

Государственная публичная научно-техническая библиотека
Институт водных и экологических проблем
Сибирское отделение РАН

Серия «Экология»

Издается с 1989 г.

Выпуск 88

Н.И. Ермолаева

**ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ.
ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
ЗООПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ**

Аналитический обзор

Новосибирск, 2008

ББК 28.082

Ермолаева, Н. И. Водные экосистемы. Особенности формирования зоопланктона водохранилищ = Water ecosystems. Peculiarities of zooplankton formation in reservoirs: аналит. обзор / Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук ; Ин-т вод. и экол. проблем Сиб. отд-ния Рос. акад. наук. – Новосибирск : ГПНТБ СО РАН, 2008. – 69 с. – (Сер. Экология. Вып. 88).

ISBN 978-5-94560-144-4

Рассматриваются основные закономерности формирования зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища и их особенности по сравнению с другими крупными водохранилищами Сибири. Проведен сравнительный анализ видового и доминантного состава зоопланктона сибирских водохранилищ, достигших стадии стабилизации режима, отмечены признаки сходства и отличия. Замедленным процессом формирования зоопланктонных ценозов Новосибирское водохранилище похоже на другие водохранилища Сибири при значительных различиях в видовом составе (коэффициент общности по Серенсену не превышает 46%). Общие для всех водохранилищ виды принадлежат к широкораспространенным палеарктам или космополитам. Новосибирское водохранилище характеризуется большим разнообразием прибрежных и прибрежно-фитофильных форм, отсутствующих в других крупных водохранилищах Сибири.

Обзор предназначен для специалистов, занимающихся проблемами водных экосистем.

Main regularities of zooplankton community formation in the Novosibirsk reservoir and their peculiarities in comparison with other large Siberian reservoirs are considered. A comparative analysis of zooplankton specific and dominant differences in Siberian reservoirs, having reached the stage of stable regime is made, their peculiarities and common features are revealed. The Novosibirsk reservoir is like other Siberian reservoirs by slow zooplankton cenosis formation, but differs in species structure (Senerssen's community coefficient doesn't exceed 46%). Common for all reservoirs species belong to widely-spread palearts or cosmopolitans. Novosibirsk reservoir is characterized by a great variety of coastal and coastal-philothophil forms lacking in other large Siberian reservoirs.

The review is for specialists dealing with the problems of water eco-systems.

Ответственный редактор д-р биол. наук П.А. Попов

Обзор подготовлен к печати д-ром пед. наук О.Л. Лаврик
канд. пед. наук Т.А. Калюжной
канд. пед. наук Л.Б. Шевченко
Г.С. Саловой

ISBN 978-5-94560-144-4 © Государственная публичная научно-техническая библиотека Сибирского отделения Российской академии наук (ГПНТБ СО РАН), 2008

ВВЕДЕНИЕ

Зоопланктон является одним из важнейших функциональных звеньев в экосистеме любого водоема. Его состав, структура и уровень развития определяют направление и интенсивность потока вещества и энергии в водотоках и водоемах. Многие планктонные животные совершают вертикальные миграции, что способствует переносу вещества на глубины. Зоопланктонные организмы преимущественно по типу питания являются фильтраторами и седиментаторами. Они выполняют роль природных биофильтров, активно влияют на формирование качества воды. В зависимости от типа экосистемы и обилия зоопланктона суточная фильтрационная активность этих животных может составить от 9 до 90% объема водоема [11]. Фильтраторы зоопланктона – важнейшее звено пастбищной пищевой цепи в экосистеме, главные потребители первичной продукции. Также зоопланктон является хорошим кормовым объектом для зообентоса и рыб. Знание структурно-функциональных характеристик зоопланктона позволяет использовать его как систему биоценотического уровня в индикационных целях при диагностике состояний экосистем как стадий их естественного развития и при оценке изменений этого процесса под влиянием антропогенных факторов.

В обзоре на основе литературных данных за более чем 40-летний период рассматриваются основные закономерности формирования зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища и их особенности по сравнению с другими крупными водохранилищами Сибири. Проведен сравнительный анализ видового и доминантного состава зоопланктона сибирских водохранилищ, достигших стадии стабилизации режима, отмечены признаки сходства и отличия.

1. ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Изучение зоопланктона водохранилища имеет ряд специфических особенностей по сравнению с изучением естественных водоемов. В естественных водоемах существует определенный уровень стабильности, установившийся в течение длительного времени гидробиологический режим, сукцессионные сдвиги происходят очень медленно, наблюдаемые долговременные периодические флуктуации связаны, как правило, с периодичностью абиотических процессов. Информация о состоянии таких водных экосистем сохраняет свою актуальность длительное время при условии отсутствия антропогенного прессинга [67].

Все существующие на настоящий момент крупные водохранилища – это молодые экосистемы, которые существуют десятки лет, их гидробиологический режим находится в состоянии становления. Особенности формирования нового населения водоема различаются в разных зонах и часто являются весьма индивидуальными для каждого водохранилища. Особенности уровня режима (наполнение и сработка), антропогенное воздействие и другие факторы не дают гидробиологическому режиму стабилизироваться в полной мере. Однако существует ряд общих закономерностей, которые мы попробуем рассмотреть.

При зарегулировании рек и образовании водохранилищ изменяется целый ряд факторов среды, водоем приобретает иной облик, происходит становление нового растительного и животного населения водоема. Важнейшим фактором является изменение скорости течения, которое в водохранилищах, по сравнению с рекой, значительно снижается, однако не исчезает совсем. Реофильные формы животных и растений заменяются лимнофильными. Для планктонных организмов снижение скорости водообмена играет особо важную роль, поскольку при интенсивном водообмене происходит вынос из водоема покоящихся стадий и яиц гидробионтов, что отражается на количественных показателях развития планктона.

Кроме того, в водохранилищах усиливается процесс накопления взвешенных веществ, донных отложений, меняется интенсивность вертикального перемешивания, изменяется прозрачность, гидрохимический и температурный режимы и т. д. Все это в совокупности зависит от интенсивности водообмена. При рассмотрении гидробиологического режима водохранилищ необходимо учитывать весь комплекс изменившихся факторов среды.

Увеличение площади акватории водоема приводит к росту суммарной продукции органического вещества, появившемся в новом водоеме, образовавшемся на месте реки. Валовое продуцирование органического вещества возрастает на порядок, что отражается на всех трофических уровнях.

При изменении динамики водных масс водоем распадается по горизонтали и вертикали на районы, значительно различающиеся по гидрологическому режиму. Появляются зоны открытых и закрытых прибрежий, мелководий, пелагическая зона, не свойственная реке и т. д.

Химический режим водохранилищ, особенно в первые годы после заполнения ложа, зависит от состава залитых почв и поступающих речных вод. Затопленные луговые почвы и растительность являются источниками органических веществ, на базе которых в водоеме развивается богатое растительное и бактериальное «население». В то же время, в результате гниения растительной массы в придонные слои воды поступают углекислый газ и сероводород. Поскольку в водохранилище перемешиваемость водных масс, по сравнению с рекой, резко замедляется, то устанавливается и устойчивая стратификация растворенных газов. Таким образом, в придонных слоях воды в первые годы после заполнения водохранилищ наблюдаются заморные явления, которые особенно опасны в зимний период, когда водоем покрыт льдом.

Температурный режим зависит как от сезонного прогревания вод, так и от степени проточности водоема и от ветрового перемешивания. В высокопроточных водохранилищах не наблюдается значимой температурной стратификации, температура напоминает таковую в реках даже в период наибольшего прогрева. В водохранилищах с режимом, близким к озерному, наблюдается и стратификация температуры, подобная озерной, которая однако может нарушаться при значительном ветровом перемешивании.

Ветровое перемешивание к тому же разрушает скопления планктона в поверхностных горизонтах, создавая новые скопления в новых зонах, выносит из донных слоев биогенные элементы, обогащая трофогенный слой и способствуя развитию планктонных организмов, либо напротив, повышает количество взвеси до такой степени, что у зоопланктонных организмов нарушается фильтрационный процесс, и развитие зоопланктонного сообщества замедляется [14, 45, 55].

Существует и ряд факторов длительного действия, таких как переработка берегов и грунтов в береговой зоне и на мелководьях, минерализация затопленных почв и луговой растительности, постепенный распад и исчезновение торфяников на участках затопленных болот, разложение и захоронение в грунтах затопленной древесины и т. д. Изменение в совокупности всех этих факторов приводит к соответствующим изменениям в количественных и качественных характеристиках сообществ гидробионтов и, в первую очередь, планктона, который особенно быстро реагирует на преобразования внешних условий.

Почти все сибирские водохранилища созданы на реках с большим числом пойменных водоемов, в которых формируются разнообразнейшие

биотопы с большой пестротой планктонного населения [28]. Зоопланктон водоемов, подвергающихся затоплению, отличается в значительной мере по видовому составу, доминантным формам, общему количеству видов, численности и биомассе. После образования водохранилища вместо большого количества биотопов (река и разные по величине проточные и непроточные водоемы) образуется новый водоем, в первое время лишенный макрофитной растительности, с более или менее однообразными условиями среды. В зависимости от конфигурации и уровня режима водохранилища происходит смена разнообразных ценозов зоопланктона водоемов заливаемой территории с разным набором ведущих форм на один комплекс, свойственный вновь образовавшемуся большому водоему озерного типа. Как правило, процесс формирования зоопланктона в водохранилищах проходит три стадии: 1) разрушение существовавших биоценозов и заселение водохранилища разнородным населением из их фрагментов; 2) массовое развитие рачков при высокой биомассе коловраток; 3) уменьшение видового разнообразия в результате выпадения фитофильных, ацидофильных и других экологических группировок. В результате складывается относительно монотонный лимнофильный комплекс с преобладанием ветвистоусых рачков и высокой общей биомассой зоопланктона [28, 58, 67].

Ведущими формами в водохранилищах, созданных на равнинных реках средних широт Европейской части России, становились: *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Brachionus calyciflorus*, *Polyarthra trigla*, *Euchlanis dilatata*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Daphnia longispina*, *D. hyalina*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *Leptodora kindtii* (иногда *Chydorus sphaericus*), *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Cyclops strenuous*, *Eudiaptomus graciloides*, *E. gracilis* [28–30].

Процесс формирования зоопланктона любого водохранилища считают закончившимся тогда, когда скорость его трансформации замедляется, а соотношение видов и форм становится более или менее постоянным [28, 30]. Формирование нового комплекса зоопланктона в водохранилищах Европы завершается, в основном, на второй–третий год после окончания заполнения водохранилища. Если процесс заполнения растянут на несколько лет, тогда замедляется и формирование зоопланктона [29, 58].

2. ОСОБЕННОСТИ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В динамике развития зоопланктонных сообществ разных водохранилищ наблюдаются существенные различия, обусловленные разницей в уровненом режиме, проточности, скорости водообмена, характере водотока или источнике водоснабжения.

Традиционно считается [28], что в водохранилищах, питающихся водой из рек или имеющих верховья речного характера, вдоль продольной оси водоема образуется ряд участков или экологических зон, различающихся степенью подпора воды, скоростями течения, глубинами, термикой, прозрачностью и рядом таких биологических факторов, как количество бактерий и водорослей. В связи с этим в таких водохранилищах по длине водоема наблюдается смена ценозов с разными ведущими формами. В водохранилищах, которые расположены в каскаде и имеют в своих верховьях другое водохранилище, толща воды вдоль всего водоема однородна, и по всему водоему преобладает сходный комплекс зоопланктона с некоторой свойственной планктону пятнистостью. Водохранилищам, питающимся из реки, свойственно нарастание биомассы зоопланктона по направлению к плотине, что является вполне закономерным явлением, поскольку в данном случае имеет место переход от более бедного речного потамопланктона к более богатому лимническому. Во внутрикаскадных водохранилищах такого четкого распределения не наблюдается [28].

С целью выявления особенностей формирования зоопланктонного сообщества в *Новосибирском водохранилище* автором предпринята попытка анализа собственных данных по Новосибирскому водохранилищу (с 1990 по 2003 г.) и аналогичной информации по другим крупным водохранилищам Сибири, а именно: Иркутскому, Братскому, Усть-Илимскому, Саяно-Шушенскому, Красноярскому, Вилуйскому и Хантайскому. Гидрологические параметры этих водохранилищ приведены в табл. 2.1. Видовой состав зоопланктона водохранилищ Сибири приведен в табл. 2.2.

Для анализа выбраны только водохранилища, относящиеся по классификации Г.Б. Мельникова (1966) к Обско-Енисейскому классу, совмещающие в себе признаки и равнинных, и горных водохранилищ в зависимости от того, на каком участке реки создано водохранилище. Вилуйское водохранилище принято в рассмотрение как наиболее близкое по гидрологическим и климатическим условиям к Хантайскому, расположенному за

Т а б л и ц а 2.1

Некоторые параметры крупных водохранилищ Сибири (Исаев, Карпова, 1980; Эдельштейн, 1998; Савкин В.М., 2000)

Параметр	Водохранилище							
	Иркутское *	Братское	Усть-Илимское	Саяно-Шушенское	Красноярское	Хантайское **	Вилуйское	Новосибирское
Название реки	Ангара	Ангара	Ангара	Енисей	Енисей	Хантайка	Вилуй	Обь
Годы заполнения	1956–1959	1961–1967	1974–1977	1978–1985	1967–1972	1970–1977	1965–1972	1957–1958
Площадь при НПУ, км ²	154,0	5 467	1 870	633,0	2 100	1 561	2 170	1 070
Объем при НПУ, км ³	2,1	169,7	59,4	29,1	73,3	23,5	35,9	8,8
Длина при НПУ, км	65,0	565,0	300,0	312,0	388,0	160,0	469,0	203,0
Глубина максимальная, м	35,0	150,0	94,0	222,0	101,0	60,0	80,0	20,0
Глубина средняя, м	13,6	32,6	31,0	113,0	37,0	11,25	8,0	7,0
Водообмен, в год	24–32	0,55	1,72	1,56	1,22	0,78	0,52	6,94
Максимальная температура, °С	17,0	22,4	26,8	24,0	20,0	16,0	21,6	24,0

* – без озера Байкал,

** – с озерами Хантайское и Малое Хантайское,

НПУ – нормальный подпорный уровень.

Т а б л и ц а 2.2

Видовой состав зоопланктона крупных водохранилищ Сибири [1–4, 6–13, 16, 18–27, 31, 32, 34, 35, 39–44, 48, 50, 52, 54, 59–66, 69–78, 80, 81, 83–90]

Группа и вид	Водохранилище							
	Иркутское	Братское	Усть-Илимское	Саяно-Шушенское	Красноярское	Вилуйское	Хантайское	Новосибирское
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Rotatoria								
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse)	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Ascomorphella volvocicola</i> (Plate)	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+++	+	+++	+++	+++	+	+	+++
<i>A. henrietta</i> Langhans	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>A. herricki</i> Guerne	–	+	+	–	+	–	–	+
<i>A. sieboldi</i> (Leydig)	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	–	–	–	+	+	–	+	+
<i>Br. bennini</i> Leissling	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Br. calyciflorus calyciflorus</i> Pallas	–	+	+	–	+	+	+	+++
<i>Br. c. amphiceros</i> (Ehrenb.)	–	–	–	–	–	–	–	+

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Br. c. anuraeiformis</i> Brehm	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Br. c. dorcas</i> Gosse	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Br. c. spinosus</i> (Ehrenb.)	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Br. diversicornis</i> (Daday)	—	—	—	+	—	—	+	+
<i>Br. d. homoceros</i> (Wierz.)	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Br. quadridentatus ancylognatus</i> Schm.	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Br. quadridentatus brevispinus</i> Ehrenb.	—	—	+	—	—	+	—	+
<i>Br. quadridentatus quadridentatus</i> Hermann	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>Br. quadridentatus melheni</i> Bar.et.Dad.	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Br. quadridentatus zernovi</i> Voronkov	—	—	+	+++	+	—	—	—
<i>Br. urceus urceus</i> (Linnaeus)	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>Cephalodella ventripes</i> (Dixon-Nuttall)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. gibba</i> (Ehrenb.)	—	+	+	+	—	+	—	—
<i>Collotheca mutabilis</i> (Hudson)	+	+	+	+	+	—	+	—
<i>C. pelagica</i> (Reuss)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Colurella</i> sp.	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>C. adriatica</i> (Ehrb.)	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset	+	+	+	+++	+	+++	+++	+

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>C. hippocrepis</i> (Schrank)	—	+	+	—	+++	—	+	—
<i>Dicronophorus lutkeni</i> (Bergendal)	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Diurella</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Encentrum</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euchlanis deflexa deflexa</i> Gosse	+	—	+	+	+	—	+	—
<i>E. alata</i> Voronkov	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>E. arenosa</i> Myers	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>E. dilatata</i> Ehrb.	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. d. lucksiana</i> Hauer	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>E. lura</i> Hudson	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>E. triquetra</i> Ehrb.	—	—	—	+	+	—	+	—
<i>Eudactylota eudactylota</i> Gosse	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. longiseta</i> var. <i>limnetica</i> (Zach.)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>F. terminalis</i> Plate	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>F. passa</i> (Müller)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>F. major</i> (Golditz)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Gastropus stylifer</i> Imh.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>G. (Postclausa) hyptopus</i> (Ehrb.)	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	—	—	+	—	+	—	—	—

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+++	+++	+++	+	+++	+++	+++	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+++	+++	+++	+	+	+	+	+
<i>K.c. tecta</i> (Gosse)	—	+	+	+	+	—	—	+
<i>K. c. macrocantha</i> (Lauterborn)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+++	+++	+++	+	+++	+	+	+++
<i>K. q. jacutica</i> (Rylov)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>K. serrulata</i> (Ehrb.)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>K. serrulata curvicornis</i> (Rylov)	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Lecane luna luna</i> (Müller)	—	+	+	—	+	+	+	+
<i>L. tenuiseta</i> Harring	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>L. (Monostyla) bulla</i> (Gosse)	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>L. goniata</i> (Harring et Myers)	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>L. (M.) hamata</i> (Stokes)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrb)	+	+	+	—	—	+	—	—
<i>L. unguolata</i> (Gosse)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenb)	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>L. patella oblonga</i> (Ehrenb)	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>L.p. patella</i> Müller	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller)	—	+	+	—	—	—	—	+
<i>Monommata</i> sp.	—	+	—	+	—	—	—	—

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+	–	+	–	–	–	+	–
<i>M. trigona</i> (Gosse)	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>M. ventralis brevispina</i> (Ehrb.)	+	–	–	+	–	+	+	–
<i>Notholca acuminata acuminata</i> (Ehrb.)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N.a. extensa</i> Olofs.	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>N. caudata</i> Carlin	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>N. foliacea</i> (Ehrb.)	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>N. grandis</i> Voronkov	+++	+	+	–	–	–	–	–
<i>N. intermedia</i> Vor.at Kut.	+	+	+	–	–	–	+	–
<i>N. jasnitskii</i> Tikh.	+*	–	+	–	–	–	–	–
<i>N. labis labis</i> Gosse	+	+	+	–	+	–	–	–
<i>N. labis frigida</i> Jaschnov	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. lamellifera</i> Vas. et Kut.	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>N. limnetica</i> (Levander)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>N. olchonensis deviata</i> Vas. et Kut.	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>N. rectospina</i> Kut.	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>N. squamula squamula</i> Müller	+	+	+	–	+	+	–	+*
<i>Notommata copeus</i> Ehrenb.	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Philodina</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Platyas quadricornis quadricornis</i> (Ehrb.)	–	–	+	+	+	+	+	–

