

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

Объединенный Ученый Совет институтов зоологии
и экспериментальной биологии

На правах рукописи

В. А. КИСЕЛЕВА

**ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО
РЕЖИМА УСТЬ-КАМЕНОГОРСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель —
канд. биол. наук. А. С. МАЛИНОВСКАЯ

АЛМА-АТА — 1967

Работа выполнена в Алтайском отделении Казахского научно-исследовательского института рыбного хозяйства.

Диссертация содержит 251 страницу машинописного текста и состоит из введения, 8 глав, заключения, предложений и списка использованной литературы, включающего 379 источников, в том числе 15 иностранных. Работа иллюстрирована 70 таблицами, 13 рисунками и 8 фотографиями.

Официальные оппоненты:

1. Доктор биол. наук профессор Н. З. Хусаинова
2. Канд. биол. наук М. И. Новожилова

Защита диссертации состоится в Объединенном Ученом Совете Институтов зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР — *14 июня*

Автореферат разослан — *28 мая 1962 г.*

Отзывы просим присылать по адресу:
Алма-Ата, 72, проспект Абая, 38. Институт экспериментальной биологии АН КазССР, ученому секретарю Совета.

В Казахстане огромная площадь территории занята озерами и реками. За последние два десятилетия в результате зарегулирования стока рек появился новый тип водоемов — водохранилища, которые наряду с использованием в технических целях имеют большое рыбохозяйственное значение. Крупнейшими из них в Казахстане являются: Бухтарминское, Усть-Каменогорское, Чардарьинское, Карагандинское, Чурубай-Нурынское, Джекказганское и др. Началось строительство Капчагайского гидроузла на реке Или, где будет также создано уникальное водохранилище. Сооруженные на различного типа реках, в различных физико-географических зонах республики указанные водоемы обладают рядом специфических особенностей, своеобразной гидрофауной и рыбопродуктивностью.

Одним из первых в каскаде водохранилищ на крупнейшей водной магистрали — реке Иртыше— в 1952 году было заполнено Усть-Каменогорское водохранилище, изучением которого занимались Г. А. Богданов (1959), Н. К. Гулая (1961, 1966), П. Ф. Мартехов (1955), Н. Л. Тютенькова (1963), А. П. Чабан (1959, 1961, 1965). Указанные авторы исследовали вопросы становления ихтиофауны и микробиологического режима водохранилища. Целью нашей работы ставилось изучение закономерностей формирования зоопланктона и бентоса и прогнозирование дальнейшего становления гидробиологического режима, а также разработка мероприятий по направленному воздействию на повышение рыбопродуктивности водохранилища.

Приступив к исследованиям на четвертом году существования водоема, автор данной работы основное внимание уделял видовому составу и количественному распределению зоопланктона и бентоса по биотопам, сезонной динамике численности и биомассы организмов.

После образования в 1960 г. вышерасположенного Бухтарминского водохранилища изучались изменения, кото-

рые произошли в гидрофауне под влиянием нового гидрологического режима, сложившегося после зарегулирования стока в верхней части Иртыша.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы, проведенные в 1956, 1959, 1960, 1962, 1963 гг. на постоянных условных разрезах и станциях Усть-Каменогорского водохранилища. В 1956 г. работа проводилась на пяти створах, с 1959 г. их количество увеличили до восьми — Серебрянский, Тульский, Огневский, Смоленский, Бахаревский, Таловский, Феоклисовский и Приплотинный; кроме основной акватории, работа проводилась в заливах, впадающих в водохранилище рек. Учитывая небольшую ширину водохранилища, на каждом разрезе было намечено три постоянных станции, в заливах их количество зависело от протяженности и ширины. Все это позволило охарактеризовать наиболее типичные станции водоема.

Сбор и обработка материалов осуществлялись по общепринятым методикам: О. А. Алекин (1948), Г. В. Борущкий (1934а), Г. И. Долгов (1945), Жизнь пресных вод СССР, тт. I—IV (1949, 1950, 1956), Инструкция ВНИРО (1961), А. Н. Липин (1950), Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1954), П. Л. Пирожников (1953), А. Н. Попова (1953), В. М. Рылов (1940), Н. Н. Харин (1948), О. В. Чекановская (1962), А. А. Шорыгин (1952), А. А. Черновский (1949).

За время исследований собрано и обработано 620 проб зоопланктона, 445 проб бентоса, 1060 желудков и кишечников рыб. Проведено 348 анализов на определение в воде растворенного кислорода, 336 — на свободную углекислоту, 224 — на активную реакцию воды, 213 — на окисляемость и 23 — на солевой состав воды.

