. siluri-glanidis* (Linstow)  
*C. squalii* (Linstow)  
*C. sp. larva*  
*Porrocaecum reticulatum* (Linstow)  
*Goezia ascaroides* (Goeze)  
*Ichthyobronema gnedini* (Sudarikov et Savina)  
*Rhabdochona denudata* Dujardin  
*Ascarophis ovotrichuria* Skrjabin

более 25 видов рыб  
островые рыбы  
жерех, сом, окунь, ерш  
18 видов рыб  
голавль, белоглазка  
осетр, судак, окунь, сазан, жерех, чехонь  
чехонь  
палим  
щука, плотва, язь, жерех, лещ, укляя  
стерлядь, осетр, севрюга

Cyclozone acipenserina Dogiel  
 Camallanus lacustris (Zoega)  
 C. truncatus (Rud)  
 Cucullanus sphaerocephalus (Rud)  
 Philometroides rischta Skrjabin  
 Ph. ovata (Zeder)  
 Ph. abdominalis Nybelin  
 Ph. intestinalis Dogiel et Bychowsky  
 Ph. sanguinea Rud  
 Skrjabillanus tincae Schigin et Schigina  
 Cystoopsis acipenseris Wagener  
 Capillaria brevispicula Linstow  
 C. lewaschoffi Heinze  
 C. tomentosa (Dujardin)  
 C. tuberculata Linstow  
 C. leucisci Hesse  
 Eustrogyliodes excisus Jägerskiöld.  
 E. mergorum Rud  
 Agamonema sp.  
 Agamospirura sp. Dogiel et Bychowsky  
 Diotrophyme sp. Collet-Mygret  
 Anisakis sp. Saidov  
 Desmidocercella numidica Yorke et Maplestone

стерлядь, осетр, севрюга  
 щука, язь, жерех, сом, налим, судак,  
 берш, окунь, ерш  
 щука, голавль, елец, сом, судак, ерш, окунь  
 белуга, стерлядь, осетр, севрюга  
 подуст, лещ, синец  
 вобла, жерех, лещ, синец, чехонь  
 лещ, чехонь  
 красноперка  
 карась  
 линь  
 стерлядь  
 вобла, язь, жерех, чехонь, карась, сом, берш  
 чехонь  
 жерех, чехонь  
 шип, стерлядь, осетр, севрюга  
 голяш  
 белуга, стерлядь, осетр, щука, жерех, сом,  
 язь  
 щука, жерех, сом, берш, окунь, ерш  
 стерлядь, осетр, язь, линь, синец, чехонь,  
 карась, сом, берш, судак  
 судак, сом, язь  
 жерех  
 язь, сельдь, черноспинка, вобла, жерех  
 судак, берш, чехонь, лещ

#### Класс ACANTHOCEPHALA

Neoechinorhynchus rutili Müller  
 Pseudoechinorhynchus clavula Dujardin  
 Acanthocephalus anguillae Müller  
 A. lucii (Müller)  
 Leptorhynchoides plagicephalus Westrumo  
 Pomphorhynchus laevis (Müller)  
 Corynosoma strumosum (Rud.)  
 C. semerme (Forssell)

густера, лещ, плотва  
 осетр, язь, жерех, сом, чехонь, судак,  
 налим  
 около 20 видов рыб  
 щука  
 белуга, стерлядь, осетр  
 более 20 видов рыб  
 ряпушка  
 снеток

#### A N N E L I D A

##### Класс HIRUDINEA

Piscicola volgensis Zykoff  
 P. geometra (L.)  
 Cystobranchus fasciatus Kollar  
 C. mammillatus (Malm)  
 Hemiclepsis marginata (O. F. Müller)

шип, стерлядь, осетр  
 многие виды рыб  
 сом  
 налим  
 осетр, севрюга, сазан

#### M O L L U S C A

##### Класс LAMELLIBRANCHIA

Unio larva sp.  
 Anodonta larva sp.

более 30 видов рыб  
 более 20 видов рыб

#### A R T H R O P O D A

##### Класс CRUSTACEA

Ergasilus briani Markewitsch  
 E. sieboldi Nordmann  
 Caligus lacustris Steenstrup et Lütken

20 видов рыб  
 20 видов рыб  
 вобла, укляя, плотва, серушка, язь, жерех,  
 красноперка, подуст, густера, лещ, че-  
 хонь

Lamproglena pulchella Nordmann  
Lernaea cyprinacea Linne  
L. esocina Burmeister  
Achtheres percarum Nordmann  
Pseudotracheiastes stellatus (Mayer)  
P. stellifer (Kollar)  
Tracheiastes maculatus Kollar  
Tr. polycolpus Nordmann  
Argulus coregoni Thorell  
Ar. foliaceus (Linne)

плотва, серушка, язь, жерех, красноперка,  
подуст, густера, лещ, чехонь  
18 видов рыб  
щука  
окунь, судак, берш  
осетровые  
сом  
густера, белоглазка, синец  
плотва, язь, голавль, жерех, берш  
укля, густера, жерех, сом, осетр, бело-  
рыбца  
более 20 видов рыб