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Pl. patulus</i> (Müller)	—	—	—	+	—	+	+	—
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. lenticulare</i> Herrick	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>P. hudsoni</i> (Imhof)	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idels	+++	+	+	+	+	+	+	—
<i>P. euryptera</i> Wierz.	—	+	—	—	+	—	—	+
<i>P. luminosa</i> Kut.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>P. major</i> Burckhardt	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. minor</i> (Rousselet)	—	—	—	—	+	+	—	+
<i>P. remata</i> (Skorikov)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. trigla</i> Ehrb.	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Postclausa minor</i> (Rousselet)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Proales</i> sp.	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Squatinella rostrum rostrum</i> (Schmarda)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Synchaeta grandis</i> Zach.	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>S. lakowitziana</i> Lucks.	+++	—	+	—	—	—	+	—
<i>S. longipes</i> Gosse	—	—	—	—	+++	—	—	—
<i>S. oblonga</i> Ehrb.	—	+	—	+	—	+	—	—

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>S. pachypoda</i> Jaschn.	+++	+	+	–	–	–	–	–
<i>S. pectinata</i> Ehrb.	+++	+	+++	–	–	+	–	+
<i>S. stylata</i> Wierz.	–	+	+	–	–	–	+	+
<i>S. sp.</i>	–	–	+	–	+	–	+	–
<i>Testudinella patina patina</i> (Herm.)	–	+	+	–	–	+	–	–
<i>Trichocerca elongata</i> Gosse	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>T. cylindrica</i> (Imhof.)	+	+	+	+	+	–	–	+
<i>T. capucina</i> (Wierz. et Lack.)	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>T. brachyura</i> Gosse	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>T. longiseta</i> (Schrank)	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) parvula</i> Carlin	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>T. (D.) similis</i> (Wierz.)	–	–	+	–	+	–	–	+
<i>T. stylata</i> (Gosse)	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>T. pusilla</i> (Lauternborn)	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Trichotria curta</i> Skorikov	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>T. pocillum pocillum</i> (Müller)	–	–	+	+	–	+	+	–
<i>T. tetractis</i> (Ehrenb.)	–	+	+	–	–	+	–	–
<i>T. truncata</i> (Whitelegge)	+	+	–	+	+	+	+	–
<i>Bdelloida</i> sp.	–	+	+	–	–	–	–	–

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cladocera								
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. neglectus</i> Lill.	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Alonella excisa</i> (Fisch.)	+	–	–	+	+	–	–	+
<i>A. nana</i> (Baird)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Alonopsis ambigua</i> (Lill.)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>A. elongata</i> (Sars.)	–	+	+	–	–	–	–	–
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Alona guttata</i> Sars.	+	–	–	+	+	+	–	+
<i>A. quadrangularis</i> (Müller)	+	–	+	+	+	+	+	+
<i>A. costata</i> Sars.	–	–	+	+	+	–	–	+
<i>A. rectangula</i> Sars.	–	+	+	+	+	+	+	+
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	–	–	+	–	–	+	–	–
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard	–	–	–	+	+	–	–	+
<i>Bosmina coregoni</i> (Baird)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>B. kessleri</i> Uljanin	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>B. longirostris</i> (Müller)	+++	+++	+++	+++	+	+	–	+++
<i>B. longispina</i> Leydig.	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>B. obtusirostris</i> Sars.	–	–	+	–	+++	+++	+++	+
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	–	–	–	–	+	+	–	–

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>B. cederstromii</i> Schoedler	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	+	—	+	+	—	+	+	+
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Müller)	+	+	+	+++	+	+++	+	+
<i>C. affinis</i> Lill.	—	—	+	+++	+++	+	—	—
<i>C. laticaudata</i> Müller	—	—	—	+	—	—	—	+
<i>C. megalops</i> Sars	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. pulchella</i> Sars	—	+	+	+	—	—	—	—
<i>C. reticulata</i> Jurine	—	+	+	—	—	—	—	+
<i>C. rigaudi (cornuta)</i> Sars	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. rotunda</i> Sars	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	+	+	+++	+	+++	+	+	+++
<i>Ch. ovalis</i> Kurz	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ch. gibbus</i> Lill.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ch. globosus</i> (Baird)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Daphnia cristata</i> Sars	+	+	+	—	+	+	+	—
<i>D. cucullata</i> Sars	—	—	—	—	—	—	—	+++
<i>D. galeata</i> (Leydig)	—	+	+++	+++	+++	—	—	—
<i>D. hyalina</i> (Leydig)	—	+++	+	—	+++	+	—	+
<i>D. longispina</i> Müller	+	+	+	+	+	+	+	+++
<i>D. longiremis</i> Sars	+	—	—	+	—	+++	+++	—

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>D. magna</i> Straus	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Daphnia pulex middendorffiana</i> Fischer	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>D. pulex</i> (De Geer)	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	+	+++	+++	—	—	+++
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	+	+	+	+	+	—	+	—
<i>Eurycercus lamellatus</i> (Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. glacialis</i> Lill.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>Iliocryptos acutifrons</i> Sars	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. sordidus</i> (Lievin)	+	—	—	+	—	—	—	+
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz)	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Lathonura rectirostris</i> (Müller)	—	+	—	+	—	—	+	—
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	+++	+	+	+	+	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Leydigia leydigii</i> (Leydig)	+	+	+	+	+	—	+	+
<i>Macrotrix hirsuticornis</i> Norman and Brady	+	+	+	—	+	—	+	—
<i>M. laticornis</i> (Jurine)	+	—	+	+	+	+	—	+
<i>Moina macrocopa</i> (Straus)	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>M. rectirostris</i> (Leydig)	—	—	—	—	—	—	—	+

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Monospilus dispar</i> Sars	—	—	—	+	+	—	+	+
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Peracantha truncata</i> (Müller)	—	—	+	+	+	+	+	+
<i>Pleuroxus adunctus</i> (Jurine)	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>P. laevis</i> Sars	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. trigonellus</i> (Müller)	—	—	+	+	—	+	+	+
<i>P. uncinatus</i> Baird.	—	—	—	+	+	+	—	+
<i>P. striatus</i> Schoedler	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>P. truncatus</i> (Müller)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rynchotalona rostrata</i> (Koch)	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Sida crystallina</i> (Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Simocephalus expinosus</i> (Koch)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>S. serrulatus</i> (Koch)	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>S. sibiricus</i> Sars	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>S. vetulus</i> (Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scapholeberis aurita</i> Lill.	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. mucronata</i> (Müller)	—	—	+	+	+	+	—	+
Copepoda								
<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	+	+	—	+	+	+	—

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>A. bisetosus</i> (Rehberg)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>A. capillatus</i> (Sars)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>A. crassicaudis</i> (Sars)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>A. gigas</i> (Claus)	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>A. languidus</i> (Sars)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>A. languidoides</i> (Lill.)	—	—	—	—	—	+	—	+*
<i>A. l. glacilicaudatus</i> Smirnov	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>A. vernalis</i> (Fisch.)	—	+	+	+	—	+	—	—
<i>A. viridis</i> (Sars)	+	+	+	+	+	+	+	+++
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars.	—	+	+	—	—	+	—	—
<i>C. kolensis</i> Lill.	+++	+++	+++	+	+	—	+	—
<i>C. scutifer</i> Sars	—	+	+	—	—	+++	+++	—
<i>C. strenuus</i> Fisch.	—	+	+	+	+	+	+++	+++
<i>C. vicinus</i> Uljan.	+	+++	+++	—	+	+	—	+
<i>C. insignis</i> Claus	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>C. furcifer</i> Claus	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch)	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. macruoides</i> (Lill)	—	—	+	—	—	+	—	—
<i>E. macrurus</i> (Sars.)	—	—	+	—	—	—	—	+

Продолжение табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. fuscus</i> (Jurine)	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	+++	+++	+++	+	+++	+	+++	+++
<i>M. (Th.) crassus</i> (Fisch.)	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>M. dybowskii</i> (Lande)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>M. oithonoides</i> Sars	+	—	—	—	—	+	+	+
<i>Microcylops bicolor</i> (Sars)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.)	—	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. affinis</i> (Sars)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> Wierz.	—	+	—	+	+	—	—	+
<i>A. dentifer</i> Smirnov	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> Koelb.	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>A. acutilobatus</i> Sars.	—	—	—	—	+	—	+	—
<i>A. wierzevkii</i> (Richard)	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>Eudiaptomus coeruleus</i> (Fischer)	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>E. gracilis</i> Sars	—	—	—	—	—	+	+++	+
<i>E. graciloides</i> Lill.	—	+++	+++	+++	+++	+++	+	+++
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe)	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i> Sars	—	+	+	+	+	—	—	+
<i>M. theeli</i> (Lill.)	—	—	—	—	—	+	—	+

Окончание табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i> (Poppe)	—	+	+	+	+	+	—	+
<i>N. pachypoditus</i> (Rylov)	—	—	—	—	—	+++	—	—
<i>Epischura baicalensis</i> Sars.	+++	+++	+	—	—	—	—	—
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars.	+	+	+	—	—	+	+	—
<i>H. borealis</i> Fisch.	—	—	—	—	+++	—	+	—
<i>Harpacticella inopinata</i> Sars.	+	+	+	+	+	—	—	—
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars	—	—	—	—	—	—	+++	—
<i>Moraria baicalensis</i> Borutzky	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>M. sp.</i>	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Musis oculata</i> var. <i>relicta</i> (Nusb)	—	—	—	—	—	—	+	—

* — виды, отмеченные только на стадии формирования зоопланктона водохранилищ,
+++ — виды-доминанты.

Полярным кругом. Амурский класс водохранилищ весьма своеобразен из-за летних паводков, обусловленных муссонными дождями, низкой минерализации воды и других условий, поэтому Зейское и Бурейское водохранилища не рассматриваются. Бухтарминское и Усть-Каменогорское водохранилища в гидробиологическом плане исследованы недостаточно для проведения сравнительного анализа. Литературных данных по зоопланктону Колымского и Шульбинского водохранилищ с видовыми списками не найдено.

2.1. Формирование зоопланктона крупных водохранилищ Сибири

Иркутское водохранилище является первой ступенью Ангарского каскада гидроэлектростанций. Создано на участке р. Ангары от Байкала до г. Иркутска. Водохранилище вытянуто в направлении с юго-востока на северо-запад, общая протяженность его 54 км. Общая площадь 15 тыс. га (рис. 2.1). Почти четверть ее приходится на заливы и мелководья (глубиной 3–12 м). Глубина водохранилища в верхней части составляет 5–10, средней – 15–20, в нижней приплотинной – 20–25 м. Водоем относится к русловому типу, отличается повышенной проточностью (табл. 2.1), что особенно отрицательно влияет на развитие планктона. Стоковое течение наблюдается по всей медиали водохранилища, уменьшаясь от истока Ангары (0,8 м/с) к плотине (0,02 м/с). Береговая линия водохранилища, длина которой около 250 км, сильно изрезана, особенно в нижней части, и образует около 40 заливов и бухт. Большинство заливов длинные и узкие, глубиной более 2–3 м. Затопленная пойма реки и заливы являются относительно застойными. Температурный режим Иркутского водохранилища определяется, главным образом, влиянием Байкала. Максимальная летняя температура в верхней части водохранилища составляет 11–14°C и обычно на 2–3 градуса ниже, чем в нижней части. В заливах в период наибольшего прогрева вод (июль–август) температура может достигать 18–20°C. Водохранилище отличается высокой прозрачностью (5–9 м). Вода слабо минерализована, содержание кислорода почти всегда близко к 100% насыщения. Режим биогенных элементов зависит от Байкала, концентрации их невысоки, водохранилище относится к водоемам олиготрофного типа. Иркутское водохранилище затопило пойму берегов и островов Ангары с большими пойменными водоемами и надпойменные террасы.

В Иркутском водохранилище, таким образом, наблюдался смешанный озерно-пойменный тип формирования зоопланктона [11, 13, 15–20, 37, 38, 49, 52, 76, 79, 82, 84]. В 1956 г. преобладали коловратки, основу численности и биомассы составляли *Epischura baicalensis* и *Cyclops kolensis*. В 1957 г. зарегистрировано 43 вида, присутствовали *Bosmina obtusirostris* и *Bosmina longispina*. Летнее обследование показало полное отсутствие крупных ракообразных в массе развивавшихся в пойменных водоемах р. Ангары, таких,

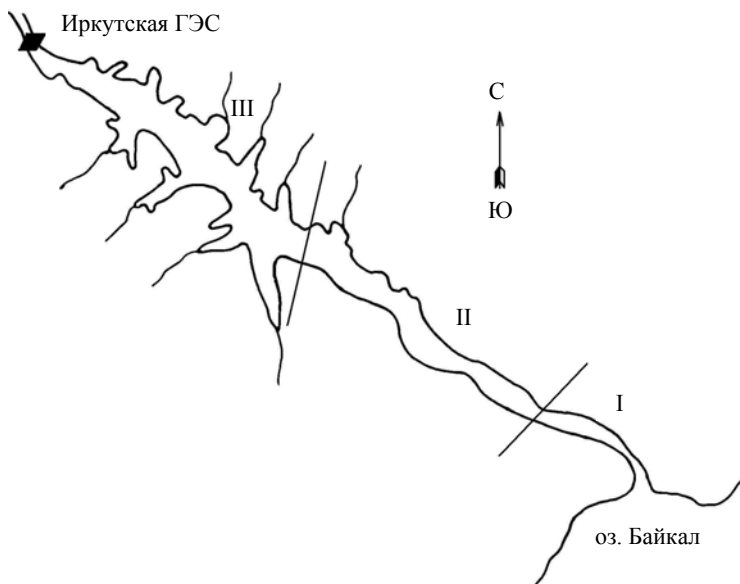


Рис. 2.1. Схема Иркутского водохранилища: I – верхний участок, II – средний участок, III – приплотинный участок

как *Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*, *Holopedium gibberum* и других. Даже *Bosmina* присутствовали в незначительном количестве. Поступающие байкальские воды смыли зоопланктон из затопленных пойменных водоемов Ангары и рассеяли его по всему водохранилищу. Численность рачкового планктона была относительно небольшой, чтобы оказать существенное влияние на формирование нового зоопланктонного сообщества. Основу численности и биомассы составляли по-прежнему байкальские виды *E. baicalensis* и *C. kolensis*. В 1958–1959 гг. зарегистрировано 59 видов, среди затопленных зарослей в массе появился *Polyphemus pediculus*, очень много было коловраток *Conochilus hippocrepis*. *Daphnia longispina* составляла 50–90% биомассы, *Bosmina longirostris* – 35–40% биомассы. В последующие годы продолжало происходить видовое обогащение зоопланктона [20]. В 1961 г. – 77 видов и форм, исчез фитофил *P. pediculus*; в 1962 г. – 101 вид и форма, появились *Leptodora kindtii*, *Ilicorruptos acutifrons*, *Euchlanis lura*, *Proales* sp., *Notholca jasnitskii*, *Gastropus stylifer*, *G. hyptopus*. Но все эти вновь появившиеся виды встречались в небольшом количестве и в формировании биомассы существенной роли не играли. Вместе с тем, многие виды, в массе встречавшиеся в первые два года существования водохранилища, стали обнаруживаться единично или исчезли совсем. Это такие виды, как *P. pediculus*, *H. appendiculata*, *H. gib-*

berum, *C. hippocrepis*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Mesocyclops crassus* и др. Редкими стали *Acanthocyclops viridis*, *E. graciloides*, *Syda cristallina*, *Ceriodaphnia pulchella*. Исчезновение ряда фитофилов связано, видимо, с отсутствием зарослей макрофитов, которые в первое время замещались затопленными зарослями кустарников. Но основной комплекс ведущих форм оставался таким же, как и в 1958 г. Доминировали *D. longispina hyalina* var. *galeata* (по последним данным под этим названием фигурировали 2 вида – *D. hyalina* и *D. galeata*) *B. longirostris*, *B. longirostris* var. *similis*, *B. longirostris* var. *pellucida*, *C. kolensis*. Резко увеличилась численность *Asplanchna priodonta*. В составе сформировавшегося зоопланктонного сообщества водохранилища из коловраток (51 вид) доминировали озерно-прудовые (*A. priodonta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Pol-yarthra dolichoptera*) и байкальские виды (*Notholca grandis*, *Synchaeta lakowitzi*, *S. pectinata*, *S. pachypoda*). Из ветвистоусых – *D. longispina hyalina*, *B. longirostris*, *B. longirostris* var. *similis*, *B. longirostris* var. *pellucida*. Из веслоногих главная роль принадлежала *C. kolensis*, субдоминантом был *Mesocyclops leuckarti*, а в медиали водохранилища немаловажную роль играл байкальский эндемик *E. baicalensis*. То есть кроме обычных озерно-прудовых видов появились байкальские эндемики. Выпали из состава зоопланктона *H. gibberum*, *H. appendiculata*, *Mesocyclops crassus*, *D. brachyurum*. Уменьшилась роль *D. longispina*. Очень редкими стали *C. hippocrepis*, *P. pediculus*, *Sida crystallina*, *Acanthocyclops viridis*, *E. graciloides*.

В настоящее время по гидрологическому, гидрохимическому и гидробиологическому режимам Иркутское водохранилище делят на три участка. Первый – приистоковый, примерно 10 км протяженностью, конфигурация берегов изменилась мало, сохранился речной режим. Кроме того, на этом участке зимой практически никогда не бывает ледяного покрова. Этот участок находится под самым значительным воздействием вод Байкала. Состав зоопланктона сходен с таковым в Лиственичном заливе оз. Байкал [13, 50, 52], т. е. фактически представлен байкальскими формами, численность и биомасса которого зависит от развития зоопланктона в Байкале.

Средний участок (до 37 км от оз. Байкал) испытывает меньшее влияние байкальских вод. Температура воды в свободный ото льда период несколько выше, чем на верхнем участке. Наблюдается значительная изрезанность береговой линии, особенно по правому берегу, где расположены около 10 заливов. Заливы имеют широкие створы и по химическому, и температурному режиму сходны с открытой частью водоема. В составе зоопланктона этого участка, особенно в верховьях заливов, помимо байкальских форм и обитателей олиготрофных водоемов встречаются виды – индикаторы эвтрофии.

Приплотинный участок наиболее глубоководный, проточность выражена слабо, главным образом в районе затопленного русла (0,02 м/с). Береговая линия этого участка сильно изрезана, по берегам расположены многочисленные заливы, глубоко вдающиеся в сушу. Влияние Байкала на

этом участке почти не сказывается. Заливы расположены над затопленными болотистыми торфяниками. Этот участок является наиболее благоприятным для развития зоопланктона, особенно в заливах, где биомасса достигает величин до 8 г/м^3 . Однако вследствие их малой площади средняя для водохранилища биомасса зоопланктона невелика: по многолетним данным она составляет в среднем 114 мг/м^3 в период открытой воды.

В сборах 1985–95 гг. Н.Г. Шевелевой и Н.И. Башаровой обнаружено 75 видов и подвидов зоопланктона. Наиболее разнообразны коловратки – 40 таксонов, из них на виды *Notholca* приходится 25%, это, в основном, эндемики Байкала. Из дафний в более ранних работах в списках указывалась *D. longispina hyalina* var. *galeata*. Позднее проведена ревизия рода *Daphnia* в оз. Байкал и Иркутском водохранилище. Для последнего указано 4 вида при доминировании *D. galeata* и *D. cristata* [84, 85]. *D. longispina* в водохранилище отмечена в единичных экземплярах только в некоторых заливах. Численность видов рода *Bosmina* превышает таковую рода *Daphnia*. Существенных отличий в качественной и количественной характеристиках веслоногих ракообразных по сравнению с данными 50–60-х гг. не обнаружено.