Физико-географическая и морфометрическая характеристика района водохранилища

С юго-востока на северо-запад территорию Восточного Казахстана пересекает одна из крупнейших водных артерий СССР — река Иртыш, берущая начало в горах монгольского Алтая, с общей площадью водосбора, равной 1591680 кв. км и протяженностью от истоков до впадения в реку Обь 3825 км. В пределах распространения подпора Усть-Каменогорского водохранилища река прорезает горный массив, так что большая часть водохранилища находится в каньонообразном ущелье.

Водоохранилище было заполнено до проектной отметки паводком одного года, в результате чего образовался водоем протяженностью 71 км и шириной от 200 до 1100 м, общей площадью 37 кв. км. Резко пересеченный рельеф местности с высокими скалами не позволил существенно расширить и изменить площадь водоохранилища по сравнению с рекой. Береговая линия изрезана неравномерно в местах впадения горных рек Смолянки, Гусельничихи, Таловки, Феоклисовки и других.

Водоохранилище имеет значительные глубины до 46 м в районе плотины, средняя глубина равна 17 м.

По гидрологическим данным, изучаемый водоем приближается к водоохранилищам руслового типа — Днепровскому, Дубоссарскому (М. Ф. Ярошенко, 1957) и Иркутскому (О. М. Кожева, 1964). В первый период существования водообмен в Усть-Каменогорском водоохранилище совершался 41 раз в год, впоследствии сократившись в два раза.

Грунты в 1956 г. складывались из наносов гальки и песка самой реки и затопленных почв прибрежной зоны. Было залито 3068 га пахотных земель, 87 га зарослей кустарников и 14,6 км грунтовых дорог. Процесс формирования грунтов протекал довольно быстро и уже в 1959 г. большая часть водоохранилища (22,3 кв. км) была покрыта серым илом, который распространился по бывшему руслу и прилегающим к нему районам. В верхней части водоема и по побережью заливов встречался серый ил с большим количеством растительных остатков на площади около 9 кв. км. В зоне выклинивания дно было занято заиленным песком, этот же грунт в виде узкой полосы отмечен между Тульским и Огневским разрезами. До сих пор сохранились небольшие участки слабо перегнивших задернованных почв.

По данным Н. К. Гулой (1961), донные отложения водоохранилища обладали богатой бактериальной флорой, достигающей в отдельных случаях 4,5 млрд. клеток в 1 г влажного грунта, что приближает водоохранилище к водоемам евтрофного типа. После зарегулирования стока Иртыша Бухгарминской плотиной в 1960 г. и образования нового водоема, который принял на себя функцию естественного отстойника для основной массы взвесей, поступавших ранее в Усть-Каменогорское водоохранилище, илообразовательный процесс уменьшился, что не замедлило сказаться на сокращении численности бактерий в илах, а следовательно, и их питательной ценности.

Климат в районе Усть-Каменогорского водохранилища характеризуется резкой континентальностью. Наиболее жаркий месяц — июль, среднемесячные температуры воздуха в это время колеблются в отдельные годы от $+17,9^{\circ}$ (1960 г.) до $+20,6^{\circ}$ (1962 г.). В сентябре среднемесячные температуры снижаются до $+10,4^{\circ}$ — $+15,6^{\circ}$. В ноябре температура воздуха резко падает и в конце месяца, начале декабря, устанавливается ледостав. Суровая зима продолжается пять месяцев.

Физико-химический режим водохранилища

Распаление льда происходит в водохранилище в последних числах апреля, после чего начинается быстрое прогревание воды с $3,2^{\circ}$ в начале мая до $16,2^{\circ}$ в конце месяца. До создания Бухтарминского водохранилища летом вода прогревалась равномерно как по вертикали, так и по продольной оси водохранилища, достигая в июле 20 — 23° , с небольшой температурной стратификацией между поверхностными и придонными горизонтами, не превышающей $2,2^{\circ}$, что было связано с большой проточностью и поступлением хорошо прогретой иртышской воды. В сентябре наступала осенняя гомотермия.

После 1960 г. температурный режим резко изменился под воздействием холодной воды, поступающей из Бухтарминского водохранилища, где в июле на глубине 60 м температура воды не поднималась выше 5 — 6° . Наметилось неравномерное прогревание воды по горизонтальной оси водохранилища. Так в конце мая на протяжении 23 км от зоны выклинивания температура у поверхности была около 6° , в то же время в центральной части водохранилища она поднялась до 10° , а в нижней — до 14° . Большой перепад температур наблюдался в июле: от $8,2^{\circ}$ в верховье до $23,5^{\circ}$ у Таловского разреза. Резко возросла и летняя вертикальная температурная стратификация, достигнув $10,6^{\circ}$, однако специфичного для озер слоя температурного скачка не было в силу значительной проточности и быстрого водообмена. В целом Усть-Каменогорское водохранилище становится холодноводным водоемом с резко выраженной температурной стратификацией и неравномерным прогреванием по длине водоема.