Введение . . . . .	
I. Физико-географическая характеристика бассейна . . . . .	
Общие сведения . . . . .	
Климат . . . . .	
Геологическое строение и рельеф . . . . .	
Гидрография водосбора . . . . .	
II. Палеогеография водосбора . . . . .	
III. Гидрологический режим . . . . .	
Сток . . . . .	
Водный баланс . . . . .	
Уровень . . . . .	
Течения . . . . .	
Волнение . . . . .	
Грунты . . . . .	
Мутность . . . . .	
Прозрачность . . . . .	
Температура . . . . .	
Ледовый режим . . . . .	
Водные массы . . . . .	
IV. Гидрохимический режим . . . . .	
Солевой состав . . . . .	
Кислородный режим . . . . .	
Биогенные элементы . . . . .	
Органическое вещество . . . . .	
V. Микрофлора . . . . .	
Общее количество бактерий в воде . . . . .	
Производства бактериальной биомассы . . . . .	
Время генерации бактерий . . . . .	
Биомасса бактерий . . . . .	
Производства бактерий . . . . .	
Численность бактерий в донных отложениях . . . . .	
Сапрофитные бактерии . . . . .	
Темновая ассимиляция CO <sub>2</sub> . . . . .	
Деструкция органического вещества . . . . .	
Интенсивность бактериальных процессов круговорота азота и серы . . . . .	
VI. Водоросли . . . . .	
Фитопланктон . . . . .	
Общая характеристика сапробиости каскада волжских водохранилищ по видовому составу и численности индикаторных видов фитопланктона . . . . .	
Микрофитобентос . . . . .	
Первичная продукция фитопланктона . . . . .	



	Стр.
VII. Беспозвоночные . . . . .	153
Зоопланктон . . . . .	153
Доминирующие комплексы и их распределение по водохранилищам	155
Горизонтальное распределение . . . . .	158
Сезонная динамика численности . . . . .	161
Вертикальное распределение и суточные миграции . . . . .	169
Воздействие на зоопланктон антропогенных факторов . . . . .	173
Оценка различных водохранилищ по биомассе и продукции зоопланктона . . . . .	175
Простейшие . . . . .	179
Зообентос и другие беспозвоночные, связанные с субстратом . . . . .	182
Бентос Волги до зарегулирования . . . . .	182
Бентос Волги после зарегулирования . . . . .	187
Микробентос . . . . .	199
Планктобентос . . . . .	199
Животные обрастания, или эпбиозы . . . . .	200
Сырton . . . . .	201
Вертикальные миграции . . . . .	202
VIII. Жизнь прибрежной зоны . . . . .	203
Гидрофильная растительность . . . . .	203
Формирование растительности водохранилищ . . . . .	204
Фауна прибрежной зоны водохранилищ . . . . .	221
IX. Ихтиофауна . . . . .	228
Видовой состав ихтиофауны и экологические группы рыб . . . . .	228
Распределение и миграции рыб . . . . .	234
Динамика численности и уловы рыбы . . . . .	239
Рыбное хозяйство Волги . . . . .	245
X. Паразитофауна рыб Волги и волжских водохранилищ . . . . .	248
XI. Биогеография Волги . . . . .	253
Арктическая фауна . . . . .	253
Пресноводная фауна . . . . .	254
Каспийская фауна . . . . .	255
Акклиматизация . . . . .	263
XII. Народнохозяйственное использование Волги и водохранилищ Волюско-Камского каскада . . . . .	265
Заключение . . . . .	270
Литература . . . . .	274
Приложение . . . . .	298
СОСТАВ ФЛОРЫ И ФАУНЫ ВОЛГИ . . . . .	298
ВОДОРОСЛИ (Г. В. Кузьмин) . . . . .	299
ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ (В. А. Экзерцев, Л. И. Лисицына) . . . . .	314
ПРОСТЕЙШИЕ . . . . .	318
Класс Жгутиковые (Б. Ф. Жуков) . . . . .	318
Класс Саркодовые (Н. В. Мамаева) . . . . .	319
Класс Ресничные (Н. В. Мамаева) . . . . .	319
Класс Сосущие (Н. В. Мамаева) . . . . .	321
ГУБКИ (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	321
КШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	321
ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ . . . . .	322
Класс Ресничные черви (В. Г. Гагарин) . . . . .	322
ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ . . . . .	322
Класс Круглые черви (В. Г. Гагарин) . . . . .	322
Класс Коловратки (Н. А. Дзюбан, И. К. Ривьер, В. П. Столбунова) . . . . .	325
Класс Брюхохоресничные (В. Г. Гагарин) . . . . .	327
КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ . . . . .	328
Класс Многощетниковые (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	328
Класс Малощетниковые (В. П. Семерной) . . . . .	328
Класс Пиявки (В. И. Митропольский) . . . . .	328
МОЛЛЮСКИ . . . . .	329
Класс Брюхоногие (В. И. Митропольский) . . . . .	329
Класс Двустворчатые (В. И. Митропольский) . . . . .	329