При сравнении количественных показателей 80–90-х гг. с показателями 60-х гг. XX в. резких отличий не выявлено, о чем свидетельствуют приведенные ниже данные по численности зоопланктона тыс. экз./м³: 1957 – 3,6; 1958 – 8,6; 1960 – 15,9; 1961 – 83,8; 1963 – 41,4; 1966 – 14,2; 1969 – 31,7; 1970 – 21,9; 1971 – 76,9 (Васильева, 1973); 1981 – 14,2; 1982 – 25,0; 1983 – 17,1; 1986 – 31,4; 1994 – 27,2; 1995 – 36,4 [84].

Видовой состав за последние 30–40 лет тоже не претерпел существенных изменений, элиминация касается как правило редких или единичных особей, которые просто могут не попадать в сборы. Особой стабильностью отличается доминантный состав: *E. baicalensis*, *C. kolensis*, *B. longirostris* (до 50% биомассы), *Notholca grandis*, *A. priodonta*, *K. longispina*, *K. quadrata*.

То есть к 80-м гг. XX в. формирование зоопланктонного комплекса Иркутского водохранилища завершилось. Из-за его повышенной проточности эвтрофирование водоема чрезвычайно замедлено и сукцессионных изменений, характерных для других водохранилищ Сибири, мы не наблюдаем.

Братское водохранилище второе в каскаде после Иркутского на р. Ангаре. Расположено в двух ландшафтных областях – лесостепной и таежной. Состоит из 2 основных расположенных параллельно плесов: по р. Ангаре (длина 547 км) и по р. Оке (длина 370 км) (рис. 2.2). Площадь составила 5500 км², а объем – 169,3 тыс. км³ воды. Водохранилище глубоководное (средняя глубина 31 м, максимальная – 155 м), со множеством притоков (свыше 30 рек длиной от 50 до 632 км). Обилие водотоков обеспечило сильную изрезанность береговой линии, длинные и узкие участки чередуются со множеством озеровидных расширений. Водохранилище включает 4 озеровидных расширения (Балаганское, Заярское, Калтукское,

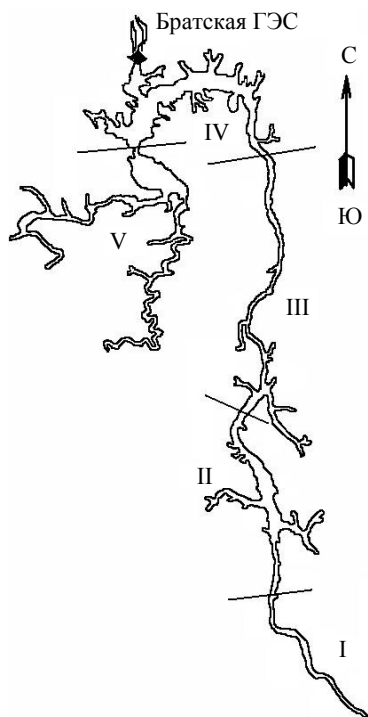


Рис. 2.2. Схема Братского водохранилища: I – верхний участок, II – Балаганское расширение, III – средний участок, IV – приплотинный участок, V – Окинский участок

Долоновское) и 4 суженных участка (Верхнеангарский, Окинский, Ийский районы и Ангарское сужение), т. е. характеризуется значительной гетеротопностью. По водному режиму водохранилище занимает промежуточное положение между водохранилищами сравнительно неглубокими с повышенным водообменом и глубоководными бессточными озерами. Стоковые течения невелики (до 4 см/сек) и однонаправлены (в сторону плотины). Их величины связаны со сбросом из Иркутского водохранилища и с расходами крупных притоков: Оки, Ии, Иркуты, Китоя, Белой. При наложении ветроволновых течений на стоковые скорость потока в верхнем 10-метровом слое может достигать 32 см/сек. По сравнению с Иркутским водохранилищем температура в Братском оказалась значительно выше (до 19–22°C в июле в слое 1–5 м). Вода маломинерализованная. По сравнению с речными водами несколько увеличилось содержание общего железа и биогенных элементов и примерно вдвое повысилась общая минерализация. Если в 1962 г. минеральный остаток составлял 139–198,5 мг/л, то в 1964 г. он был равен 194,8–225,5 мг/г. Содержание растворенного в воде кислорода в первое лето наполнения в поверхностном горизонте колебалось от 96 до 120% насыщения, в придонном – от 41 до 66% (июль–август). В 1964 г.

(третий год заполнения водохранилища) в Ангарском плесе в поверхностном слое содержание O_2 составило 114%, а в придонном не превышало 30%, т. е. носило заморный характер. В настоящее время газовый режим благоприятен для развития гидробионтов, некоторое снижение насыщения воды кислородом до 4–5 мг/л наблюдается летом в некоторых заливах при обильном цветении синезеленых водорослей [46].

В последние десятилетия водохранилище испытывает на себе все более возрастающее влияние индустриального Приангарья, стоки которого несут р. Ангара и ее главные притоки. Происходит антропогенное эвтрофирование водохранилища [47].

Особенностью формирования гидробиологического режима Братского водохранилища явились большое количество затопленной древесины (порядка 12 млн m^3) и захламленность мелководных участков. Зоопланктон Братского водохранилища формировался преимущественно за счет планктона Иркутского водохранилища (49 общих видов), пойменных водоемов верхнего течения р. Ангары (40 общих видов и форм) и собственно р. Ангары (21 вид). Лишь незначительная часть планктонных форм, не являющихся массовыми в планктоне водохранилища, проникла в него из Оки, Ии и других притоков. В 1962 г. в водохранилище было обнаружено 114 видов, в 1963 г. – 103 вида зоопланктеров [66, 89, 90]. В первые годы существования водохранилища в нем доминировали *C. kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus*, *E. graciloides*, *D. longispina*, *B. longirostris*, *L. kindtii*. Биомасса зоопланктона сразу после зарегулирования возросла с 79 (1961 г.) до 925 mg/m^3 (1962 г.) [21] и достигла в заливах максимальной концентрации 32 g/m^3 . К 1963 г. из состава доминантов выпал *C. vicinus*, основу численности и биомассы составляли *K. cochlearis*, *Polyarthra trigla*, *C. hippocrepis*, *A. priodonta*, *S. pectinata*, *S. stylata*, *K. longispina*, *B. longirostris*, *D. longispina*, *P. pediculus*, *M. leuckarti*, *C. kolensis*, *Acanthocyclops vernalis*, *Macrocyclus albidus*, *Neurodiaptomus incongruens*; появились фитофильные виды, ранее не встречавшиеся в исходных водоемах: *Ceriodaphnia megalops*, *C. rotunda*, *C. rigaudi*, *Macrotrix hirsuticornis*, *Lathonura rectirostris*. Биомасса зоопланктона в приплотинной зоне выросла до 4 710 mg/m^3 [21]. В 1964 г. зоопланктон водохранилища был представлен 96 видами, из которых 38 коловраток, 34 копепод и 24 вида кладоцер. Из коловраток доминировали *K. cochlearis*, *S. stylata*, *S. pectinata*, *Notholca longispina*, *N. acuminata*, *A. priodonta*, *Polyarthra trigla*, *Ploesoma hudsoni*, *C. hippocrepis*; из ветвистоусых рачков – *B. longirostris*, *B. longirostris* var. *similis*, *Ch. sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. reticulata*, *C. pulchella*, *D. longispina*, *P. pediculus*, *D. brachyurum*, *S. crystallina*; из веслоногих – *A. viridis*, *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *E. baicalensis*, *M. leuckarti*, *Macrocyclus albidus*, *Acanthodiptomus denticornis*, *Neurodiaptomus incongruens*. Экологически коловратки относятся к пелагическим и прибрежно-придонным формам, кладоцеры – к обитателям прибрежья с преобладанием фитофилов и пелагических форм [22, 86]. Представители байкальского зоопланктона *C. kolensis*

и *E. baicalensis* в условиях Братского водохранилища предпочитают температуру 7–13°C, опускаясь на глубину 5–10 м. В поверхностных горизонтах чаще обитают ювенильные формы. Средняя биомасса на открытых плесах водохранилища в 1964 г. составила 1,223 г/м³, а в заливах – 1,7 г/м³. В 1968 г. в составе зоопланктона не обнаружены некоторые обитатели побережья и фитофилы: *C. megalops*, *C. rotunda*, *C. rigaudi*, *L. rectirostris*; биомасса снизилась до 380–1 800 мг/м³ [5]. В 1978 г. обнаружены всего 56 видов, но появились ранее не обнаруженные *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Harpacticella inopinata*. В сформировавшемся зоопланктонном сообществе доминировали *K. cochlearis*, *K. quadrata*, *K. longispina*, *D. hyalina*, *B. longirostris*, *L. kindtii*, *C. kolensis*, *M. leuckarti*, *C. vicinus*, *E. graciloides*, *E. baicalensis* [50, 56, 66, 69, 75, 86–90].

К 90-м гг. XX в. доминантное ядро зоопланктона Братского водохранилища включало *D. galeata*, *C. kolensis*, *E. graciloides*, *K. longispina*, *B. longirostris*, *K. quadrata*. Основу биомассы составляли *D. galeata* (до 70% общей биомассы), *C. kolensis* (20%) и *E. graciloides* (14%). По уровню продукции водохранилища близко к мезотрофному типу.

Усть-Илимское водохранилище третье в каскаде ангарских водохранилищ. По лимнологическим характеристикам оно ближе к Братскому. Представляет собой V-образный водоем, длина ангарской ветви составляет 302 км, а Илимской – 299 км (рис. 2.3). В водохранилище впадает 17 крупных притоков.

Зоопланктон формировался в основном за счет видов, выносимых из Братского водохранилища, р. Ангары и ее притоков [2, 3, 7, 15, 49, 51, 59, 61]. Основным биофондом, за счет которого формировался зоопланктон Усть-Илимского водохранилища явно был зоопланктон Братского водохранилища, поскольку гидрологические условия в притоках Ангары и в самой Ангаре из-за больших скоростей течения не способствовали развитию планктонных форм, и те организмы, которые в 1972–1974 гг. были обнаружены в устьях отдельных притоков, видимо, попадали туда, вымываясь по пути из заливов и стариц. В 1970–1972 гг. в зоопланктоне р. Ангары и ее притоках в районе проектировавшегося Усть-Илимского водохранилища найден 31 вид зоопланктеров, из них коловраток – 12, ветвистоусых – 11, веслоногих рачков – 9. Среди коловраток доминировали *Euchlanis dilatata*, *A. priodonta*, *K. quadrata*, *K. longispina*. Их наибольшее обилие (от 500 до 103 500 экз./м³) наблюдалось в прибрежной зоне, а максимальная биомасса составляла 205 мг/м³. Из веслоногих широко распространен в этот период был *C. kolensis*, а на верхних участках в небольших количествах (до 10 экз./м³) встречалась *E. baicalensis*. По руслу р. Ангары наибольшая численность составляла 260 экз./м³ при биомассе 1,7 мг/м³, а в прибрежной зоне соответственно 36 000 экз./м³ и 165 мг/м³. Из ветвистоусых наиболее многочисленными были *Ceriodaphnia affinis* и *Chydorus sphaericus*. В русловой зоне водохранилища численность ветвистоусых доходила до 15 экз./м³, а в прибрежной – до 3 500 экз./м³ при биомассе 14 мг/м³.

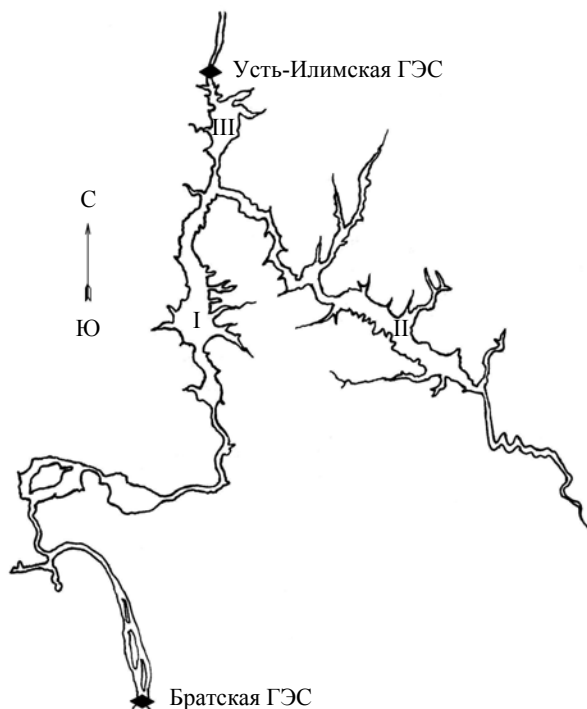


Рис. 2.3. Схема Усть-Илимского водохранилища: I – ангарская ветвь, II – Илимская ветвь, III – приплотинный участок

Наибольшая численность и биомасса зоопланктона в эти годы наблюдалась в верхней части водохранилища, что можно объяснить только биологическим стоком из Братского водохранилища. В 1980 г. в водохранилище выявлено 87 таксонов, состав доминантов совпадал с таковым в Братском водохранилище за исключением того, что в Усть-Илимском значительно реже встречались *L. kindtii*, *E. graciloides*. Также единично встречался обычный для Братского водохранилища *E. baicalensis*, а численность *H. appendiculata* была большой; сократилась численность реофильных форм. В 1982 г. обнаружено 79 таксонов, видовой состав сократился за счет выпадения редких фитофильных форм *Acroperus harpae*, *Camptocercus rectirostris*, *Macrotrix laticornis* и других [2]. *E. baicalensis* после 1982 г. в Усть-Илимском водохранилище не встречался. Комплекс ведущих форм складывался из типичных пелагиобонтов *K. quadrata*, *K. cochlearis*, *K. longispina*, *S. pectinata*, *A. priodonta*, *B. longirostris*, *Daphnia galeata*, *Ch. sphaericus*, *M. leuckarti*, *C. kolensis*, *C. vicinus*, *E. graciloides* на 2–3 году

наполнения водоема и в среднем включал в себя 10–13 видов. То есть доминантный комплекс сходен с таковым Братского водохранилища. Однако в сформировавшемся планктоне Усть-Илимского водохранилища почти не обнаруживается *L. kindtii*, и значительно меньше, чем в Братском, *E. graciloides*. И напротив, численность *H. appendiculata*, редкого в Братском водохранилище, здесь достаточно высока. По уровню продуктивности Усть-Илимское водохранилище относится к водоемам мезотрофного типа с чертами эвтрофии в отдельных районах [53, 82].

Плотина Саяно-Шушенской ГЭС при выходе Енисея в Минусинскую котловину образовала **Саяно-Шушенское водохранилище** – верхнее в енисейском каскаде (рис. 2.4).

Его заполнение началось на 10 лет позже Красноярского, поэтому повлиять на его планктонофауну Саяно-Шушенское водохранилище не могло.

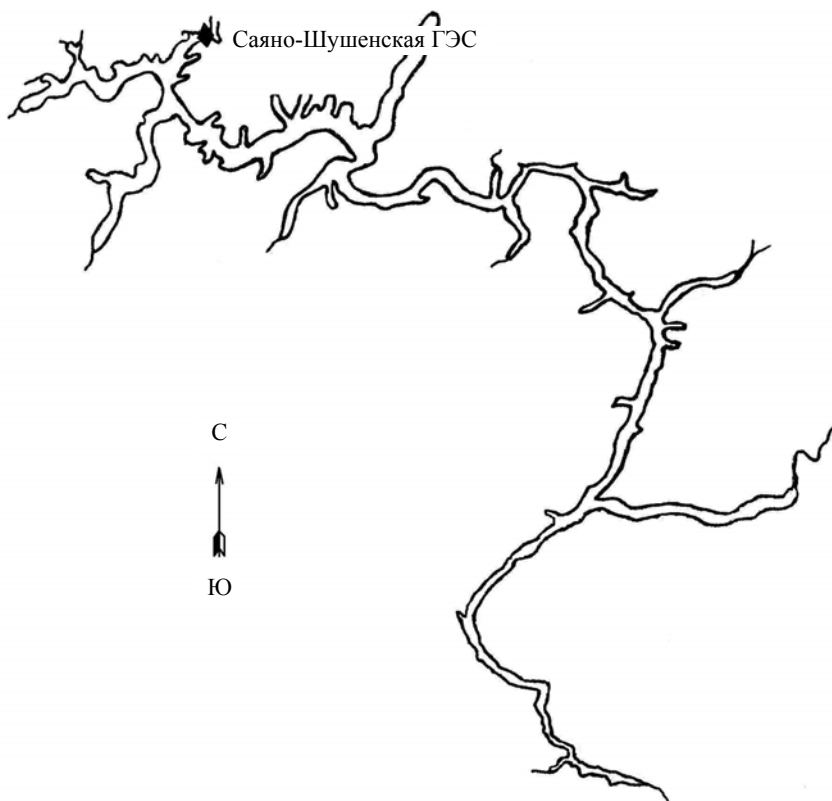


Рис. 2.4. Карта-схема Саяно-Шушенского водохранилища

осуществляет сезонное регулирование стока, колебания уровня до 42 м. Водохранилище более олиготрофное, чем нижележащее Красноярское. Гидрохимический анализ воды Саяно-Шушенского водохранилища в 1978–1982 гг. показал, что существенных изменений ее химического состава по сравнению с рекой не произошло – вода осталась маломинерализованной, мягкой, гидрокарбонатного класса кальциевой группы. Однако газовый режим и режим биогенов изменились. Увеличилось содержание нитратов, органических форм азота и фосфора. Концентрация биогенных элементов оказалась ниже, чем в Красноярском водохранилище, созданном на той же реке и в той же климатической зоне. Это обусловлено разницей в затопленных почвах: для Саяно-Шушенского водохранилища это горные хорошо промытые породы, а для Красноярского – пашни, селхозугодья и заболоченные земли. И все же в Саяно-Шушенском водохранилище, как и в других аналогичных водоемах, в придонных слоях над затопленной растительной массой наблюдалось повышение концентрации CO_2 и H_2S [33, 35, 57].

Зоопланктон формировался за счет планктонофауны затонов, проток с замедленным течением, пойменных озер Верхнего Енисея. Видовой состав определился еще в первые годы после наполнения (1979 г.). В 1980–1982 гг. в состав доминирующего ядра зоопланктона входили *Conochilus unicornis*, *A. priodonta*, *Brachionus quadridentatus*, *Bipalpus hudsoni*, *Daphnia galeata*, *B. longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. affinis*, *C. quadrangula*, *C. pulchella*, *D. longispina*, *D. brachyurum*, *E. graciloides*, *Arctodiaptomus denticornis* [10, 21]. В приплотинном плесе в июле 1980 г. численность зоопланктона составила 63 300 экз./м³, биомасса – 504 мг/м³, в 1981 г. соответственно 53 930 экз./м³, 922 мг/м³, а в 1982 г. – 50 990 экз./м³, 1 004 мг/м³. Эти показатели превышают уровень развития зоопланктона Верхнего Енисея более, чем в 20 000 раз [25]. То есть коловраточный планктон замещается крупными лимническими ракообразными. В 1985 г. обнаружено 26 видов зоопланктона, в 1986 г. – 35 видов, в 1987–1990 гг. варьировало от 39 до 42 видов, в 1998 г. – 45 видов. Увеличение числа видов происходило, в основном, за счет Copepoda и Rotatoria, видовой состав Cladocera практически не менялся. Количество структурообразующих видов с 1985 г. (7-й год наполнения водохранилища) осталось стабильным. Доминировали *D. longispina*, *C. pulchella*, *B. longirostris*, *D. brachyurum*, представители р. *Synchaeta* [1]. Биомасса зоопланктона в 1980 г. в среднем по водохранилищу составила 105–197 мг/м³, в 1981 г. – 309–326 мг/м³, в 1982 г. – 262–480 мг/м³, в 1983 г. – 135–181 мг/м³. Таким образом, как и в других водохранилищах, наблюдался некоторый рост биомассы зоопланктона в первые годы наполнения водохранилища и последующий ее спад.