Содержание в воде растворенного кислорода за все время исследований оставалось в пределах нормы. Весной содержание кислорода с глубиной почти не менялось и составляло $9,8$ — $11,3$ мг/л. Та же картина наблюдалась и летом. Так в 1962 г. в районе Таловского разреза количест-

во кислорода колебалось от поверхности до дна от 9,0 до 9,86 мг/л, что соответственно составляло 101,9—92,5% насыщения.

Количество свободной углекислоты колебалось от 2,2 до 6,5 мг/л. Активная реакция воды была слабощелочная, величина рН колебалась от 7 до 7,9. На четвертый год существования водоема окисляемость воды не превышала 6,5 мг кислорода на литр, примерно такая же закономерность сохранилась и в последующие годы. По солевому составу вода Усть-Каменогорского водохранилища относится к маломинерализованной бикарбонатно-кальциевой группе.

Макрофиты и микрофлора

Особенности морфометрии Усть-Каменогорского водохранилища отрицательно сказались на развитии высшей водной растительности: с одной стороны, незначительная по площади зона литорали, с другой — периодические колебания уровня воды в весенне-летнее время года. В первый период существования водоема наиболее распространены были рдесты — блестящий, гречиховидный, нитевидный и пронзеннолистный, реже встречались уруть, роголистник, наяда, водяная сосенка, водяной орех. Ассоциация надводных растений была представлена камышом, рогозом, осоками, аиром, стрелолистом и др. В 1960 г. и периодически в последующее время происходили резкие колебания уровня воды, в результате чего прибрежная зона обсыхала, что вызвало массовую гибель макрофитов и пагубно отражалось на ихтиофауне, лишавшейся основных своих нерестилищ и мест откорма молоди.

Фитопланктон Усть-Каменогорского водохранилища представлен диатомовыми водорослями — 11 видов, зелеными — 11 видов, сине-зелеными, жгутиковыми, перафитовыми и улотриксовыми.

Основную массу водорослей составляют диатомовые, среди которых массового развития достигает *Asterionella formosa* и из жгутиковых *Ceratium hirundinella*. В летний период при более высокой температуре воды более массовым видом становится *Fragilaria crotonensis*. В последние годы (1965) в заливах наблюдалось слабое цветение диатомовых водорослей за счет астерионеллы и фрагиллярии. Биомасса водорослей в Усть-Каменогорском водохранилище в 1962—1963 гг. была значительно выше, чем в первый период его становления, за счет стока из Бухтарминского водохранилища и безраздельного потребления водо-

рослями поступающих биогенов за счет массовой гибели макрофитов.

Очевидно, в дальнейшем, установившийся холодноводный режим Усть-Каменогорского водохранилища будет способствовать массовому развитию диатомовых водорослей, в то время как сине-зеленые и зеленые водоросли будут находиться в угнетенном состоянии.

Зоопланктон

Формирование зоопланктона в Усть-Каменогорском водохранилище происходило за счет довольно бедного исходного речного комплекса форм и частично из озер поймы. С 1956 по 1960 г. в фауне обнаружено 50 видов, среди которых были представлены как обитатели рек — *Filinia longiseta*, *Brachionus capsuliflorus*, *B. angularis*, *Bosmina longirostris*, так и озерно-прудовые и зарослевые формы — *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Platytias militaris*, *Eurycercus lamellatus*. Наряду с типично холоднотермными видами — *Kellicottia longispina* встречались эвритермные — *Polyarthra trigla*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops oithonoides* и другие.

С 1960 г. с превращением водоема в холодноводный в зоопланктоне выявлено также 50 форм, но уже качественно иного состава. Не обнаружено 9 форм, таких, как *Brachionus capsuliflorus*, *P. militaris*, *Mytilina spinifera*, *F. longiseta*, *Daphnia pulex*, *S. vetulus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Peracantha truncata* — обитатели мелководных зарослевых участков, в то же время появились представители пелагического комплекса — *Diaptomus inconguens*, *Bythotrephes longimanus*, *Daphnia hyalina*, *Ceriodaphnia reticulata* и другие, поставщиком которых стало служить Бухтарминское водохранилище.