	Стр.
ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	330
ЧЛЕНИСТОНОГИЕ . . . . .	330
Класс Ракообразные . . . . .	330
Подкласс Листоногие (ветвистоусые) (Н. А. Дзюбан, И. К. Ривьер, В. Н. Столбунова) . . . . .	330
Подкласс Веслоногие (П. А. Дзюбан, И. К. Ривьер, В. Н. Столбунова) . . . . .	331
Подкласс Карповые вши (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	332
Подкласс Ракушковые (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	332
Подкласс Высшие ракообразные (Ф. Д. Мордухай-Болтовской) . . . . .	333
Класс Паукообразные (П. В. Тузовский) . . . . .	333
Класс Насекомые . . . . .	335
Отряд Стрекозы (В. М. Тарапова) . . . . .	335
Отряд Поденки (В. М. Тарапова) . . . . .	336
Отряд Ручейники (В. М. Тарапова) . . . . .	336
Отряд Двукрылые (А. И. Шилова) . . . . .	337
Класс Тихоходки (В. Г. Гагарин) . . . . .	339
ХОРДОВЫЕ . . . . .	339
Класс Круглоротые (А. Г. Поддубный) . . . . .	339
Класс Рыбы (А. Г. Поддубный) . . . . .	339
ПАРАЗИТЫ РЫБ (Н. А. Изюмова) . . . . .	341

# Волга и ее жизнь

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская  
Художник Я. В. Таубвурцель  
Технический редактор З. А. Соловьева  
Корректоры И. П. Кизим, Г. И. Суворова и Т. Г. Эдельман

ИБ № 8475

Сдано в набор 12.06.78. Подписано к печати 18.09.78. М-20530. Формат 70×1081/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная новая. Печать высокая. Печ. л. 22+2 вкл. (1/4 печ. л.)=31,15 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 28,45. Тираж 1450. Изд. № 6719. Тип. зак. № 471. Цена 4 р. 80 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

---

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства  
«Наука»  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»

можно предварительно заказать в магазинах конторы «Академкнига»

*Адреса и почтовые индексы магазинов:*

480091 **Алма-Ата**, ул. Фурмапова, 91/97  
370005 **Баку**, ул. Джапаридзе, 13  
320005 **Днепропетровск**, пр. Гагарина, 24  
734001 **Душанбе**, пр. Ленина, 95  
375009 **Ереван**, ул. Тумаяна, 31  
664033 **Иркутск**, ул. Лермонтова, 289  
252030 **Киев**, ул. Ленина, 42  
252142 **Киев**, пр. Вернадского, 79  
252030 **Киев**, ул. Пирогова, 4  
277001 **Кишинев**, ул. Пирогова, 28  
343900 **Краматорск** (Донецкой обл.), ул. Марата, 1  
660049 **Красноярск**, пр. Мира, 84  
443002 **Куйбышев**, пр. Ленина, 2  
192104 **Ленинград**, Д-120, Литейный пр., 57  
199164 **Ленинград**, В-164, Таможенный пер., 2  
199004 **Ленинград**, В-4, 9 линия, 16  
220072 **Минск**, Ленинский пр., 72  
103009 **Москва**, ул. Горького, 8  
117312 **Москва**, ул. Вавилова, 55/7  
630076 **Новосибирск**, Красный пр., 51  
630090 **Новосибирск**, Академгородок, Морской пр., 22  
142292 **Пушино** (Московской обл.), «Академкнига»  
620151 **Свердловск**, ул. Мамла-Сибиряка, 137  
700029 **Ташкент**, ул. Ленина, 73  
700100 **Ташкент**, ул. Шота Руставели, 43  
700187 **Ташкент**, ул. Дружбы народов, 6  
634050 **Томск**, наб. реки Ушайки, 18  
450059 **Уфа**, ул. Р. Зорге, 10  
720001 **Фрунзе**, бульв. Дзержинского, 42  
310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6

*Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:*

117192 Москва, Мичуринский пр., 42

Магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»

197110 Ленинград, Петрозаводская ул., 7

Магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига»

## **Волга и ее жизнь**

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. М. Маковская

Художник Я. В. Таубурцель

Технический редактор З. А. Соловьёва

Корректоры И. И. Кизим, Г. И. Суворова и Т. Г. Эдельман

ИБ № 8475

Сдано в набор 12.06.78. Подписано к печати 18.09.78. М-20530. Формат 70×1081/16. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная новая. Печать высокая. Печ. л. 22+2 вкл. (1/4 печ. л.)=31,15 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 28,45. Тираж 1450. Изд. № 6719. Тип. зак. № 471. Цена 4 р. 80 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

---

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства  
«Наука»  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12