В 90-е гг. XX в. доминантное ядро зоопланктонного комплекса составляли широко распространенные виды: *E. graciloides*, *D. galeata*, *B. longirostris*, *C. affinis*, *C. quadrangula*, *C. unicornis* и *Acanthodiaptomus denticornis*. Повысилась массовая доля диаптомид, которые порой составляют до 40% биомассы.

Для Саяно-Шушенского водохранилища не представляется возможным четко определить стадии развития зоопланктона в связи с малым количеством наблюдений и отсутствием данных по водоему с 12 по 20-й год его существования. Однако четко определяется тенденция возрастания плотности зоопланктона по мере наполнения водохранилища и далее в течение 12 лет. Увеличивается и количество видов, реофильный коловраточный планктон заменяется на лимнофильный рачковый. Формирование нового зоопланктонного сообщества растянуто по времени, однако наблюдения, проведенные в 1998 г., показали, что количество структурообразующих видов стабилизировалось, составляет 7–8 видов и практически не варьирует по годам наблюдений. Пространственное распределение плотности зоопланктона по акватории во все годы изучения тоже носит сходные черты и вполне закономерно: наибольшая плотность наблюдается в приплотинной зоне, а по направлению к плотине величины численности и биомассы уменьшаются. Суммарную величину численности в нижнем районе водохранилища определяет копеподитно-кладоцерный комплекс видов, в среднем – коловраточно-кладоцерный, а в проточном верхнем Уругунском плесе – копеподитно-коловраточный.

По уровню развития зоопланктона Саяно-Шушенское водохранилище можно отнести к олиготрофным водоемам с чертами мезотрофии на отдельных участках.

Промышленные загрязнения верховий Енисея в первые годы не оказывали прямого влияния на качество воды водохранилища, сказываясь только в небольшом увеличении фона поступающих биогенных элементов. Однако с годами аллохтонные вещества в водохранилище накапливаются, уровень сапробности повышается, т. е. наблюдается антропогенный вклад в эвтрофикацию водоема [1, 25, 35, 83].

Красноярское водохранилище – второе в енисейском каскаде водохранилищ. Находится в верхней части среднего течения р. Енисей, простираясь в меридиональном направлении на 388 км при ширине от 1,5 км в приплотинной части до 15 км в Краснотуранском плесе (рис. 2.5). Расположено в двух ландшафтных зонах: южной лесостепной и северной горно-таежной. Представляет собой предгорный водоем горно-долинного типа с преобладающим сезонным регулированием стока. Водохранилище глубоководное (средняя глубина – 37 м, максимальная – 105 м). Термический режим связан с размерами водохранилища и его проточностью. Летние температуры составляют в верхней части водоема (верхний слой) 16,0–19,9°C, в нижней части – 16,7–20,0°C. На глубине 10–20 м хорошо выражен температурный скачок. Вода в заливах обычно на 0,0–1,4°C теплее, чем на открытой акватории. Минерализация воды невысока (около 130 мг/л). В первые годы после заполнения водохранилища в нем активно протекали процессы разложения затопленной растительности, что на отдельных участках привело к дефициту кислорода в придонных слоях, но с 1972 г. газовый режим стабилизировался. В летний период количество растворенного

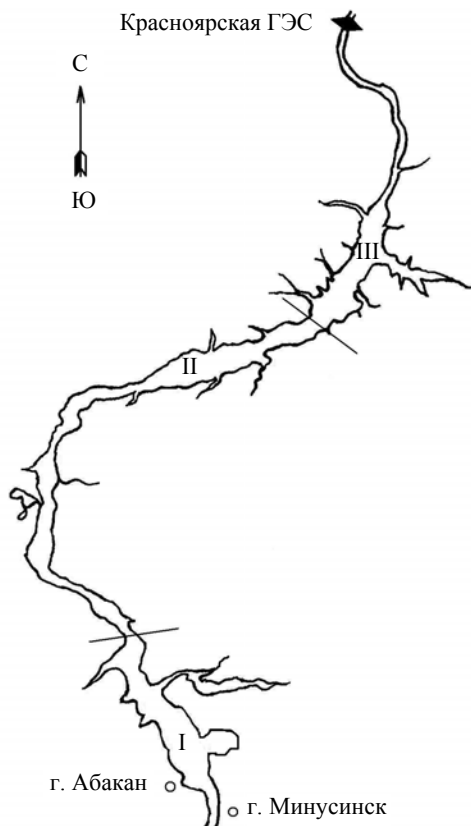


Рис. 2.5. Схема Красноярского водохранилища: I – верхний участок, II – средний участок, III – приплотинный участок

кислорода достигает 12,0 мг/л. По сравнению с речными условиями скорость стоковых течений снизилась на порядок и составила в верхней части 0,14–0,20 м/с, в средней – 0,06 и в нижней – 0,1 м/с. То есть по скоростному режиму водохранилище гораздо ближе к озерам [27, 33, 62].

Формирование зоопланктона в Красноярском водохранилище происходило за счет планктонофауны пойменных озер, проток и затонов. Бедный потамопланктон Енисея в этом процессе роли почти не играл [27]. В первый год заполнения водохранилища наблюдалась вспышка видового разнообразия и массовое развитие коловраток. Численность зоопланктона в приплотинном участке составила 139 тыс. экз./м³ при биомассе 1 397 мг/м³, более 90% которой обеспечивали ветвистоусые рачки. Затем число реофи-

лов и фитофилов уменьшилось, зоопланктон приобрел лимнофильные черты. К 1969–1971 гг. планктон фактически сформировался, в доминирующем комплексе наиболее многочисленными были *Bipalpus hudsoni*, *A. priodonta*, *C. hippocrepsis*, *C. unicornis*, *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, *Ploesoma hudsoni*, *Synchaeta longipes*, *D. longispina*, *D. galeata*, *B. longirostris*, *D. brachyurum*, *Ch. sphaericus*, *C. quadrangula*, *C. affinis*, *L. kindtii*, *M. leuckarti*, *E. graciloides*, *Neutrodiaptomus incongruens*. Неуклонно возрастала в водохранилище численность крупных хищных ветвистоусых *L. kindtii*, *P. pediculus*. Биомасса зоопланктона колебалась от 280 до 750 мг/м³ (в Енисее до зарегулирования – 0,14 мг/м³) [62, 77]. В течение всего вегетационного периода зоопланктон в заливах количественно богаче, чем в открытых участках. Так, в 1972 г. в Сыдинском заливе средние за июнь–сентябрь численность и биомасса составили 70,7 тыс. экз./м³ и 1,2 г/м³, а в Краснотуранском плесе, в 5 км выше залива, они были равны соответственно 15,7 тыс. экз./м³ и 0,27 г/м³. В 1973 г. в средней части водохранилища впервые отмечены *Acanthodiaptomus denticornis* и *Eudiaptomus coeruleus* var. *vulgaris*, которые являются типичными представителями прудового планктона. В 1974 г. из фитофилов, ранее обитавших в водохранилище, не обнаружен *Eurycercus lamellatus*, а *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus* встречались единично. Зоопланктон заливов средней и нижней частей водохранилища, как правило, по числу видов богаче, чем открытые плесы. Минимальным числом видов была представлена группа ветвистоусых рачков на плесах в средней части, где создавались неблагоприятные для фильтраторов условия из-за сильной взмученности воды при размыве песчаных и суглинистых берегов. В верхней части водохранилища отмечалось наибольшее видовое разнообразие коловраток, поскольку этот участок в значительной степени испытывает влияние речных вод Енисея. В августе 1974 г. биомасса зоопланктона в заливах составила 1,39 г/м³ при численности 57,5 тыс. экз./м³, а в плесах соответственно 0,24 г/м³ и 7,9 тыс. экз./м³. В 1987 г. в составе зоопланктона отмечен новый вид – холодолюбивый рачок *Heteroscope borealis*, который входит в доминантный состав и нередко составляет основу численности и биомассы зоопланктона [62, 79]. Доминировали *K. longispina*, *S. longipes*, *A. priodonta*, *C. hippocrepsis*, *K. quadrata*, *D. hyalina*, *D. galeata*, *C. affinis*, *D. brachyurum*, *B. obtusirostris*, *H. borealis*, *E. graciloides*, *M. leuckarti*.

В 1994–1995 гг. проведены исследования в приплотинном участке водохранилища [23, 36]. Было зарегистрировано 28 видов и форм зоопланктона, из них 9 – Cladocera, 9 – Copepoda, 10 – Rotatoria. Из ветвистоусых рачков массового развития достигали *D. longispina* (*D. galeata*?) и *B. longirostris*. Из веслоногих рачков – *E. graciloides* и *C. strenuus*. Из коловраточного планктона доминировал *C. unicornis*. Общая биомасса зоопланктона в эпи- и гипolimнионе в летние месяцы 1994–1995 гг. колебалась от 0,4 мг/м³ до 897,7 мг/м³.

В 2000 г. были проведены комплексные исследования водохранилища и статистическая обработка данных межгодовой динамики плотности со-

обществ биоты Красноярского водохранилища [26]. В итоге было выявлено, что видовая структура зоопланктонного сообщества упростилась, структурообразующие комплексы стабилизировались, т. е. водохранилище находится в состоянии относительного равновесия.

Хантайское водохранилище расположено за Полярным кругом в подзоне северной тайги в области распространения вечной мерзлоты. Построено на правобережном притоке р. Енисей – р. Хантайке. При максимальном заполнении (59,5 м) площадь составляет 2 150 км², при средней глубине 11,25 м (рис. 2.6).

Форма водохранилища весьма сложная, береговая линия сильно изрезана многочисленными бухтами и заливами, образовавшимися на затопленных поймах рек и низменных участках. Кроме того, ложе водохранилища

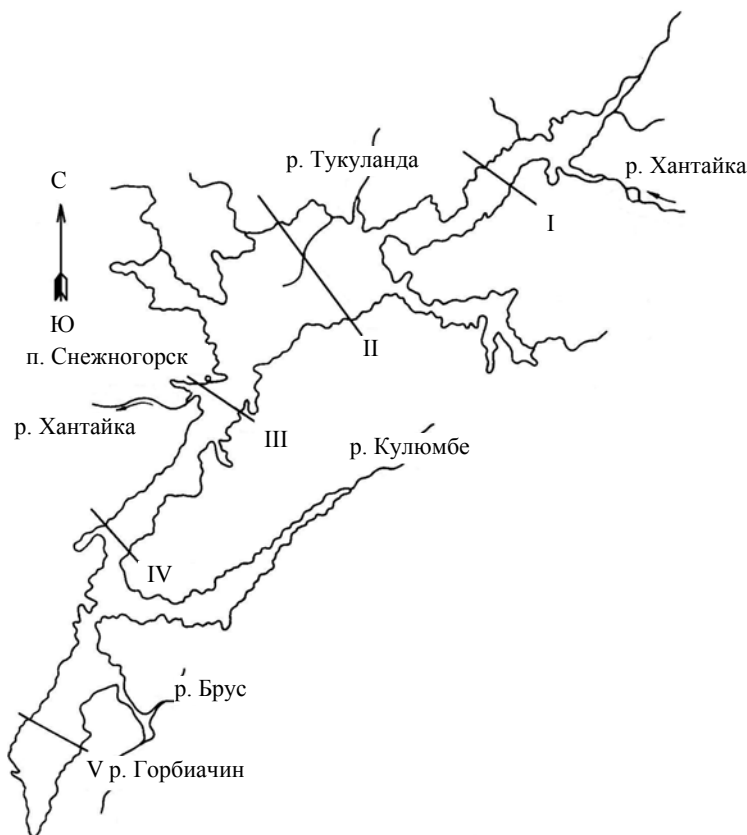


Рис. 2.6. Схема Хантайского водохранилища. Разрезы: I – северный, II – турумакинский, III – центральный, IV – кулюмбийский, V – южный

осложнено буграми и гривами, которые после затопления образовали многочисленные острова. В зоне затопления оказались лесные угодья, торфяники, кустарниковая тундра, болота и более 100 озер, из них 25 озер площадью около 100 га каждое, самым крупным из которых является оз. Рубча площадью 1 190 га [45]. Оттаивание вечномерзлотного грунта привело к всплыванию торфяников и появлению многочисленных плавающих островов. Водохранилище равнинное, холодноводное, даже в летний период (июль-август) температура воды у поверхности в открытой части редко превышает 15–16°C. В первые годы после заполнения ложа кислородный режим водохранилища был довольно напряженным, несмотря на разбавление водами Большого Хантайского озера. Концентрация растворенного кислорода составляла на большей площади 1,15–1,35 мг/л, тогда как концентрация CO₂ – 14,3–16,7 мг/л. В 1976 г. отмечался устойчивый запах сероводорода по всей акватории водохранилища, содержание сульфатов на отдельных участках достигало 12 мг/л. В 70-е гг. XX в. происходила переработка затопленного органического вещества, следствием чего была слабокислая реакция воды (pH 6,2–7,0); в 80-е гг. реакция воды сменилась на слабощелочную (pH 6,6–7,7) [24].

Основу зоопланктона водохранилища в первые годы составили виды, обитавшие в небольших пойменных озерах зоны затопления: *Eudiaptomus gracilis*, *C. scutifer*, *Holopedium gibberum* [24, 31, 32, 78]. Максимум видового разнообразия зоопланктона отмечен в 1976 г. (4-й год существования водохранилища) – 56 видов, из которых на долю коловраток приходилось 48%. Довольно многочисленными были мелкие панцирные коловратки: *Brachionus angularis*, *Br. calyciflorus*, *Br. diversicornis*, *Trichocerca pusilla*, *Lecane tenuiseta* и др. При этом биомасса в период открытой воды составила 0,88 г/м³. В 1980 г. обнаружено 50 видов зоопланктона, в 1981 г. – 44, в 1982 г. – 45, в 1983 г. – 40 видов [24], изменился количественный и качественный состав зоопланктона: снизилась численность *K. longispina*, *C. unicornis*, *C. hippocrepis*, *H. gibberum*, увеличилась численность *Limnocalanus macrurus*; доминантный комплекс составили *C. unicornis*, *K. longispina*, *D. longiremis*, *B. obtusirostris*, *L. macrurus*, *M. leuckarti*, *C. scutifer*, *C. strenuus*, *E. gracilis*. 40% видов водохранилища – стенотермные холодолюбивые. Биомасса зоопланктона составила 0,70 г/м³. По акватории планктон распределялся неравномерно. В прибрежной зоне в летний период, как и в других водохранилищах, биомасса зоопланктона была выше, чем в пелагиали [80].

В 2000 г. фауна водохранилища была представлена 85 видами: 41 – коловратки, 27 – ветвистоусые, 17 – веслоногие. Наиболее массовыми были виды, имеющие широкое распространение: *E. gracilis*, *E. graciloides*, *C. scutifer*, *H. appendiculata*, *M. leuckarti*, *H. gibberum*, *B. longispina*, *K. longispina*, *C. unicornis*, *A. priodonta*, *K. cochlearis*. Наряду с ними в доминантный комплекс входили виды-эдификаторы олиготрофных водоемов или водоемов высоких широт: *Daphnia middendorffiana*, *D. longiremis*, *Synchaeta gran-*

dis, *Synchaeta lakowitsiana*. Кроме того, в состав зоопланктонного сообщества входили обитатели мелких озерков зоны затопления и глубоководного Хантайского озера: *Mysida oculata*, *L. macrurus*, *H. borealis*, *D. cristata*.

Отличительной особенностью зоопланктона Хантайского водохранилища является наличие ледниковых реликтов *L. macrurus* и *Mysis oculata* var. *relicta*. Кроме того, более 40% всего видового состава водохранилища составляют холодноводные stenothermic виды. Доминантные веслоногие *C. scutifer* и *E. gracilis* в течение года имеют чаще всего одну генерацию (во всяком случае, не более двух). Ветвистоусые *D. longiremis* и *B. obtusirostris* также отличаются малым числом генераций (3–5) в течение года. Соответственно, продуктивность зоопланктона очень низкая (в 3–4 раза ниже, чем в Иркутском, Усть-Илимском, Братском и других водохранилищах).

На 30-м году существования водохранилища сообщество зоопланктона, по мнению Н.Г. Шевелевой (2005) [81], еще не сформировалось. Продолжается перестройка и замена массовых видов доминантного комплекса, происходят количественные изменения. Так, в 1980 г. доминирующее ядро составляли ракообразные при относительно большой численности в открытой части *C. scutifer*, а в заливах – ветвистоусых *D. longiremis*, *H. gibberum*, *B. longispina*. В 1982–1983 гг. отмечалось доминирование веслоногих ракообразных *C. scutifer*, *E. gracilis*, *L. macrurus*, а из ветвистоусых – только *D. longiremis*. Коловратки присутствовали в значительном количестве только в зоне влияния реки Хантайки. Исследования, проведенные в августе и сентябре 2000 г., показали, что численность диаптомид и циклопов сильно сократилась, *L. macrurus*, напротив, увеличил свою численность и получил широкое распространение, встречаясь даже в заливах водохранилища. Общая численность зоопланктона все же возросла за счет большого количества коловраток, главным образом, *K. longispina*, *C. unicornis*, *A. priodonta*. Коловратки составляли от 75 до 85% численности сообщества зоопланктона, тогда как в 1980 г. – не более 45%. Соответственно, в 2000 г. показатели численности и биомассы составили, например, для залива Моген, соответственно 54,6 тыс. экз./м³ и 655 мг/м³, тогда как в 1980 г. эти же показатели составляли соответственно 73,2 тыс. экз./м³ и 1 820 мг/м³.

Вилуйское водохранилище образовано плотиной Вилуйской ГЭС на р. Вилуй на территории Якутской АССР. Река Вилуй вытекает со Среднесибирского нагорья и впадает с левого берега в р. Лена. Длина реки 2 654 км, падение 920 м, площадь водосбора 454 000 км², среднемноголетний сток 46,6 м³. Водохранилище глубокое (до 80 м глубины) руслового характера с отдельными разливами в устьях крупных притоков Вилуя и ограниченным мелководьем, площадь зеркала составляет 2 170 км², объем водных масс 36 км³. Его протяженность по бывшему руслу Вилуя составляет 380 км, ширина – от 1 до 15 км.

Учитывая гидрологические и гидробиологические особенности Вилуйского водохранилища, в нем выделяют 11 участков: Приплотинный

участок, Ахтарандинский, Дуранинский, Кусаганский, Белляхский разливы, участок «Труба», Дьелькюкинский и Чонский разливы, Виллойская петля, Чонский и Виллойский переменные подпоры. Кроме того, водохранилище принимает в себя 25 притоков. То есть водоем имеет достаточно сложную конфигурацию и большое разнообразие экологических ниш, что способствует формированию весьма сложного зоопланктонного комплекса (рис. 2.7).