Наиболее массовыми и широко распространенными формами в водохранилище за все время исследований были *K. longispina*, *M. oithonoides*, *B. longirostris*.

Морфометрические и гидрологические особенности позволили выделить в Усть-Каменогорском водохранилище три участка, которые классифицировали как биотопы — верхний, район преобладающего мелководья и наибольших скоростей течения (0,66 м/сек), центральный район, со скоростью течения 0,12 м/сек и глубиной, не превышающей 30 м, и нижний район со скоростью течения 0,06 м/сек и глубиной до 46 м. Численность и биомасса зоопланктона в биотопах была различной. Для каждого биотопа по сезонам года выделены комплексы с руководящими видами

гидробионтов. Название комплексу давалось по количественно преобладающим видам. Были приняты следующие условные обозначения.

a — средняя плотность гидробионтов в экз/м³,

b — средняя биомасса в мг/м³,

p — процент встречаемости,

вр — индекс значимости.

В процессе формирования гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища наиболее многочисленным, широко распространенным видом был *M. oithonoides*.

В 1956 г. летом в зоопланктоне верхней части водоема обнаружено всего 14 видов, в центральном и нижнем районах — 20 видов. К числу руководящих видов, играющих важную роль в формировании комплекса, относились *M. oithonoides*, *S. crystallina* и рачок *B. longirostris*. Средняя численность и биомасса *M. oithonoides* колебалась от 20 экз/м³ и 1,04 мг/м³ в верхней части водоема до 125 экз/м³ и 65,0 мг/м³ — в нижней, *B. longirostris* — от 124 экз/м³ и 1,05 мг/м³ до 5466 экз/м³ и 44,01 мг/м³.

В целом биомасса зоопланктона в Усть-Каменогорском водохранилище в течение лета оставалась крайне низкой.

В 1959 г. летом в верхней части водоема обнаружено уже 30 видов зоопланктеров, в центральной и нижней — 39. Руководящими видами продолжали оставаться рачки *M. oithonoides*, *S. crystallina*, *B. longirostris*. Быстрая смена воды в водоеме способствовала расселению одних и тех же гидробионтов по всей длине водоема. Численность и биомасса *M. oithonoides* колебалась от 180 экз/м³ и 9,4 мг/м³ в верхней части до 300 экз/м³ и 18,9 мг/м³ — у плотины. Общая биомасса была максимальной у плотины — 270 мг/м³.

В начале осени 1959 г. в комплексе началось сокращение численности видов в основном за счет *P. truncata*, *E. lamellatus*, *S. vetulus* и др. Биомасса комплекса была очень низкой. Небольшое увеличение прослеживалось по направлению к плотине, где биомасса достигала 120 мг/м³.

Отличительной чертой качественного состава зоопланктона весной 1960 г. является массовое развитие холоднолюбивой коловратки *K. longispina*. Численность и биомасса *K. longispina* особенно велики были в районе плотины — 4999 экз/м³ и 12,49 мг/м³.

Во второй период формирования водоема произошли большие гидрологические изменения, которые отразились на составе гидрофауны. Из зоопланктического комплекса исчезли теплолюбивые формы и обитатели зарослей, вместо

них массовыми становится коловратка *K. longispina*. Появились в значительных количествах рачки *D. hyalina* и *D. incongruens*.

Весной 1962 г. ведущая роль в комплексе принадлежала *K. longispina*. В количественном отношении зоопланктон концентрируется в центральной части водоема, где численность и биомасса *K. longispina* достигали 364292 экз/м³ и 910,7 мг/м³. Биомасса зоопланктона в центральной части водоема составляла 2230 мг/м³, а в районе плотины — всего 440 мг/м³.

Летом ведущими формами в комплексе были рачки *B. longirostris*, *D. cucullata*, *M. oithonoides*. Структура комплекса оставалась неустойчивой, в верхнем районе преобладали босмины, а в центральном — циклопы. В качестве примера приводим структуру комплекса *B. longirostris* и *M. oithonoides*, характерного для лета 1962 г. в период максимальной численности и биомассы зоопланктона (таблица 1). Из таблицы видно, что максимальная биомасса в этот период существования водоема была в центральном районе 6120 мг/м³, из них за счет циклопов — 2746 мг/м³, индекс значимости которых достигал 267.

Осенью возросла роль рачка *D. incongruens*, биомасса которого в верхнем районе водоема составляла 128,9 мг/м³ при плотности 816 экз/м³, а в центральном — 158 мг/м³ при плотности 1061 экз/м³. В нижней глубоководной части водохранилища ведущую роль играл рачок *D. hyalina* (148 мг/м³). Средняя биомасса зоопланктона колебалась от 713 мг/м³ в верхней части до 480 мг/м³ — в нижней.