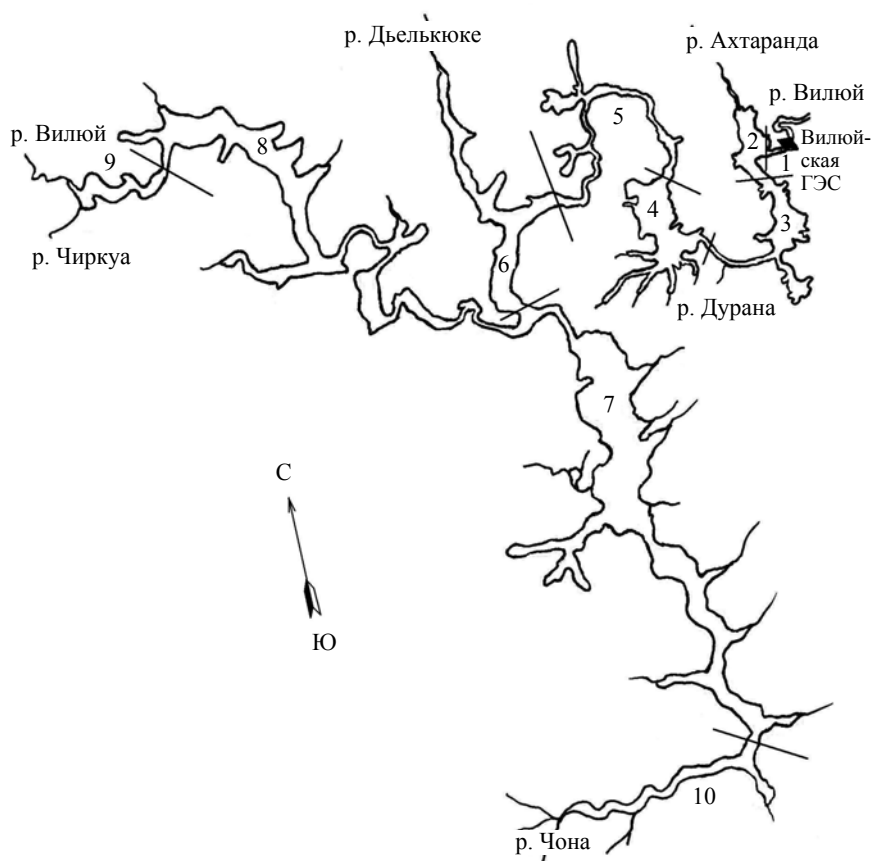


Рис. 2.7. Схема Виллойского водохранилища: 1 – Приплотинный участок, 2 – Ахтарандинский разлив, 3 – Дуранинский разлив, 4 – Кусагано-Белляхский разлив, 5 – участок «Труба», 6 – Дьелькюкинский разлив, 7 – Чонский разлив, 8 – Виллойская петля, 9 – участок Виллойского переменного подпора, 10 – участок Чонского переменного подпора

Вилуйское водохранилище расположено в зоне мерзлых грунтов мощностью до 300 м, что определяет температурный режим водоема в период становления биоты. Температура верхних слоев воды в июле-августе зависит от притока воды из отдельных распадков, ветроволновых условий и т. д. и представляет собой мозаичное распределение участков с температурой от 14 до 20°C [48].

При образовании водохранилища было затоплено значительное количество древесной массы, при разложении которой в воду в течение нескольких лет поступали смолы, таннины, урсонная кислота. Первые 5 лет после достижения НПУ наблюдалось нарушение газового режима водоема, причем бескислородная зона в придонных слоях занимала более половины площади образовавшегося водоема (до 213 км). Биогенных элементов в воде вполне достаточно для развития фитопланктона.

Формирование зоопланктона Вилуйского водохранилища происходило за счет речных аборигенов и выходцев из пойменных озер и болот [48]. Наиболее приспособленными к изменившимся условиям оказались обитатели озер второй надпойменной террасы. Разливы водохранилища в первые годы были заняты видами *Daphnia*, *Bosmina*, *Acanthocyclops*, а на участках выклинивания подпора доминировали коловратки и Calanoidae. На долю типичных речных видов приходилось только 11% видов, ранее населявших Вилую и Чону, остальные 89% были озерные формы.

В 1962 г. обнаружено 78 видов зоопланктона, в 1968 г. – 36. Зоопланктон носил копеподно-клядоцерный характер. Были широко представлены ветвистоусые фитофилы: *Pleuroxus adunctus*, *P. trigonellus*, *P. striatus*, *P. uncinatus*, *P. truncatus*, *Acroperus harpae*, *A. neglectus*, *Camptocercus rectirostris*, *Rynchotalona rostrata*, *M. laticornis*, *S. vetulus*, среди которых наблюдались формы, характерные для зарослей озер и детритофаги: *Paracyclops fimbriatus*, *Eudiaptomus coeruleus*, *Acanthodiptomus dentifer*, *Neutrodiaptomus incongruens*, *Mixodiptomus theeli* [60].

В 1969 г. обнаружено 65 видов зоопланктона, преобладали аборигены: *K. cochlearis*, *B. longirostris*, *Ch. sphaericus*, *M. leuckarti*, биомасса составила 2 911 мг/м³. В 1970 г. обнаружено 83 вида, биомасса достигла 6 011 мг/м³, видовой состав зоопланктона значительно изменился за счет обитателей подтопленных пойменных озер. Доминировали *D. longispina*, *B. obtusirostris*, *C. scutifer*, *C. furcifer*, *Notholca longispina*. Наиболее благоприятными для развития зоопланктона оказались участки разливов, в них летом 1969 г. средняя биомасса достигала 6 г/м³ при численности 53 900 экз./м³, а в периоды пиков развития организмов приближалась к 10–13 г/м³ (Дуранинский и Кусаганский разливы). В 1971 г. обнаружено 89 видов, биомасса которых – 7 639 мг/м³, а в 1972 г. – 93 (доминировали выходцы из озер и болот), биомасса зоопланктона резко сократилась (2 789 мг/м³) за счет выпадения некоторых видов, их выедания растущей популяцией рыб-планктонофагов и за счет разбавления зоопланктона, обусловленного увеличением объема водных масс и площади водохранилища, причем в при-

брежных мелководных участках плотность зоопланктона оставалась достаточно высокой, а в открытой части водохранилища резко снизилась [60, 70–73]. Из состава зоопланктона выпали *Arctodiaptomus dentifer*, *E. coeruleus*, *Mixodiaptomus theeli*, *N. incongruens*, некоторые виды р. *Pleuroxus*, сократилось число коловраток. В 1973 г. обнаружено 90 видов, в 1974 г. – 80; ветвистоусые рачки были представлены 24 видами, веслоногие – 26 и коловратки – 30 видами, биомасса составила 1 527 мг/м³. К десятому году существования водохранилища определился доминирующий состав: *K. longispina*, *Conochilus unicornis*, *Daphnia longiremis*, *B. obtusirostris*, *C. quadrangula*, *Cyclops scutifer*, *Neutrodiaptomus pachypoditus*, *E. graciloides*. Основу биомассы составляли ветвистоусые рачки. Причем прослеживались два комплекса организмов: одни (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Polyphemus*, *Daphnia*) характерны для зоопланктона Чонского разлива, другие – (*Daphnia*, *Bosmina*, *Mesocyclops*, *Cyclops*) относились к разливам Вилюя. Далее произошло еще некоторое сокращение видового разнообразия за счет немассовых форм: в 1975 г. обнаружено 67 видов зоопланктона, в 1976 г. – 51.

По мере формирования зоопланктонного сообщества нового водоема, аборигенные виды часто вытеснялись полностью. Становление гидрохимического и гидробиологического режимов происходило замедленными темпами в условиях мерзлых грунтов и резко континентального климата. За 8 лет (1969–1976 гг.) из состава зоопланктоценоза выпали 42 вида зоопланктона.

В 1987 г. отмечена существенная перестройка зоопланктоценозов. В доминирующий комплекс летом вошли *Scapholeberis mucronata* и *P. pediculus*. Кроме того, снизилась доля веслоногих раков с 23% в 1978 г. до 8% в 1987 г. Одновременно выросла роль ветвистоусых. Средняя биомасса зоопланктона достигала 8,5 г/м³ при численности 240 тыс. экз./м³. В целом уровень трофности водохранилища вырос [73].

2.2. Формирование зоопланктона Новосибирского водохранилища

Водосборный бассейн **Новосибирского водохранилища** расположен на юге Западной Сибири на территории Алтайского края, Республики Алтай, Новосибирской и частично Кемеровской областей. Водохранилище – длинного типа с сезонным регулированием. Его можно разделить на три участка: нижняя озеровидная часть от плотины до с. Завьялово, средняя – до с. Усть-Алеус и верхняя речная – до г. Камень-на-Оби (рис. 2.8).

Анализ проведен по материалам отобраным и обработанным в 1956–1957 гг. А.В. Солоневской (1961), в 1959–1962 гг. Э.П. Битюковым (1961, 1964), в 1964 г. Л.М. Барановой (1967), в 1970–1977 гг. Д.П. Померанцевой (1973, 1976а, 1976б, 1977, 1978), в 1981 г. Н.С. Котиковой (1985).



Рис. 2.8. Карта-схема Новосибирского водохранилища: I – верхний участок, II – средний участок, III – нижний озеровидный участок

Источником формирования зоопланктонного сообщества водохранилища стал не бедный потамопланктон р. Обь, а планктон затопленных водоемов. В 1956 г. в р. Обь и пойменных озерах было обнаружено 67 таксонов (16-Rotatoria, 35-Cladocera, 16-Copepoda). В Оби доминировали *B. calyciflorus*, *B. capsuloflorus*, *A. priodonta*, *K. cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra trigla*, *F. longiseta*, *B. longirostris*, *C. quadrangula*, *D. brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Ch. sphaericus*, *M. leuckarti*, *E. serrulatus*, *M. albidus*, *C. strenuus*. На различных участках русла р. Оби биомасса указанных массовых видов достигала 143–352 мг/м³, что составляло 70–95% общей биомассы зоопланктона. На большинстве исследованных участков будущего водохранилища особенно с быстрым течением и слабо развитой прибрежной растительностью по численности преобладали коловратки [74].

Река Обь имела многочисленные протоки, несколько различные по своему характеру. Прирусловые протоки (у деревни Гуселетово, за о. Большим, у пос. Чингисы) по быстроте течения и глубинам мало отличались от русла (скорости течений превышали 0,5 м/сек). В них основную часть зоопланктона, как и в русле, составляли коловратки. Второе место принадлежало молодым веслоногим рачкам (науплии и копеподиты младших стадий развития). Биомасса зоопланктона в этих протоках была низкая, в среднем 84 мг/м³.

Сопоставляя видовой состав зоопланктона в пойменных протоках, в русле и прирусловых протоках, следует отметить его различный характер. Летом в пойменных протоках усиливался процесс заиления, замедлялось течение, в прибрежной зоне развивались заросли макрофитов, что создавало благоприятные условия для роста рачкового зоопланктона, который по видовому составу приближался к составу планктона пойменных озер. Биомасса зоопланктона в пойменных протоках была почти вдвое выше, чем в прирусловых и достигала 157 мг/м³. Многочисленными в планктоне были веслоногие рачки, составлявшие не менее 73% биомассы, однако в видовом отношении наиболее разнообразно были представлены ветвистоусые (главным образом, тонкие фильтраторы и фитофильные формы). Коловратки попадались единично.

На исследуемом участке р. Обь из 19 впадающих притоков А.В. Солоневской было обследовано пять. Правобережные притоки р. Каракан и р. Бердь протекают по суходолам и имеют значительный скоростной режим. Зоопланктон в этих притоках был беден как в видовом, так и в численном отношении. Зоопланктон р. Каракан был представлен, в основном, ветвистоусыми рачками, удельный вес которых в общей массе составлял 97%. В р. Бердь, где скорости течения значительно выше, в значительном количестве встречались коловратки (до 40%). В левобережных притоках биомасса зоопланктона была значительно выше, чем в правобережных. Доминировали в составе зоопланктонного сообщества веслоногие рачки. Различие в биомассе и в видовом составе зоопланктона, по-видимому, объясняется тем, что левобережные притоки до впадения в р. Обь проходят по обширной пойме и испытывают влияние пойменных водоемов.

Зоопланктон пойменных озер (Каменское, Бычье, Курья, Исток, Темновское и др.) отличался большим разнообразием. В озерах было обнаружено 17 видов ветвистоусых рачков, среди которых наиболее многочисленным был *Peracantha truncata*, а веслоногие рачки были представлены 8 видами, причем ведущими во всех озерах были *M. leucarti*, *M. crassus*. Из коловраток наиболее распространенной формой была *Polyarthra trigla*, только в оз. Курья доминировали *Schizocerca (Brachionus) diversicornis* и *A. priodonta*. Биомасса зоопланктона в озерах левобережной поймы и против с. Соколово (Каменное, Исток, Бычье) в среднем равнялась 532 мг/м³, причем веслоногие рачки составляли не менее 90% общей биомассы. Высокая биомасса зоопланктона наблюдалась в оз. Курья, которое в летний период сохраняло связь с р. Ирмень через Курьинскую протоку. Основной группой в зоопланктоне этого озера были коловратки, которые составляли до 77% биомассы за счет развития *B. diversicornis*, *A. priodonta*, второе место занимали веслоногие рачки (15,8%). В оз. Темновском наблюдались такие же высокие показатели биомассы зоопланктона (до 3 220,5 мг/м³). Однако здесь доминировали ветвистоусые рачки (75%). Второе место занимали веслоногие (24%).

После достижения НПУ в 1957 г. в Новосибирском водохранилище обнаружено 58 видов зоопланктона (14—Rotatoria, 33—Cladocera, 11—Copepoda), выпали 13 видов, характерные для заболоченных водоемов и русла р. Оби, но появились ранее не отмеченные виды: *D. hyalina*, *Pleuroxus laevis*, *C. strenuus*, *C. vicinus*. В планктоне водохранилища преобладали литоральные виды, а количество факультативно-планктонных, по сравнению с таковыми в реке, возросло почти вдвое.

В 1957 г. подпор по руслу реки распространился от плотины до с. Быстровка. На этом участке образовался обширный озеровидный водоем. В русле р. Оби выше зоны подпора количественный состав и показатели биомассы зоопланктона в июле 1957 г. были сходными с данными предшествующего года. На этом участке основная роль в образовании биомассы зоопланктона принадлежала молодежи веслоногих рачков и в меньшей степени коловраткам *A. priodonta* и *B. calyciflorus*. В планктоне русловой части водохранилища доминировали коловратки. Биомасса зоопланктона в июле 1957 г. у плотины составила 480 мг/м³, 81% от этого количества приходился на долю *B. calyciflorus*. Выше подпора, на Быстровском разрезе, биомасса зоопланктона была меньше (308 мг/м³), причем 67% этой биомассы составлял рачковый планктон. По-видимому, на этом участке сказалось влияние многочисленных пойменных водоемов, богатых веслоногими и ветвистоусыми рачками.

На вновь залитых участках поймы зоопланктон формировался очень своеобразно. На правобережье (Быстровский разрез), в районе речки Атамановки, биомасса зоопланктона была невысокой (196 мг/м³), при этом 68% приходилось на долю коловраток, представленных *B. calyciflorus*, *B. angularis*, *K. cochlearis*. Второе место занимала молодежь веслоногих рач-

ков и в небольшом количестве попадались ветвистоусые: *B. longirostris*, *Ch. sphaericus* и *C. quadrangula*. На левобережной пойме (Ирменская пойма) биомасса планктона на том же разрезе была в четыре раза выше биомассы правобережной поймы (880 мг/м³). Веслоногие рачки здесь составляли 69%, причем доминировали науплиусы и копеподитные стадии, из взрослых особей часто встречались *M. crassus* и *M. albidus*.

Наивысшие показатели биомассы зоопланктона (2 527 мг/м³) наблюдались в июле 1957 г. на затопленных Чемских болотах в 6 км от плотины. Интенсивному развитию зоопланктона способствовали многочисленные острова, образовавшиеся из всплывших торфяников, между которыми находились участки, защищенные от волнобоя и заросшие кладофорой. Зоопланктон здесь был представлен, в основном, веслоногими и ветвистоусыми рачками. Последние составляли 74% биомассы, из которых около 64% приходилось на долю *D. cucullata* и лишь 10% на другие виды ветвистоусых (*D. hyalina*, *B. longirostris*, *S. mucronata*, *D. brachyurum*, *L. kindtii*). В августе 1957 г. биомасса зоопланктона затопленного русла на Быстровском створе повысилась до 400 мг/м³. Причем с уменьшением численности рачков увеличивалось количество коловраток: *B. calyciflorus*, *A. priodonta*. В приплотинном участке биомасса зоопланктона в августе достигала 2 049,7 мг/м³ за счет массового развития *A. priodonta*. На участках залитых сельскохозяйственных угодий правобережной поймы биомасса поверхностного планктона увеличилась более чем в три раза, но заметных изменений в составе зоопланктона не произошло. На участках левобережного затопленного луга биомасса снизилась с 880,9 до 592 мг/м³. Обеднение ее произошло за счет резкого уменьшения численности веслоногих рачков. Видовой состав и количественная характеристика других групп оставались без изменений. По-прежнему высокие показатели биомассы зоопланктона сохранялись на Чемских болотах. Здесь, как и в июле, доминировал рачковый планктон (99%), причем наряду с основной формой *D. cucullata* большую численность имела *D. hyalina* (11,7 тыс. экз/м³) – виды, которые обитают, главным образом, среди водной растительности, предпочитая заросли погруженных рдестов и растений с плавающими листьями. В устье Бердского залива, как и в русле р. Оби, преобладала *A. priodonta*.

Распределение зоопланктонов в поверхностном и придонном слоях воды на разных участках было неравномерным. Зоопланктон на русловых участках состоял, в основном, из коловраток и концентрировался в верхних слоях воды. На залитой пойме придонный зоопланктон в десятки раз богаче поверхностного. Основными компонентами придонного слоя были крупные ветвистоусые рачки: *S. vetulus*, *S. expinosus*, *D. hyalina*, *C. quadrangula*, *E. lamellatus* – фитофильные формы, биотопически приуроченные к зарослям растительности. По-видимому, богатство придонного зоопланктона объясняется его скоплением среди затопленной растительности. Кроме того, большинство перечисленных рачков являются эвриоксифильными формами, и на них не влияет дефицит кислорода, создающийся

при разложении растительных остатков. На Чемских болотах в августе произошло обеднение придонного зоопланктона. В остальное время там наблюдалась картина, характерная для всех участков затопленной поймы.

В сентябре с падением температуры воды видовой состав организмов по сравнению с августовским стал беднее. Преобладали коловратки: *A. priodonta*, *B. calyciflorus*. В придонном зоопланктоне встречались *S. vetulus*, *S. expinosus*, *E. lamellatus*, *D. cucullata*, *C. vicinus*. Очень резкое снижение биомассы зоопланктона в сентябре отмечалось на Чемских болотах (42,9 мг/м³). Ведущими формами здесь были *E. graciloides* и *C. vicinus*. Необходимо отметить, что снижение биомассы зоопланктона в районе Чемских болот в августе и особенно в сентябре 1957 г. последовало за снижением численности фитопланктона на этом участке (Куксн, 1961), которое, по-видимому, объясняется недостаточным количеством органических веществ над затопленными торфяниками.

В 1958 г. изменение гидрологического режима коснулось средней и в 1959 г. – верхней части водохранилища. Наполнение водохранилища было закончено в 1959 г. Границы водоема расширились до проектных. Течения в 1958–1959 гг., как и в 1957 г., наблюдались вдоль правого берега водохранилища в пределах затопленного русла, максимальное среднее значение скорости (0,33 м/сек) на приплотинном участке отмечалось в июне во время весенне-летнего паводка, а к концу навигации скорость течения не превышала 0,1 м/сек. На верхнем участке бывшего русла в долине р. Оби между деревней Усть-Алеус и г. Камень-на-Оби за счет затопления широкой (5–6 км) поймы образовалось обширное мелководье с глубинами 2–8 м и большим количеством островов [74].