Общая численность и биомасса резко возросли за счет биостока из Бухтарминского водохранилища, превратившегося в отстойник аллохтонных взвесей. Одновременно сократились водообмен и скорости течения. Водоем стал приобретать черты озерного типа — зоопланктон концентрировался в центральной части с уменьшением биомассы в сторону плотины.

Сезонная динамика зоопланктона в Усть-Каменогорском водохранилище согласуется с изменениями, происходящими в это же время с бактериальной флорой, населяющей водоем. По данным Н. К. Гулой (1966) общее количество бактерий до 1960 г. достигало 6,4 млн. клеток в 1 мл. воды. Суточную продукцию бактериальной биомассы в исследуемом водоеме можно сопоставить с величиной суточной продукции евтрофных водоемов дельты р. Волги.

После 1960 г. в связи с увеличением численности зоопланктона общее количество бактерий понизилось в сред-

Таблица 1
Структура комплекса *Bosmina longirostris*, *Mesocyclops oithonoides* в Усть-Каменогорском водохранилище. Лето 1962 г.

Видовой состав	Верхняя часть				Центральная часть				Нижняя часть			
	а	в	р	рв	а	в	р	рв	а	в	р	рв
	<i>Keratella cochlearis</i>	63	0,02	25	0,0005	2214	0,73	77	0,056	658	0,21	57
<i>Kellicottia longispina</i>	178	0,44	75	0,066	28811	72,03	97	6,98	10700	26,75	100	2,67
<i>Polyarthra trigla</i>	240	0,23	50	0,01	3768	3,58	83	0,29	690	0,65	57	0,038
<i>Daphnia hyalina</i>	65	21,4	25	0,53	525	173,2	37	6,41	500	165,0	28	4,62
<i>Daphnia cucullata</i>	37	2,3	12	0,03	3014	186,1	73	13,58	2311	143,5	71	10,17
<i>Bosmina longirostris</i>	14745	125,33	100	12,5	18226	154,9	97	15,03	24694	209,9	100	20,99
<i>Chydorus sphaericus</i>	90	0,9	62	0,05	1203	12,04	80	0,96	707	7,07	85	0,6
<i>Diaptomus incongruens</i>	31	4,65	12	0,05	433	68,9	37	2,55	286	45,4	28	1,27
<i>Mesocyclops oithonoides</i>	850	44,2	100	4,42	32500	1738,4	97	168,0	4110	213,72	100	21,37
<i>Cyclops</i> sp.	555	28,86	100	2,88	13076	693,0	97	67,2	2017	104,88	100	10,48
<i>Nauplii Cop., Cyclops juv</i>	1945	29,9	75	0,87	18650	315,02	100	32,0	14804	255,4	85	21,7
Прочие	1191	31,7	50	1,56	12469	2703,2	87	284,3	16763	288	85	24,5
Всего	19990	290,0		23,02	135190	6120,0		547,5	78240	1460,0		118,39

нем до 1,1 — 1,8 млн/мл, что частично можно объяснить высокой выедаемостью бактерий зоопланктерами, в частности рачками, которые по данным А. Г. Родиной (1940), Н. С. Гаевской (1940), Е. Ф. Мануйловой (1954) могут нормально развиваться, питаясь только бактериальной пищей.

На основании выше изложенного в процессе формирования гидробиологического режима в Усть-Каменогорском водохранилище в течение 1956—1963 гг. было выделено две фазы. В первой (1956—1960 гг.) численность и биомасса зоопланктона, населяющего различные экологические ниши, характеризовались большой бедностью (средняя численность 4,4 тыс. экз/м³ при биомассе 0,14 г/м³). Это объяснялось тем, что биомасса зоопланктеров формировалась в основном за счет сноса немногочисленного речного планктона; отсутствием близко расположенных пойменных водоемов; большим количеством минеральных взвесей, приносимых с иртышской водой, пагубно влиявших на жизнедеятельность зоопланктона, и слабо выраженной зоной литорали.

Во вторую фазу (1962—1963 гг.) планктон становится богаче (средняя численность — 117,8 тыс. экз/м³ при биомассе 2,4 г/м³). Причины, вызвавшие резкое количественное увеличение зоопланктона, заключались в следующем: Бухтарминское водохранилище превратилось в естественный отстойник для минеральных взвесей; численность рачков в исследуемом водоеме увеличилась за счет биотока из вышерасположенного водоема.

Таким образом, в отличие от большинства искусственных водоемов (Г. Л. Васильева, 1964; Л. А. Луферова, 1964; Н. А. Дзюбан и Ф. Д. Мордухай-Болтовской, 1965), где формирование зоопланктона заканчивается за 2—3 года, в Усть-Каменогорском водохранилище этот процесс продолжается более 10 лет.

В первые 5 лет биомасса зоопланктона по своей величине была меньше такого малопродуктивного водохранилища, как Иркутское (Г. Л. Васильева и др., 1964). Во второй период общая биомасса зоопланктона превысила показатели водохранилища руслового типа, какими являются Днепровское и Дубоссарское (Г. Б. Мельников, 1955; А. И. Набережный, 1958).

Процесс формирования зоопланктона будет продолжаться до тех пор, пока не закончится становление гидробиологического режима в расположенном выше Бухтарминском водохранилище.

Бентос

По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского и Н. А. Дзюбана (1965) формирование бентоса в водохранилищах проходит три стадии: разрушение реофильных и фитофильных биоценозов и заселение нового водоема смесью остатков разрушенных биоценозов с почвенной фауной; образование временных группировок с преобладанием в русловых водохранилищах тубифицидного комплекса; появление однообразной по видовому составу фауны. Эта закономерность наблюдалась и в Усть-Каменогорском водохранилище в первые годы после его заполнения, донная фауна которого была представлена следующими группами: мшанками (один вид), олигохетами (восемь видов), пиявками (семь видов), моллюсками (десять видов), личинками стрекоз (девять видов), поденками (пять видов), клопами (три вида), жуками (два вида), ручейниками (шесть видов), личинками хирономид (52 формы) и ракушковыми рачками. В период с 1956 по 1960 г. в бентофауне представлено 104 вида, из них 49 составляли хирономиды. Широко распространенными формами из личинок хирономид на протяжении всего периода исследования водохранилища были *Tendipes fl. semireductus*, *Cryptochironomus gr. defectus*, *Polypedilum gr. nubeculosum*, *Procladius sp.*

Во второй период (1962—1963 гг.) в результате сокращения процессов заиления, постоянных колебаний уровня воды и значительного охлаждения водной массы исчезли многие представители фитофильного комплекса, такие, как пиявки, моллюски, населяющие прибрежную зону, личинки стрекоз, клопов, некоторые виды поденок, ручейников и хирономид. Общее число видов сократилось до 49, из них 27 составляли личинки хирономид, среди которых появились ранее не встречавшиеся обитатели грубодетритного ила и прибрежья крупных водоемов (*Trichocladius inaequalis*, *Orthocladiinae gen? l. triquetra*, *Psectrocladius medius*, *P. gr. psilopterus*, *Pseudochironomus gr. prasinatus*).

В процессе формирования гидробиологического режима водохранилища донная фауна претерпела значительные не только качественные, но и количественные изменения, что позволило выделить виды, приуроченные к определенным местам обитания — биотопам и образующие в совокупности с растительными организмами биоценозы. Понятие «биоценоз» впервые введено К. Мёбиусом в 1877 г., в дальнейшем этот термин в гидробиологической литературе применялся С. А. Зерновым (1949). Мы принимаем формулировку В. И. Жадина — биоценоз это исторически сложив-

шаяся устойчивая группировка организмов, связанная общностью места обитания и общностью главнейших экологических признаков, возникающих в историческом процессе приспособления организмов к условиям среды (1950).

Название того или иного биоценоза (комплекса организмов) мы даем по одному или двум руководящим видам, которые по численности и биомассе составляли основу биоценоза. Приняты следующие условные обозначения: в — средняя биомасса в г/м², рв — индекс значимости.

Нами выделено пять биотопов с характерными для них биоценозами: серый ил, серый ил с растительными остатками, слабозаиленный песок, слабопереработанная задержанная почва, заросли макрофитов на задержанной почвах и на илах с растительными остатками.

Однако здесь мы проанализируем подробно только наиболее распространенный биотоп серого ила, который составляет 60,3% от общей площади грунтов водоема и характеризуется самой высокой биомассой.

В 1956 г. на биотопе серого ила был представлен биоценоз *Tubifex tubifex*, в состав которого входили 4 вида олигохет, 2 вида пиявок, 6 видов моллюсков и 5 форм личинок хирономид. В таблице 2 приводится его структура.