В 1959 г. создавшийся новый гидрологический режим вызвал окончательное разрушение ранее существовавших биоценозов. В этом же году число видов зоопланктона увеличилось до 89 (28–Rotatoria, 40–Cladocera, 21–Copepoda) за счет массового развития рачков и коловраток, попавших в водохранилище из затопленных проток и пойменных озер [12]. Преобладали фитофильные и ацидофильные ветвистоусые рачки. Сократилось число видов веслоногих рачков преимущественно из сем. *Diaptomidae*. Отмирание водной растительности привело к тому, что целый ряд фитофильных зоопланктеров, ранее встречавшихся в большом количестве, стал редким. В результате этого оказалось, что при большом видовом разнообразии зоопланктона только немногие виды являлись массовыми, формируя новый олигомикстный комплекс зоопланктона, свойственный открытым частям больших озер. Доминировали *A. priodonta*, *S. pectinata*, *B. calyciflorus*, *B. angularis*, *K. quadrata*, *P. trigla*, *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *D. longispina*, *B. longirostris*, *C. reticulata*, *M. leuckarti*, *A. viridis*. Летом с повышением температуры воды до 20,5°C по всему водохранилищу наблюдалось интенсивное развитие зоопланктона. Характерно увеличение биомассы зоопланктона по направлению к плотине. Непрерывный приток речной воды, бедный зоопланктоном, пополняется планктоном, развивающимся в

верховьях водохранилища. Биомасса зоопланктона на верхнем участке в июле-августе 1959 г. не превышала 100 мг/м^3 . В средней зоне биомасса увеличивается до 400 мг/м^3 (на разрезе в 110 км выше плотины), а на приплотинном участке достигала $4\,000 \text{ мг/м}^3$. В летнее время наибольшими показателями биомассы характеризовалась левобережная пойма. В районе Ирменской поймы и на прилегающих к ней участках биомасса в среднем равнялась $7\,000 \text{ мг/м}^3$, достигая на отдельных точках $9\,400 \text{ мг/м}^3$. На участке водохранилища, расположенном от зоны выклинивания подпора до разреза Береговое-Быстровка, наибольшее значение имели коловратки. При этом в верхней части водохранилища основную роль играл *B. calyciflorus*, его численность достигала 60 тыс. экз. / м^3 , составляя около 50% всей биомассы. Ниже *B. calyciflorus* исчезает из состава зоопланктона, и на его месте появляется *A. priodonta*, составляющая более 70% биомассы. В составе зоопланктона приплотинного участка и Бердского залива основную роль играли ветвистоусые рачки, среди которых доминировали *D. longispina*, *B. longirostris*, *C. reticulata*. Веслоногие рачки составляли здесь около 20% биомассы зоопланктона и были представлены в основном *M. leuckarti*. Коловраток в планктоне было очень мало.

При сравнении параметров развития зоопланктона над разными участками ложа водохранилища Э. П. Битюков (1964) [12] указывает, что наиболее бедным оказался планктон участков затопленной правобережной поймы, затем шли участки русла р. Оби, далее участки затопленных лугов и прибрежный планктон; несколько богаче оказался планктон Ирменской поймы и затопленных Чемских болот и наиболее продуктивен зоопланктон участков затопленного леса.

В 1963 г. процесс разложения затопленной растительности практически завершился [39, 40], а заросли макрофитов на мелководьях и в заливах еще не сформировались. Зоопланктон был представлен 72 видами (35-Rotatoria, 24-Cladocera, 13-Copepoda) [4], доминировали планктонные и эвритопные формы (рис. 2.9). По сравнению с 1956 г. из состава зоопланктона выпали 21 вид ветвистоусых и 8 видов веслоногих рачков: *Lepadella ovalis*, *Diurella stylata*, *Brachionus capsuliflorus*, *Trichotria curta*, *Polyarthra trigla* (замещается видом *P. euryptera*), *Daphnia hyalina*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *Alonella excisa*, *A. nana*, *Bosminopsis deitersi*, *Alona guttata*, *A. costata*, *Iliocryptus sordidus*, *Macrothrix laticornis*, *Pleuroxus uncinatus*, *Macrocyclus albidus*, *M. fuscus*. Кроме того, выпали 6 видов диаптомид: *Eudiaptomus coreuleus*, *Arctodiaptomus bacillifer*, *Neutrodiaptomus incongruens*, *Mixodiaptomus thelli*, *M. incrassatus*, *A. denticornis* – это, главным образом, редко встречающиеся реофильные формы.

В первые годы (1957–1961 гг.) содержание углекислого газа по акватории водохранилища было довольно неоднородным, особенно высокие концентрации CO_2 в летний период наблюдались в левобережной зоне над затопленной поймой, в крупных изолированных заливах водохранилища (Чингисский залив, Шарапский залив) и особенно в районе затопленных торфяников

Число видов

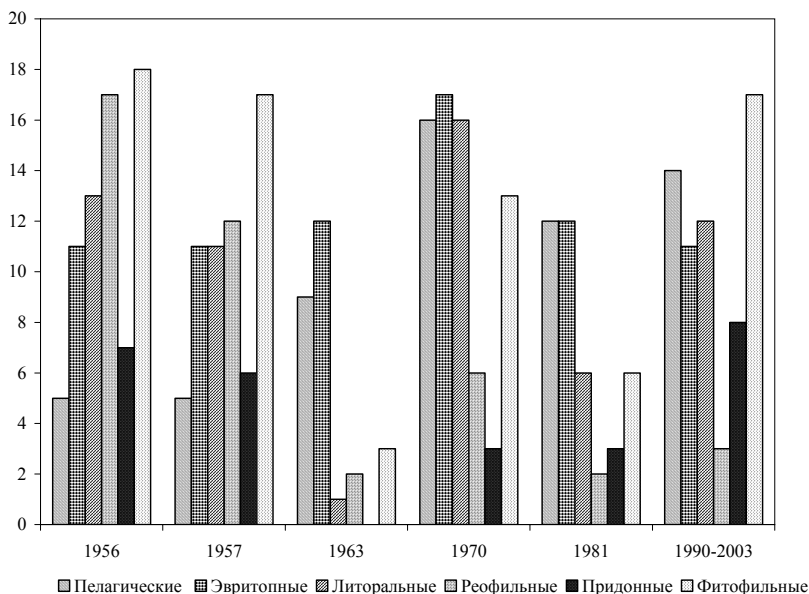


Рис. 2.9. Сукцессия видового состава зоопланктона в связи с экологическими характеристиками видов

(Ленинский разрез, бывшие Чемские болота). Растворенная углекислота обуславливала кислую реакцию воды и обеспечивала существование ацидофильных группировок. К 1963 г. содержание CO_2 редко превышало 2 мг/л и водородный показатель в период открытой воды колебался в пределах 7,38–8,17. Обычно он был близок к 7,60, т. е. реакция воды сменилась на слабощелочную и ацидофильные формы выпали из состава зоопланктонного сообщества.

Таким образом, элиминация видов шла в основном за счет выпадения фитофильных и ацидофильных экологических группировок. К 1963 г. возросла роль факультативно-пелагических видов. Основное ядро зоопланктона Новосибирского водохранилища, несмотря на его большое видовое разнообразие, состояло из немногих эврибионтных видов: *P. euryptera*, *P. vulgaris*, *K. cochlearis*, *K. quadrata*, *B. longirostris*, *M. leuckarti*, *A. priodonta*.

Низкий урочный режим водохранилища в 1963 г., когда коэффициент проточности уменьшился до 5,86, еще в большей степени определил обособленность различных его участков. Вдоль продольной оси водоема образовался ряд экологических зон, различающихся степенью подпора

воды, и как следствие, скоростями течения, глубинами, термикой, прозрачностью и рядом биологических факторов среды (различных водорослей, бактерий и т. д.). Вследствие этого по длинной оси водоема наблюдалась смена комплексов зоопланктона: в каждой экологической зоне группы руководящих видов дополняли стенотопные виды. По всей акватории водохранилища можно выделить три комплекса. Первый комплекс распространялся от верховья водохранилища до середины суженного участка. Этот район характеризовался высоким содержанием в воде взвешенных наносов, которые приносились в водоем р. Обь. В районе затопленного русла и в прирусловых протоках сохранялось влияние речных условий. 90% биомассы зоопланктона на этом участке в 1963 г. составляли коловратки. Кроме основного ядра видов зоопланктеров здесь были обнаружены в большом количестве *F. longiseta* и *B. calyciflorus*. Необходимо отметить очень бедный видовой состав зоопланктонного сообщества на этом участке.

Формы второго комплекса наблюдались от середины суженного участка (с. Красный Яр), включая нижнюю озеровидную часть, до плотины. Здесь была ослаблена проточность, а в озеровидной зоне течение почти отсутствовало. Мутность воды уменьшилась в районе с. Ордынское в среднем до 100 г/м^3 даже в период прохождения весенних паводковых вод, а летом при отсутствии штормов концентрация взвешенных наносов в приплотинном участке составляла $10\text{--}15 \text{ г/м}^3$. Высокая прозрачность воды способствовала развитию рачков-фильтраторов. Кроме того, в этой зоне создались более разнообразные условия за счет наличия обширных заливов, мелководий, возник благоприятный термический режим. На этом участке к основному ядру зоопланктона добавились *Ch. sphaericus* (эвритопен), *C. quadrangula* (обитатель побережья и открытой части водоема с замедленным течением), *D. cucullata* (пелагическая форма, избегает кислых вод), *D. longispina* (эвритопен и эвритермичен), *D. brachyurum* (обитает в зарослях и в поверхностных слоях открытой части водоема, избегает участков с течением). Доля коловраток в зоопланктоне резко снизилась. В районе с. Ордынское коловратки составляли 44% общей биомассы, а на приплотинном участке всего 2,8%.

Нижняя озеровидная часть водохранилища наиболее разнообразна по видовому составу. Кроме основного ядра зоопланктона и Cladocera второго комплекса здесь встречались *B. hudsoni* (в предыдущие годы не отмечался), *C. unikornis*, *S. pectinata* (планктонная форма, космополит), *E. dilatata* (обитатель прибрежных зарослей и придонной зоны), *C. vicinus* (пелагическая форма), *M. crassus* (обитатель эвтрофных и мезотрофных водоемов).

Таким образом, для зоопланктона Новосибирского водохранилища в 1963 г. можно выделить комплекс речных форм коловраток, лимнический кладоцерный комплекс и комплекс озерных форм коловраток и копепод. Нарастание биомассы закономерно шло по направлению от верховьев во-

дохранилища к плотине. Наибольшие значения величины биомассы зоопланктона относились к левобережью. Такое распределение определялось гидрологическими особенностями водохранилища. Основной поток поступающей воды шел по бывшему руслу р. Оби, прижатому к обрывистому правому берегу. Большие глубины, течение и взвешенные наносы оказывали отрицательное влияние на развитие зоопланктона. Эта тенденция сохранилась до настоящего времени. Небольшие глубины, влияние зоны осушения, развитие макрофитов в левобережной части водохранилища создали благоприятные условия для рачкового планктона.

С 1970 г. зоопланктон Новосибирского водохранилища подробно исследовался Д.П. Померанцевой [63–65].

В 1970–1972 гг. в водохранилище обнаружены 81 вид и подвид зоопланктеров (35–Rotatoria, 32–Cladocera, 14–Copepoda) [64]. Таким образом, по сравнению с более ранними данными произошло сокращение видового спектра, главным образом за счет рачкового планктона. Из всего списка зоопланктона к числу массовых видов, как и в прежние годы, относится только небольшая часть. Из коловраток доминировали *A. priodonta*, *B. calyciflorus*, *K. quadrata*, среди ветвистоусых – *D. longispina*, *D. cucullata*, *D. brachyurum*, *B. longirostris*, из веслоногих – *M. leuckarti*, *C. strenuus*, *A. viridis*, *E. graciloides*. Распределение гидробионтов по участкам водохранилища по-прежнему было зависимо от гидрологических условий водоема. В верхней части, сохраняющей речные условия, наблюдалось наименьшее число видов зоопланктона. В средней зоне ослабление проточности, наличие мелководий и заливов с развитой высшей водной растительностью создавало благоприятные условия для обитания многих организмов, не отмеченных в верхнем участке или имевших там ограниченное развитие. Однако в нижней зоне число видов сокращалось (в 1963 г. оно было выше, чем в средней зоне). По-видимому, этот факт объясняется практическим отсутствием здесь течения и более однообразными условиями. В русловой зоне верхнего участка, где течение наблюдается и летом (0,9 м/сек), отмечалось обилие коловраток. В зарослевых участках мелководий по левобережью доминировал рачковый планктон. В средней зоне преобладали веслоногие ракообразные, ведущая роль принадлежала веслоногим *M. leuckarti*, *A. viridis*. В Ирменском и нижнем участках, где течение практически отсутствует, доминировали ветвистоусые рачки, главным образом *D. longispina*, *D. cucullata*, *B. longirostris*, *D. brachyurum*. Во всех зонах в зарослях макрофитов в массе развивались ветвистоусые рачки, достигая 3,5 г/м³ (июль 1971 г.). Доминировали в зарослях *S. crystallina*, *Ch. sphaericus*, *P. trigonellus*.

Сравнение материалов 1957 г. [74], 1963 г. [4] и 1970–1972 гг. [64] позволяет отметить, что закономерности в распределении зоопланктона оставались прежними. Сезонные изменения качественного и количественного состава зоопланктеров были связаны с гидрологическими условиями, нарастание численности и биомассы зоопланктона происходило по на-

правлению к плотине, ведущая роль в общей биомассе принадлежала рачковому планктону. Однако в процессе становления водоема отмечено уменьшение количественного развития зоопланктона.

Колебания видового состава зоопланктона Новосибирского водохранилища в последующие годы незначительны.

В ряде европейских водохранилищ формирование рачкового планктона и частичная элиминация коловраточного происходила быстро, за 2–4 года. За этот период формировалось и устойчивое доминирующее ядро видов [7, 10, 30, 58, 83].

Первый этап формирования зоопланктона характеризуется увеличением количества видов зоопланктона, отмеченным, например, при становлении Братского [89], Иркутского [17], Усть-Илимского [7] водохранилищ, и вспышкой численности и биомассы зоопланктона, характерной для первых лет. Это объясняется временным удобрением водоема при разложении почвенно-растительного покрова. На втором этапе формирования зоопланктонного сообщества происходит сокращение количества видов и уменьшение биомассы, пока система не придет к равновесному состоянию. Поскольку затопление Новосибирского водохранилища происходило в течение трех лет, то, согласно общей закономерности, уменьшение количества зоопланктона должно было наступить на четвертый-пятый годы после достижения НПУ [7, 16, 27, 58, 75].

Можно отметить, что к 1963 г. практически закончился первый этап формирования зоопланктонного сообщества. В процессе становления водохранилища происходила сукцессия видов, хорошо заметная при сравнении ядра зоопланктонных комплексов каждого из исследованных лет. В первый год руководящие виды ядра зоопланктонного комплекса в затопленной части водохранилища были представлены, в основном, коловратками. В 1958–1959 гг. уже наметилась тенденция к преобразованию доминирующего комплекса – в него входили ракообразные как из речного планктона, так и типичные планктонные обитатели пелагиали озер. К 1963 г. завершился этап смешанных планктоноценозов, характеризующийся прежде всего разнообразием экологических характеристик обнаруживаемых видов. С зарегулированием реки общая биомасса зоопланктона значительно увеличилась. По Быстровскому разрезу в 1957 г. максимум составлял 350 мг/м^3 , в 1959 г. – 900 мг/м^3 , в 1963 г. – $3\,800 \text{ мг/м}^3$. Таким образом, общая биомасса возросла более, чем в 10 раз. Еще более показательны ее величины на участке в устье Бердского залива. В 1956 г. она достигала здесь 352 мг/м^3 , а в 1963 г. уже $7\,537 \text{ г/м}^3$.

Очевидно, что к 1970 г. уже завершился второй этап формирования зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища, поскольку видовой и численный состав зоопланктона остался в последующие годы более-менее стабильным. Н.С. Котикова [54] и Д.П. Померанцева [64, 65] при описании зоопланктона различных участков акватории водоема выделяют практически одно и то же доминирующее ядро массовых видов: в

верхней зоне доминируют *C. strenuus*, *D. longispina*, *B. calyciflorus*, *K. quadrata*, *B. longirostris*; в средней зоне основное ядро составляют те же виды, к которым добавляются *A. priodonta*, *M. leuckarti*, *Ch. sphaericus*, а в придонных слоях – *F. longiseta* и *E. graciloides*; в нижней зоне ведущая группа – ветвистоусые рачки: *B. longirostris*, *C. quadrangula*, *D. cucullata*, *B. coregoni*, *D. brachyurum*, из коловраток – *K. quadrata*, из веслоногих – *E. serrulatus* и его личиночные формы.

Исходя из этих данных, можно предполагать, что процесс формирования зоопланктона завершился позже 1963 г., но до 1970 г. То есть смена видового состава зоопланктона Новосибирского водохранилища произошла не за 2–3 года, и даже не за 5–6 лет. В это время завершились лишь основные перестройки от значительного обеднения до наибольшего разнообразия видов, а дальнейшее формирование зоопланктонного сообщества происходило уже не столь быстро, однако затронуло не только редкие и единично встречающиеся виды, но и доминантное ядро. То есть процесс формирования зоопланктона продолжался более 7 лет с начала заполнения водохранилища, что, по-видимому, связано с растянутым временем заполнения водоема и медленным изменением экологических условий. Затем наступил этап продолжительной сукцессии, что практически не сказалось на видовом составе зоопланктона, но проявилось в его количественном развитии и соотношении таксонов (рис. 2.10). Такой тип формирования зоопланктона характерен и для ряда других водохранилищ Сибири, в которых более или менее устойчивый лимнический комплекс установился лишь к пятому-шестому году после достижения НПУ [8, 10, 83].

Изложенные выше данные за период, предшествующий нашим исследованиям, позволяют сделать следующие выводы о многолетней сукцессии зоопланктона. В период наполнения водохранилища число видов увеличилось за счет обитателей затопленных пойменных озер и болот. При этом зоопланктон водохранилища характеризовался большим разнообразием экологических характеристик обнаруживаемых видов. В 1957–1959 гг. в планктоне преобладали литоральные виды, а количество факультативно-планктонных, по сравнению с таковыми в реке, возросло почти вдвое. Для многих видов, поступивших в водоем из пойменных водоемов или с речным планктоном, вновь созданные условия не соответствовали их экологическим характеристикам. Но уже начиная с 1959 г. проявляется тенденция стабилизации видового состава. Наступает расселение видов по своим экологическим нишам. Многие из них, не найдя подходящих условий, из планктона выпали, зато некоторые виды, ранее встречавшиеся очень редко и единично, получили массовое развитие. В результате, к 1963 г. ведущая роль в планктоне водохранилища перешла к пелагическим видам. За ними следовали литоральные и семипелагические, а число факультативно-планктонных уменьшилось.