Структура комплекса *Tubifex*

Видовой состав	1956 г.				1959 г.	
	Весна		Лето		Лето	
	в	рв	в	рв	в	рв
<i>Oligochaeta</i>	30,09	3,001	19,58	1,96	41,14	3,99
<i>Pisidium amnicum</i>	1,1	0,06	0,42	0,03	12,05	1,02
Прочие моллюски	0,42	0,01	10,07	0,77	5,21	0,36
<i>Tendipes fl. semireductus</i>	11,87	1,1	4,04	0,31	1,15	0,06
<i>T. fl. plumosus</i>	8,52	0,62	1,49	0,08	0,49	0,01
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>	3,72	0,19	0,34	0,03	0,11	0,005
<i>Trichocladius inaequalis</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Procladius</i>	3,76	0,17	0,11	0,006	0,55	0,05
<i>Polypedilum gr. nubeculosum</i>	0,03	0,0006	0,38	0,008	0,05	0,002
Прочие личинки хирономид	0,23	0,013	0,46	0,04	0,51	0,033
Прочие гидробионты	0,02	0,0008	0,28	0,009	0,23	0,004
Всего	59,76	5,18	37,17	3,24	61,49	5,53

Весной общая численность олигохет достигала 13,5 тыс. экз/м², а биомасса — 30,1 г/м². Важную роль в комплексе играли личинки *T. fl. semireductus* (11,8 г/м²), *T. fl. plumo-*

sus (8,5 г/м²) и Procladius (3,7 г/м²). Значение моллюсков было невелико. Средняя биомасса всего комплекса составила 59,7 г/м² при общей значимости 5,18.

Летом основу комплекса продолжали составлять олигохеты (19,6 г/м²). Роль личинок хирономид понизилась за счет вылета насекомых и выедания бентических организмов рыбами, в то же время биомасса моллюсков увеличилась.

Таким образом в 1956 г. от весны к лету происходило снижение значимости отдельных видов и комплекса в целом.

В 1959 г. биоценоз становится в видовом отношении более разнообразным за счет пиявок, олигохет и личинок хирономид (19 форм), среди которых появились *Endochironomus gr. tendens*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Ablabesmyia gr. monilis*, *Tanytarsus gr. mancus*, *Stictochironomus psammophilus* и другие. В количественном распределении гидробионтов отмечен заметный рост численности и биомассы. Из таблицы 2 видно, что ведущую роль в комплексе продолжали играть *T. tubifex* при общей численности олигохет 25,4 тыс. экз/м² и биомассе 41 г/м², возросла роль

Таблица 2

tubifex (биоценоз серого ила)

		1960 г.		1962 г.						1963 г.	
Осень		Весна		Весна		Лето		Осень		Осень	
в	рв	в	рв	в	рв	в	рв	в	рв	в	рв
38,77	3,87	67,32	6,39	12,64	1,26	6,12	0,61	13,24	1,32	7,45	0,74
15,21	1,46	19,53	1,78	2,47	0,21	3,12	0,29	6,35	0,59	2,38	0,21
2,66	0,21	5,09	0,38	0,48	0,007	2,16	0,11	2,12	0,1	0,38	0,01
2,43	0,18	5,11	0,42	1,35	0,057	0,34	0,01	0,22	0,011	0,22	0,07
0,43	0,012	0,86	0,012	0,18	0,002	0,53	0,003	—	—	—	—
0,24	0,013	0,19	0,007	0,19	0,009	0,07	0,002	0,003	0,0001	0,04	0,001
—	—	—	—	0,01	0,0003	0,05	0,001	0,005	0,00005	0,07	1,002
0,31	0,03	1,44	0,14	0,75	0,075	0,39	0,04	0,02	0,001	0,1	0,007
0,24	0,02	0,15	0,003	0,25	0,013	0,05	0,002	0,13	0,006	0,05	0,002
0,02	0,001	0,08	0,006	0,6	0,041	0,15	0,011	0,002	0,0001	0,34	0,02
0,04	0,0002	0,23	0,003	0,04	0,0004	0,04	0,0003	—	—	0,08	0,002
60,35	5,79	100,0	9,14	18,96	1,67	13,13	1,073	22,09	2,04	11,11	1,07

Pisidium amnicum с 0,4 г/м² в 1956 г. до 12,0 г/м² в 1959 г. Личинки хирономид показали рост численности в основном за счет *Procladius*, однако индекс значимости хироно-

мид понизился до 0,16, в то же время суммарный индекс комплекса составлял 5,53.

Осенью комплекс характеризовался высокой и стабильной биомассой олигохет и моллюсков.

В 1960 г. комплекс *T. tubifex* достиг своего расцвета, резко возросли численность и биомасса тубифицид, значимость которых была 6,39. Важную роль продолжали играть моллюски (*P. amnicum*), в то же время значение личинок хирономид неуклонно снижалось.