Формирование зоопланктона в Новосибирском водохранилище, как и в других подобных водоемах, характеризовалось вспйшкой биомассы в первые

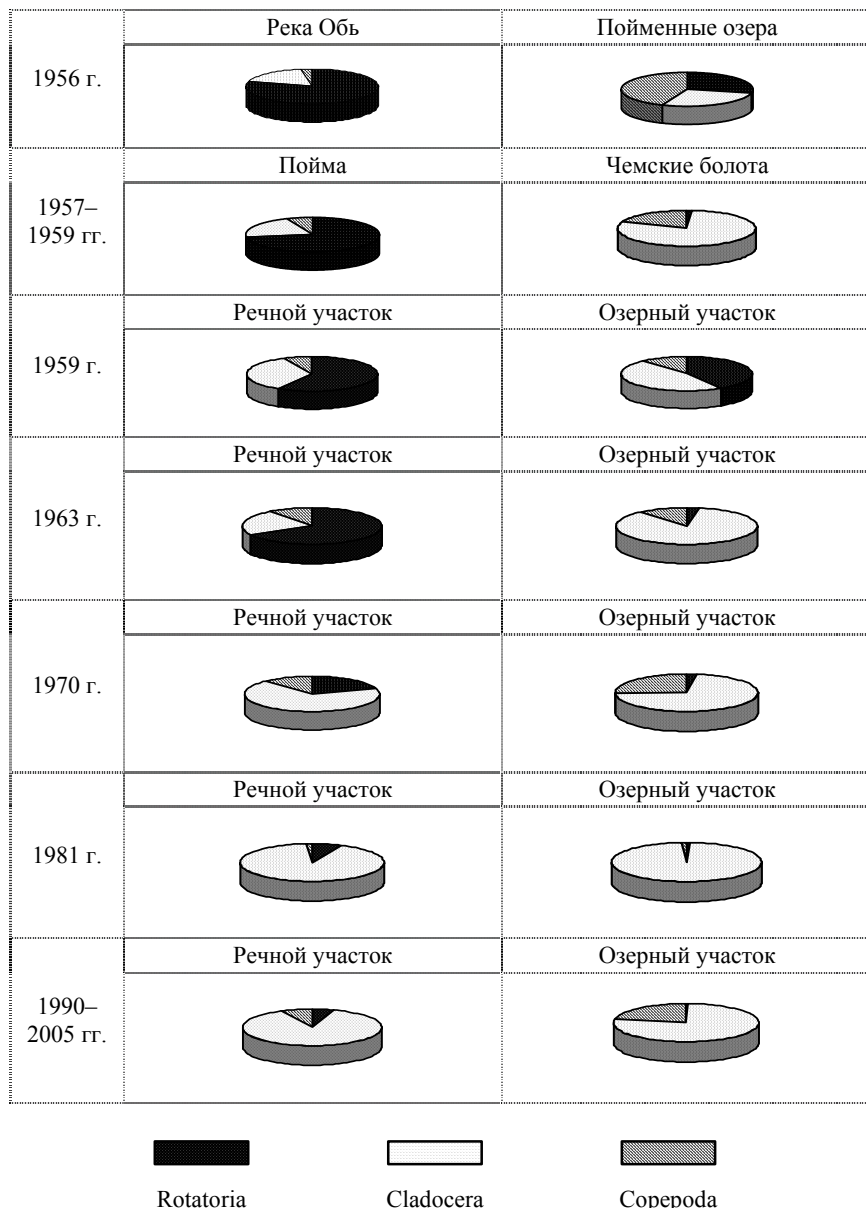


Рис. 2.10. Изменение доли таксономических групп зоопланктона (%) в ходе многолетней сукцессии Новосибирского водохранилища

годы затопления за счет формирования очень хороших трофических условий. Затем эти условия в связи с минерализацией органики и со снижением количества бактериопланктона ухудшились, что вызвало сокращение численности видов.

В настоящее время в Новосибирском водохранилище происходит медленная сукцессия видового состава зоопланктона, не касающаяся доминантного ядра, обусловленная, главным образом, переменами в гидрофизических и гидрохимических условиях (расширение левобережных мелководий за счет абразии берегов, зарастание заливов и мелководий макрофитами, постепенная эвтрофикация водоема). С 1990 по 2003 г. в зоопланктоне обнаружены 88 видов (38-Rotatoria, 37-Cladocera, 13-Copepoda). Появились новые виды – индикаторы β-сапробности: *Lecane luna*, *Moina macrocopa*, *Pleuroxus striatus*, *P. adunctus*, *Monospilus dispar*. В озерной части водохранилища после 1995 г. *D. longispina* стала встречаться реже, зато *D. cucullata* встречается в массе, *B. longirostris* стала одной из ведущих форм среди ветвистоусых рачков, а *K. quadrata* и *F. longiseta* – среди коловраток. Исчезли из состава планктона *F. longiseta* var. *limnetica*, *F. terminalis*, *Bosmina kessleri*, *Simocephalus serrulatus*. В 2000–2003 гг. широкое распространение получили *Polyarthra euryptera*, *Bosminopsis deitersi*, *Macrothrix laticornis*, *Iliocryptus sordidus*, *Ploesoma truncatum*, которые не встречались в составе зоопланктонного сообщества с 1967 г., что, по-видимому, связано с расширением площадей, заросших макрофитами и участвовавшим «цветением» воды [39–43].

3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Для водохранилищ, в верховьях которых находятся реки, таких как Новосибирское, Братское, Усть-Илимское, Саяно-Шушенское, Красноярское и Вилуйское, характерна быстрая перестройка ранее существовавших ценозов в озерные. В этих водоемах максимальные изменения видового состава отмечались в первые три года наполнения [10]. Сначала происходит смешение ценозов реки и пойменных водоемов, и уже в первый год наполнения наблюдается выпадение некоторых видов. То есть происходит снижение видового разнообразия при повышении общей биомассы. Если процесс заполнения растягивался на 2–3 года, то максимум таксономического разнообразия приходился даже на первый год после достижения НПУ [3, 48, 61, 62, 70, 77, 89, 90]. В Иркутском и Хантайском водохранилищах, в верховьях которых расположены большие озера, процесс становления доминантного ядра завершился быстрее, и на всех этапах становления преобладал зоопланктон аллохтонного происхождения. Наибольшее разнообразие видов здесь было отмечено на шестом году существования [6, 10, 11, 83].

В составе сформировавшегося зоопланктона водохранилищ Сибири по количеству видов преобладают коловратки (110 таксонов из 227, обнаруженных в 8 сравниваемых водохранилищах). В этой группе наиболее многочисленны виды р. *Brachionus* (13 видов и вариететов) и р. *Notholca* (12 видов и вариететов). Первые встречаются преимущественно в водохранилищах Енисейского каскада, в Новосибирском и Хантайском, а вторые – в водохранилищах Ангары [6]. Только 5 видов коловраток обнаружены во всех рассматриваемых водохранилищах. Это палеарктические виды *A. priodonta*, *N. acuminata*, *K. longispina* и космополиты *K. cochlearis* и *K. quadrata*. Для Новосибирского водохранилища характерным является отсутствие таких широко распространенных в других водохранилищах Сибири видов, как *C. unicornis*, *P. dolichoptera*, *Collotheca mutabilis* (отсутствует также в Вилуйском водохранилище). Причем эти виды, кроме *C. unicornis*, не отмечались в составе зоопланктона Новосибирского водохранилища с момента его основания. В группе ветвистоусых рачков всего обнаружено 67 видов, из них общих для всех водохранилищ только пять: *S. crystallina*, *S. vetulus*, *C. quadrangula*, *E. lamellatus* и *C. sphaericus*. Из 50 видов веслоногих рачков общих всего четыре: *A. viridis*, *E. serrulatus*, *M. leuckarti*,

E. graciloides. В Новосибирском водохранилище, в отличие от других водохранилищ Сибири, не найдены *M. albidus* и *C. kolensis*. Причем *M. albidus* встречался в первые три года после достижения НПУ. По-видимому, отсутствие перечисленных видов коловраток и ракообразных можно объяснить для пелагических форм повышенной проточностью Новосибирского водохранилища (табл. 3.1) (в высокопроточном Иркутском они имеют аллохтонное происхождение), а для холодолюбивых – большей прогреваемостью, мелководностью и отсутствием стратификации.

Интересно отметить, что по преобладанию в зоопланктоне Новосибирского водохранилища ветвистоусых ракообразных оно близко к водохранилищам Ангарского каскада, тогда как в Енисейских высока роль веслоногих.

В Новосибирском водохранилище отмечены 12 видов и вариететов коловраток и 14 видов ракообразных, не встречающихся в других водохранилищах Сибири. Это виды не встречающиеся восточнее Обь-Иртышского бассейна: *M. rectirostris*, *B. bennini*, *B. coregoni*; виды, широко распространенные в Северном полушарии, либо в средней полосе России, приуроченные к прибрежным зарослям макрофитов, либо к прибрежным пескам на участках с замедленным течением, теплолюбивые: *T. capucina*, *T. elongata*, *P. minor*, *K. cochlearis* var. *tecta*, *E. arenosa*, *B. calyciflorus* var. *amphiceros*, *B. calyciflorus* var. *anuraeiformis*, *B. calyciflorus* var. *spinosus*, *B. calyciflorus* var. *dorcas*, *A. affinis*, *P. laevis*, *S. expinosus*, *A. ambigua*, *P. truncata*, *Ch. globosus*, *E. serrulatus* var. *speratus*, *E. macrurus*; и виды, характерные для пелагиали крупных озер и водохранилищ Европы и Западной Сибири: *B. quadridentatus* var. *melheni*, *F. longiseta* var. *limnetica*, *D. cucullata*, *E. graciloides*, *E. gracilis*.

В водохранилищах Сибири на разных стадиях формирования обнаружены 9 видов дафний. Из них *Daphnia middendorffiana* и *D. magna* обнаружены только в Хантайском водохранилище на стадии формирования зоопланктоценоза. Остальные шесть видов распространены в водохранилищах весьма неравномерно [85]. В водохранилищах Ангарского и Енисейского каскадов дафнии в настоящее время представлены четырьмя видами: *D. cristata*, *D. galeata*, *D. hyalina*, *D. longispina*. Во всех водохранилищах доминирующее положение занимает *D. galeata*, в заливах более многочисленна *D. longispina* (исключение составляет Иркутское водохранилище, где обильна *D. cristata*). В самом южном Саяно-Шушенском *D. cristata* отсутствует, как и в Новосибирском. А в Красноярском этот вид встречен только в заливе Сисим.

В Иркутском водохранилище из-за ряда причин (олиготрофность, низкие температуры воды, высокая проточность) дафнии развиваются слабо, максимальная их численность не более 1000 экз./м³.

Усть-Илимское водохранилище в настоящее время относится к мезотрофным водоемам с чертами эвтрофии [3, 51, 84], и хотя оно расположено севернее Иркутского и имеет гораздо большие глубины, но отличается от

Иркутского пониженной проточностью, верхние слои воды прогреваются значительно лучше, поэтому дафнии в этом водохранилище обильно развиваются, их численность достигает к августу максимальных величин.

Красноярское водохранилище имеет более высокую температуру воды по сравнению с более северным Усть-Илимским и низкую проточность, но оно является олиготрофным водоемом с чертами мезотрофии, и дафнии не получают здесь значительного развития.

В водохранилищах Заполярья (Вилуйское и Хантайское) доминирует *D. longiremis*, в открытой части и в заливах здесь также обильна *D. longispina*. Остальные три вида: *D. cristata*, *D. galeata*, *D. hyalina* встречаются гораздо реже. *D. longiremis* является холодноводным видом и свойственна северным водоемам.

В Новосибирском водохранилище *D. hyaline* отмечена только на стадии формирования нового планктонного сообщества. До конца 80-х гг. XX в. в зоопланктоне доминировала *D. longispina*, в отдельные годы субдоминантом становилась *D. cucullata*. К настоящему времени в нижней озеровидной части водохранилища в состав доминантов устойчиво входит *D. cucullata*, а *D. longispina* характерна для заливов и мелководий верхней части водохранилища.

Известно, что видовой состав зоопланктона наиболее сходен в водохранилищах, расположенных в каскаде или имеющих близкие абиотические характеристики. Зоопланктон Новосибирского водохранилища имеет сходные коэффициенты общности по Серенсену со всеми рассматриваемыми водохранилищами Сибири (41–46%). Несколько выше сходство с Красноярским водохранилищем, главным образом за счет сходства видового состава кладоцерного комплекса (52%), причем среди общих видов, помимо широко распространенных в других водохранилищах, преобладают представители прибрежно-фитофильного комплекса и теплолюбивые обитатели придонных слоев. Наибольшие различия в видовом составе отмечены с Иркутским водохранилищем, коэффициент водообмена в котором не 7, как в Новосибирском, а 21 и, кроме того, оно находится под непосредственным влиянием фауны Байкала.

Представляет интерес сравнительный анализ доминантного ядра зоопланктона (табл. 3.1) [51, 71, 83], из которого следует, что даже по составу доминирующих видов Новосибирское водохранилище сильно отличается от описываемого ряда. Причем *D. longispina*, *A. viridis*, *B. caliciflorus*, часто составляющие здесь основу летней биомассы, в других водохранилищах Сибири после стабилизации гидробиологического режима ведущей роли не играют.

Сравнимые водохранилища отличаются между собой и по уровню продуктивности. Приоритетными факторами, влияющими на этот показатель, являются скорость водообмена, характер затопленного ложа и особенности водосборной площади. Поскольку биомасса зоопланктона в водоемах подвержена многолетним колебаниям, то в табл. 3.2 приведены

Видовой состав доминантного комплекса зоопланктона
в крупных водохранилищах Сибири [10, 73, 83]

Водохранилище	Доминирующий комплекс		
	Cladocera	Copepoda	Rotatoria
Иркутское	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Epischura baicalensis</i> <i>Cyclops kolensis</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Keratella quadrata</i> <i>Kellicottia longispina</i> <i>Notholca grandis</i>
Братское	<i>Daphnia hyalina</i> <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Epischura baicalensis</i> <i>Cyclops kolensis</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Keratella quadrata</i> <i>Keratella cochlearis</i> <i>Kellicottia longispina</i>
Усть-Илим-ское	<i>Daphnia galeata</i> <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Cyclops kolensis</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Keratella quadrata</i> <i>Kellicottia longispina</i>
Саяно-Шушен-ское	<i>Daphnia galeata</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> <i>Ceriodaphnia affinis</i>	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Brachionus quadridentatus</i> <i>Conochilus unicornis</i>
Красноярское	<i>Daphnia hyalina</i> <i>Bosmina obtusirostris</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Conochilus hippocrepis</i>
Вилуйское	<i>Daphnia longiremis</i> <i>Bosmina obtusirostris</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>Cyclops scutifer</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i> <i>Neutrodiaptomus pachipoditus</i>	<i>Kellicottia longispina</i> <i>Conochilus unicornis</i>
Хантайское	<i>Daphnia longiremis</i> <i>Bosmina obtusirostris</i> <i>Limnocalanus macrurus</i>	<i>Cyclops strenuus</i> <i>Cyclops scutifer</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i>	<i>Kellicottia longispina</i> <i>Conochilus unicornis</i>
Новосибирское	<i>Daphnia longispina</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Bosmina longirostris</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Acanthocyclops viridis</i> <i>Cyclops strenuus</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Brachionus calyciflorus</i> <i>Keratella quadrata</i>

Показатели среднелетней биомассы водохранилищ Сибири
(июнь-сентябрь)

Водохранилище	Годы наблюдений	Биомасса, (г/м ³)	Авторы
Иркутское	1982–1983	0,57	Шевелева, Башарова, 1988, 1993
Братское	1969–1978	8,50	Кожова, Башарова, 1984; Спиглазова, 1981
Усть-Илимское	1983–1985	2,50	Олифер, 1977; Бакина, 1988
Саяно-Шушенское	1980–1981	3,71	Башарова, Шевелева, 1993
Красноярское	1982	6,25	Башарова, Шевелева, 1993
Вилуйское	1973–1987	4,92	Кириллов, 1977; Соколова, 1988
Хантайское	1976–1983	0,88	Шевелева, 1988, 1993
Новосибирское	1972–2002	1,57	Померанцева, 1975; Котикова, 1985; Ермолаева (1994–2002, собственные данные)

усредненные данные за несколько лет из ряда литературных источников [3, 10, 48, 51, 52, 59, 61, 62, 66, 71–73, 75, 78, 79, 83]. Низкие показатели биомассы в Иркутском водохранилище обусловлены высокой интенсивностью водообмена, этот же фактор лимитирует и продуктивность Новосибирского водохранилища [10, 39]. Олиготрофия Усть-Илимского и Саяно-Шушенского водохранилищ определяется их морфометрией (горные, русловые, очень глубокие) и бедностью затопленных почв, а Хантайского водохранилища – его широтным положением и отсутствием сельхозугодий.

Новосибирское водохранилище по классификации Г.Б. Мельникова [58] относится к Обско-Енисейскому классу и совмещает в себе признаки и равнинных, и горных водохранилищ. Характер формирования зоопланктонного сообщества в Новосибирском водохранилище нельзя назвать типичным для проточно-русловых или озероподобных водохранилищ, поскольку оно сочетает признаки и тех, и других. В результате, и фауна Новосибирского водохранилища сочетает признаки текучих и стоячих вод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе становления зоопланктонного комплекса Новосибирского водохранилища происходило разрушение исходных ценозов, образование временных группировок и перестройка реофильного комплекса на лимнофильный. Число видов увеличилось за счет обитателей затопленных озер и болот. Максимальное изменение видового состава отмечено в первые три года наполнения. Относительная стабилизация зоопланктонного сообщества произошла лишь через пять – шесть лет после достижения НПУ. Стабилизация доминантного комплекса зоопланктона произошла спустя 10–12 лет с момента образования Новосибирского водохранилища.

Замедленным процессом формирования зоопланктонных ценозов и эвтрофирования Новосибирское водохранилище похоже на другие водохранилища Сибири при значительных различиях в видовом составе. Новосибирское водохранилище характеризуется большим разнообразием прибрежных и прибрежно-фитофильных форм, отсутствующих в других крупных водохранилищах Сибири. Это объясняется его мелководностью, большей прогреваемостью, гомотермией и наличием значительных площадей макрофитов. Локальные абиотические условия, влияющие на процесс формирования планктонных ценозов (морфометрия водоема и его проточность), оказались более значимыми, чем зональные, поэтому по составу доминантного комплекса зоопланктона Новосибирское водохранилище ближе к равнинным водохранилищам умеренной полосы Европейской части России, в частности, к водохранилищам Волжско-Камского каскада.

Быстрее всего формируется зоопланктон при создании водохранилищ на озерных системах (Хантайское водохранилище), несколько медленнее – по пойменному и речному типам. Медленнее всего формируется зоопланктон русловых горных водохранилищ. Зоопланктон водохранилища, лежащего внутри каскада, формируется на основе сообщества, существующего в вышележащем водоеме, и процесс формирования идет быстрее. При этом необходимо учитывать, что зоопланктон из вышележащих водохранилищ не поступает во вновь образованное неизменным. Ему приходится проходить через турбины высоконапорных ГЭС, а затем через высокотурбулентный поток нижнего бьефа. При этом происходит разрушение примерно 80–90% захваченных зоопланктонных организмов, особенно круп-

ных ракообразных. В результате в нижележащие участки зоопланктон поступает обедненным, тем не менее, он продолжает сохранять лимнический характер [36].

При сравнении гидробиологического режима водохранилищ видно, что они различаются по ряду признаков. Главные различия обусловлены гидрологическим режимом. Как было сказано выше, зарегулирование водотока повышает его трофический статус. При создании каскада ГЭС каждое последующее водохранилище имеет более высокую продуктивность, чем предыдущее («эффект каскадности») [38]. Основные компоненты солевого состава речного стока – HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ ; практически все они поступают не только с природными водами, но и за счет антропогенного воздействия. Антропогенное воздействие определило сдвиг ионного состава речного стока. В Енисее антропогенная составляющая по отдельным ионам составляет 9,5–31%, в Оби – 4,8–38% [57]. Соответственно возрастает скорость эвтрофикации водохранилищ, выстроенных на крупнейших реках Сибири. По химии также наблюдается «эффект каскадности», особенно это касается органических составляющих. Концентрация азотсодержащих соединений и органического фосфора возрастает вниз по каскаду в разы, тогда как соотношение основных ионов почти не изменяется.

Основу биомассы крупных водохранилищ после 10–15 лет их существования образуют крупные пелагические ракообразные семейств Cladocera и Copepoda. Коловратки по биомассе занимают подчиненную роль, несмотря на то, что весной и осенью их численность может быть достаточно высокой. Видовой состав зоопланктона сходен с таковым близлежащих крупных естественных водоемов и типичен для данной географической зоны [67]. По мере становления гидробиологического режима, несмотря на колебания, вызванные водностью или погодными условиями, наблюдается общая тенденция: зоопланктон замещается более крупными формами, но становится более разреженным. Сокращается число коловраток, сужается круг доминантов. По мере перехода водохранилищ в фазу депрессии основными факторами, определяющими уровень развития зоопланктона, являются уровень приточности (боковая приточность и плоскостной срыв), зарастаемость макрофитами, погодные условия, антропогенное воздействие.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ануфриева, Т. Н. Формирование и особенности зоопланктона Саянского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ : тез. докл. Всерос. конф. (г. Борок, 29 окт. – 3 нояб. 2002 г.) – Борок, 2002. – С. 14–15.
2. Бакина, М. П. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища после достижения НПУ // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Структура, продуктивность и функционирование сообщества водных организмов : материалы к 6 Всесоюз. лимнол. совещ. (Лиственичное-на-Байкале, 4–6 сент. 1985 г.). – Иркутск, 1985. – Вып. 3. – С. 57–58.
3. Бакина, М. П. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища и особенности его развития // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. III всесоюз. науч. конф. (г. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г.). – Иркутск, 1988. – С. 7.
4. Баранова, Л. М. Зоопланктон Новосибирского водохранилища на седьмом году его существования // Вопросы сельскохозяйственного рыбоводства и гидробиологии Западной Сибири. – Барнаул, 1967. – С. 136–140.
5. Башарова, Н. И. Продуктивность планктонных ракообразных Братского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1977. – 18 с.
6. Башарова, Н. И. Планктонные коловратки Ангарских водохранилищ // Коловратки : материалы 2 Всесоюз. симп. по коловраткам (г. Ленинград, 18–20 окт. 1983 г.). – Л., 1985. – С. 186–188.
7. Башарова, Н. И. Зоопланктон Усть-Илимского водохранилища в первые годы его существования / Н. И. Башарова, Г. И. Помазкова, Н. К. Шаракшинова // Гидробиол. и ихтиол. исслед. водоемов Сибири. – Иркутск, 1978. – Вып. 2. – С. 27–29.
8. Башарова, Н. И. Зоопланктон Ангаро-Енисейских водохранилищ / Н. И. Башарова, Н. Г. Шевелева // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. III всесоюз. науч. конф. (г. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г.). – Иркутск, 1988. – С. 8.
9. Башарова, Н. И. Состав зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ / Н. И. Башарова, Н. Г. Шевелева // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия : 12 Объедин. пленум сов. и респ. ком. по прогнозированию; ЮНЕСКО «Человек и биосфера» : тез. докл. конф. (г. Фрунзе, 5–8 июня 1990 г.). – Фрунзе, 1990. – С. 18.
10. Башарова, Н. И. Основные особенности формирования зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ / Н. И. Башарова, Н. Г. Шевелева // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 1. – С. 9–14.
11. Башарова, Н. И. Зоопланктон и качество воды Иркутского водохранилища / Н. И. Башарова, Н. Г. Шевелева // Вод. ресурсы. – 1995. – Т. 22, № 5. – С. 602–609.
12. Битюков, Э. Основные черты зоопланктона Новосибирского водохранилища / Изв. ГосНИОРХ. – Л., 1964. – Т. 57. – С. 160–169.

13. Богомоева, Н. К. Зоопланктон приплотинной части Иркутского водохранилища // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. III всесоюз. науч. конф. (г. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г.). – Иркутск, 1988. – С. 8.
14. Буторин, Н. В. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. – М., 1984. – С. 8–23.
15. Васильева, Г. Л. Материалы к изучению зоопланктона Ангары // Изв. биол. НИИ при Иркут. ун-те. – Иркутск, 1956. – Т. 16, вып. 1–4. – С. 54–60.
16. Васильева, Г. Л. Некоторые итоги изучения зоопланктона Иркутского водохранилища в 1957–1962 гг. // Биология Иркутского водохранилища. – М., 1964. – С. 135–176.
17. Васильева, Г. Л. Итоги изучения зоопланктона Иркутского водохранилища. // Биологическая продуктивность водоемов Сибири : докл. I совещ. по биологии водоемов Сибири (г. Иркутск, 6–9 окт. 1966 г.). – М., 1969. – С. 80–83.
18. Васильева, Г. Л. Иркутское водохранилище // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. – М., 1973. – С. 135–176.
19. Васильева, Г. Л. Некоторые данные о бактерио-, фито- и зоопланктоне Иркутского водохранилища в годы его образования / Г. Л. Васильева, О. М. Кожова // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. – Л., 1960. – № 8–9. – С. 320–342.
20. Васильева, Г. Л. Планктон Иркутского водохранилища / Г. Л. Васильева, О. М. Кожова // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. – М., 1963. – Т. 13. – С. 25–62.
21. Вершинин, Н. В. Формирование зоопланктона в первые два года заполнения Братского водохранилища (1962–1963) / Н. В. Вершинин, Ф. Ф. Сырыгина // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. – М., 1970. – С. 178–189.
22. Вершинин, Н. В. Формирование кормовых ресурсов и использование их рыбами в процессе заполнения Братского водохранилища / Н. В. Вершинин, А. В. Сычева // Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири : тр. Краснояр. отд-ния Сиб. НИИ рыбного хоз-ва. – Т. IX. – Красноярск, 1967. – С. 410–476.
23. Вышегородцева, И. С. Взаимоотношения бактерио- и зоопланктона приплотинного плеса Красноярского водохранилища // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. – 2003. – № 5. – С. 93–96.
24. Гидрохимические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища. – Новосибирск : Наука, 1986. – 110 с.
25. Гольд, З. Г. Формирование гидробиологического режима Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы его наполнения (1979–1982 гг.) / З. Г. Гольд [и др.] // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей : межвуз. и межведомств. сб. – Красноярск : КГУ, 1985. – С. 102–125.
26. Гольд, З. Г. Экологический мониторинг Красноярского водохранилища (принципы, этапы организации, схема, модель) / З. Г. Гольд [и др.] // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. – 2003. – № 5. – С. 69–78.
27. Грезе, В. Н. Водохранилище Красноярской ГЭС и прогноз его гидробиологических особенностей // Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. – М.-Л., 1959. – С. 490–494.
28. Дзюбан, Н. А. О формировании зоопланктона водохранилищ // Там же. – С. 597–602.
29. Дзюбан, Н. А. Типы формирования зоопланктона водохранилищ // Вопросы гидробиологии : тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. – М., 1965. – С. 124–126.

30. Дзюбан, Н. А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ / Н. А. Дзюбан, Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Вопросы гидробиологии : тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. – М., 1965. – С. 127–129.
31. Домышева, В. М. Гидрохимический режим и зоопланктон Хантайского водохранилища в период его стабилизации / В. М. Домышева, Н. Г. Шевелева // Биологические проблемы Севера. – Магадан, 1983. – Ч. 2. – С. 249.
32. Домышева, В. М. Зоопланктон / В. М. Домышева, Н. Г. Шевелева // Природа Хантайской гидросистемы – Томск, 1988. – С. 183–191.
33. Дрюккер, В. В. Гидробиологический и гидрохимический режим водохранилищ р. Енисей / В. В. Дрюккер [и др.] // Тезисы V съезда Всесоюзного гидробиологического общества (г. Тольятти, 15–19 сент. 1986 г.). – Куйбышев, 1986. – С. 48–50.
34. Дрюккер, В. В. Комплексное изучение Хантайского водохранилища – как основа прогнозирования качества вод в заполярье / В. В. Дрюккер [и др.] // Биологические проблемы севера : тез. докл. XI Всесоюз. симп. – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 87–88.
35. Дубовская, О. П. Формирование зоопланктона Саяно-Шушенского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1987. – 21 с.
36. Дубовская, О. П. Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей) / О. П. Дубовская, М. И. Гладышев, О. Н. Махутова // Журн. общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 81–93.
37. Ербаева, Э. А. Материалы по гидробиологии Иркутского водохранилища / Э. А. Ербаева, В. Э. Вилутис, И. М. Шаповалова // Изв. биол. НИИ при Иркут. ун-те. – Иркутск, 1971. – Т. 25. – С. 28–32.
38. Ербаева, Э. А. Ангарское водохранилище: состояние экосистем и прогноз / V съезд Всесоюзного гидробиологического общества : тез. (г. Тольятти, 15–19 сент. 1986 г.). – Куйбышев, 1986. – С. 52–53.
39. Ермолаева, Н. И. Формирование и современное состояние зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1998. – 18 с.
40. Ермолаева, Н. И. Особенности формирования зоопланктона Новосибирского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек : тез. докл. междунар. конф. (г. Тольятти, 14–18 сент. 1998 г.). – Тольятти, 1998. – С. 195.
41. Ермолаева, Н. И. Особенности видового состава зоопланктона Новосибирского водохранилища // Биологическое разнообразие животных Сибири : тез. докл. (г. Томск, 28–30 окт. 1998 г.). – Томск, 1998. – С. 45–46.
42. Ермолаева, Н. И. Зоопланктон заливов и мелководий Новосибирского водохранилища // Проблемы экологии и биоразнообразия водных и прибрежно-водных экосистем : тез. докл. (г. Борок, 14–16 сент. 1999 г.). – Борок, 1999. – С. 43–44.
43. Ермолаева, Н. И. Состав и функционирование зимних зоопланктонных сообществ Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журн. – 2000. – № 2. – С. 165–172.
44. Ермолаева, Н. И. Формирование и современное состояние зоопланктонных сообществ Новосибирского водохранилища // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия : материалы междунар. науч. конф. (г. Томск, 3–7 сент. 2000 г.). – Томск, 2000. – С. 516–520.
45. Исаев, А. И. Рыбное хозяйство водохранилищ : справ. / А. И. Исаев, Е. И. Карпова. – М., 1980. – 304 с.

46. Карнаухова, Г. А. Геохимический состав воды и донных отложений Братского водохранилища // Геохимия. – 1999. – № 1. – С. 51–56.
47. Карнаухова, Г. А. Загрязнение основных компонентов природной среды водохранилищ Ангарского каскада ГЭС / Г. А. Карнаухова [и др.] // Проблемы комплексного использования водных ресурсов Ангарских водохранилищ : материалы 4-го науч.-метод. семинара (г. Иркутск, 29 февр. – 1 марта 2000 г.). – М., 2000. – С. 94–105.
48. Кириллов, Ф. Н. Рыбохозяйственное освоение Вилуйского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГОСНИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115 – С. 24–36.
49. Кожова, О. М. Фитопланктон и формирование гидробиологического режима Байкало-ангарских водохранилищ : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Харьков, 1970. – 54 с.
50. Кожова, О. М. Гидробиологические показатели Братского и Иркутского водохранилищ // Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. – Иркутск, 1973. – С. 10–40.
51. Кожова, О. М. Продуктивность ангарских водохранилищ / О. М. Кожова, Н. И. Башарова // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. – М., 1984. – С. 175–189.
52. Кожова, О. М. Особенности гидробиологического режима Иркутского водохранилища / О. М. Кожова, Э. А. Ербаева // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГосНИИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115. – С. 37–43.
53. Кожова, О. М. Гидробиология Братского водохранилища в связи с возможным его использованием / О. М. Кожова, А. А. Томилов // Комплексные исследования водохранилищ. – М., 1973. – Вып. 2. – С. 214–221.
54. Котикова, Н. С. Зоопланктон Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища : тр. ЗапСибНИИ Госкомгидромета. – 1985. – Вып. 70. – С. 103–108.
55. Кудерский, Л. А. Влияние гидростроительства на рыбное хозяйство // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : Изв. ГосНИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115. – С. 4–23.
56. Леонова, Г. А. Гидробионты Братского водохранилища как объекты мониторинга тяжелых металлов / Г. А. Леонова, В. А. Бычинский // Вод. ресурсы. – 1998. – Т. 25, № 5. – С. 603–610.
57. Максимова, М. П. Антропогенные изменения ионного стока крупных рек Советского Союза // Вод. ресурсы. – 1991. – № 5. – С. 65–69.
58. Мельников, Г. Б. Закономерности формирования и становления зоопланктона в водохранилищах СССР // Гидробиол. журн. – 1966. – Т. 2, № 2. – С. 58–64.
59. Насонова, А. И. Зоопланктон Ангарских водохранилищ как основной резерв повышения их рыбопродуктивности / А. И. Насонова, С. А. Олифер // Продуктивность водоемов разных климатических зон РСФСР и перспективы их рыбохозяйственного использования. – Красноярск, 1978. – Ч. 1. – С. 97–139.
60. Огай, Р. И. Формирование зоопланктона и зообентоса Вилуйского водохранилища / Р. И. Огай, В. А. Соколова // Зоологические проблемы Сибири : материалы IV совещ. зоологов Сибири. – Новосибирск, 1971. – С. 150–151.
61. Олифер, С. А. Рыбохозяйственное освоение Усть-Илимского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГосНИИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115. – С. 65–96.

62. Ольшанская, О. Л. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища / О. Л. Ольшанская [и др.] // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГосНИИОРХ – Л., 1977. – Т. 115. – С. 101–109.
63. Померанцева, Д. П. Развитие массовых видов ветвистоусых ракообразных в Новосибирском водохранилище: тез. выступлений на конф. молодых ученых и специалистов СибрыбНИИпроекта. – Тюмень, 1973. – С. 72.
64. Померанцева, Д. П. Распределение и динамика зоопланктона // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. – Новосибирск, 1976. – С. 65–75.
65. Померанцева, Д. П. Зоопланктон мелководий Новосибирского водохранилища и их рациональное использование // Круговорот вещества и энергии в водоемах : тез. докл. на 4 Всесоюз. лимнол. совещ. АН СССР. – Лиственичное-на-Байкале, 1977. – С. 63–66.
66. Пушкина, Р. Г. Основные направления повышения рыбопродуктивности Братского водохранилища // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГосНИИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115. – С. 55–64.
67. Ривьер, И. К. Кормовая база рыб / И. К. Ривьер, А. И. Баканов // Биологические ресурсы водохранилищ. – М., 1984. – С. 100–132.
68. Савкин, В. М. Эколого-географические изменения в бассейнах рек Западной Сибири. – Новосибирск, 2000. – 152 с.
69. Скрябин, А. Г. Особенности формирования планктона Братского водохранилища / А. Г. Скрябин [и др.] // Планктон Братского водохранилища. – Новосибирск, 1981. – С. 114–120.
70. Соколова, В. А. Многолетние изменения зоопланктона в Вилюйском водохранилище // Исследование биологических ресурсов в Якутии. – Якутск, 1978. – С. 79–81.
71. Соколова, В. А. Зоопланктон // Биология Вилюйского водохранилища. – Новосибирск, 1979. – С. 90–132.
72. Соколова, В. А. Зоопланктон Кусагано-Белляхского разлива Вилюйского водохранилища // Биология гидробионтов в водоемах Якутии с различным гидрологическим режимом. – Якутск, 1981. – С. 23–30.
73. Соколова, В. А. Изменения в структуре зоопланктона Вилюйского водохранилища // Проблемы экологии Прибайкалья : тез. докл. III всесоюз. науч. конф. (г. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г.). – Иркутск, 1988. – С. 30.
74. Солоневская, А. В. Зоопланктон р. Оби и водохранилища Новосибирской ГЭС в первый год его наполнения // Труды Биологического института СО АН СССР. – Новосибирск, 1961. – Вып. 7. – С. 109–117.
75. Спиглазова, Г. Н. Зоопланктон // Планктон Братского водохранилища. – Новосибирск, 1981. – С. 92–113.
76. Тугарина, П. Я. Иркутское водохранилище и продуктивность его ихтиоценозов // Рыбохозяйственное освоение водохранилищ Сибири : тр. ГосНИИОРХ. – Л., 1977. – Т. 115. – С. 44–54.
77. Червинская, Т. В. Зоопланктон Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. – Новосибирск, 1975. – С. 132–137.
78. Шевелева, Н. Г. Зоопланктон // Природа Хантайской гидросистемы. – Томск, 1988. – С. 183–191.
79. Шевелева, Н. Г. Зоопланктон // Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. – Новосибирск, 1993. – С. 84–95.

80. Шевелева, Н. Г. Зоопланктон Хантайской гидросистемы // Методы комплексных исследований сложных гидросистем. – Томск, 1980. – С. 59–71.
81. Шевелева, Н. Г. Современное состояние зоопланктона Хантайского водохранилища // Научные основы экологического мониторинга водохранилищ : материалы всерос. науч.-практ. конф. (г. Хабаровск, 28 февр. – 3 марта 2005 г.). – Хабаровск : ИВЭП ДВО РАН, 2005. – С. 124–126.
82. Шевелева, Н. Г. К прогнозу гидробиологического режима Богучанского водохранилища (зоопланктон) / Н. Г. Шевелева, Н. И. Башарова // Биологические проблемы севера : тез. докл. XI Всесоюз. симп. – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 102–103.
83. Шевелева, Н. Г. Видовой и доминантный состав зоопланктона водохранилищ Ангара-Енисейского бассейна / Н. Г. Шевелева, Н. И. Башарова // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. – Иркутск, 1988. – С. 32–42.
84. Шевелева, Н. Г. Многолетние исследования зоопланктона Иркутского водохранилища / Н. Г. Шевелева, Н. И. Башарова // Проблемы экологии : материалы V междунар. конф. «Чтения памяти проф. М. М. Кожова». – Новосибирск, 1995. – Т. II. – С. 217–220.
85. Шевелева, Н. Г. Виды рода *Daphnia* (Cladocera, Daphniidae) в озере Байкал и водохранилищах Ангара-Енисейского бассейна / Н. Г. Шевелева, Г. И. Помазкова, М. П. Бакина // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, вып. 9. – С. 32–42.
86. Шульга, Е. Л. Материалы к изучению зоопланктона Братского водохранилища // Биологическая продуктивность водоемов Сибири : докл. I совещ. по биол. продуктивности водоемов Сибири (г. Иркутск, 6–9 окт. 1966 г.). – М., 1969. – С. 68–70.
87. Шульга, Е. Л. Некоторые итоги исследования зоопланктона Братского водохранилища (1963–1968 гг.) // Материалы научной конференции за 1969–1970 гг. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1970. – Вып. 4. – С. 31–32.
88. Шульга, Е. Л. Формирование зоопланктона Братского водохранилища // Зоологические проблемы Сибири : материалы IV совещ. зоологов Сибири. – Новосибирск, 1971. – С. 209–210.
89. Шульга, Е. Л. Формирование зоопланктона Братского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1973. – 40 с.
90. Шульга, Е. Л. Состав и экология массовых видов зоопланктона Братского водохранилища // Формирование зоопланктона и гидрохимия Братского водохранилища. – Новосибирск, 1973. – С. 40–54.
91. Эдельштейн, К. К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения – М., 1998. – 277 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Ермолаева Надежда Ивановна – кандидат биологических наук, Институт водных и экологических проблем СО РАН,
тел. (383) 330-84-84,
e-mail: ermolaeva@ad-sbras.nsc.ru

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ	4
2. ОСОБЕННОСТИ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ	7
2.1. Формирование зоопланктона крупных водохранилищ Сибири.....	23
2.2. Формирование зоопланктона Новосибирского водохранилища....	41
3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ	55
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	60
ЛИТЕРАТУРА	62
СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ.....	68

Ермолаева Надежда Ивановна

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА
НОВОСИБИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Аналитический обзор

Компьютерная верстка выполнена Т.А. Калюжной

Лицензия ИД № 04108 от 27.02.01

Подписано в печать 15.05.2008. Формат 60х84/16.

Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 4,7. Уч.-изд. л. 4,0. Тираж 300 экз.

Заказ № 195.

ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, ул. Восход, 15, комн. 407, ЛИСА.
Полиграфический участок ГПНТБ СО РАН. 630200, Новосибирск,
ул. Восход, 15.