В 1962 г. видовой состав бентических организмов обеднел. Среди моллюсков исчезли *Radix peregra*, *Gyraulus albus*, *Sphaerium lacustre*, не встречались личинки подеенок, стрекоз, выпали 12 форм личинок хирономид, это произошло за счет уменьшения общей численности бактериофлоры в грунтах и понижения температуры воды, особенно в придонных слоях водоема.

Весной руководящей группой оставались олигохеты, но с заметным преобладанием *Plyodrilus hammoniensis*. Несмотря на то, что численность олигохет по сравнению с предыдущими годами упала в три раза, на общем фоне снижения численности моллюсков и хирономид они продолжали играть ведущую роль.

Летом олигохеты составляли основу комплекса (6,1 г/м²), в два раза по сравнению с весной увеличилась биомасса моллюсков (5,3 г/м²). В связи с вылетом насекомых суммарный индекс значимости хирономид не превышал 0,065.

Осенью за счет новых генераций олигохет и моллюсков наблюдался общий рост биомассы, доминирующее значение осталось за группой олигохет (13,2 г/м²).

Неблагоприятные условия существования способствовали дальнейшему сокращению роли хирономид, индекс значимости которых не превышал 0,018. Характерной особенностью для комплекса в 1962 г. было общее резкое сокращение численности и биомассы по сравнению с 1960 г.

В 1963 г. осенью в комплексе продолжали доминировать олигохеты, индекс их значимости равнялся 0,74.

Таким образом, приведенные данные динамики качественного и количественного состава биоценоза *T. tubifex* в целом по водоему за различные годы и сезоны свидетельствуют о том, что своего расцвета биоценоз достиг в 1960 г. (биомасса 100 г/м², значимость 9,14), после чего, в связи с изменением режима водоема, началось резкое снижение всех показателей, хотя комплекс в целом и продолжал оставаться тубифицидным за счет преобладания группы *T. tubifex*.

зубчатых

олигохет. В то же время отдельные участки водохранилища характеризуются неравномерным распределением гидробионтов по длине водоема. Наиболее богато бентофауна была представлена в центральном районе, где на условном Смолянском разрезе летом 1956 и 1959 гг. остаточная биомасса в основном за счет олигохет колебалась от 64,5 до 91,5 г/м², в то же время в верхней части водохранилища биомасса была значительно меньше (от 15,4 до 35,9 г/м²), а в нижней части, районе плотины, упала от 21,1 до 2,8 г/м².

В 1962 г. произошло повсеместное резкое сокращение численности и биомассы в 3—4 раза, однако в центральной части водоема бентос продолжал концентрироваться в значительно больших количествах по сравнению с другими районами, что несомненно связано с более высокой аккумуляцией в центральных участках автохтонных взвесей и бактериальной массы.

Сезонная динамика бентических организмов проявлялась резко только в первый период жизни водоема. Самая высокая величина остаточной биомассы отмечалась весной — 74,9 г/м² при плотности 21,5 тыс. экз/м² (1956—1960 гг.). Летом за счет выедания бентоса рыбами и вылета имаго насекомых биомасса уменьшалась почти в два раза (35,1 г/м² при плотности 16,6 тыс. экз/м²). Осенью новые генерации увеличивали биомассу до 42,6 г/м². Среднегодовая остаточная биомасса бентоса по всему водоему за 1956—1960 гг. составляла 40 г/м² при плотности 18,0 тыс. экз/м².

Последующие изменения гидрологического режима вызвали изменения в направлении сезонного хода динамики, выразившейся в обеднении видового состава донной фауны и в уменьшении ее биомассы. Общая остаточная биомасса к 1962 г. сократилась почти в три раза (13,5 г/м²).

Таким образом, в формировании донной фауны Усть-Каменогорского водохранилища также можно выделить две фазы. В период первой фазы с 1956 по 1960 г. происходило повсеместное расселение олигохет и моллюсков, чему способствовало равномерное прогревание водной массы и поступление из Иртыша бактериальной флоры. Одновременно наблюдалось снижение биомассы личинок хирономид, однако она все еще продолжала оставаться достаточно высокой. В этот период шло быстрое развитие пеллофильного биоценоза. Биомасса бентоса по величине приближалась к биомассе Днепровского водохранилища руслового типа (А. И. Берестов, В. И. Приходько, 1941).

Во вторую фазу (1962—1963 гг.) происходит становле-

ние водохранилища как холодноводного водоема. В этот период уменьшилось и поступление органических веществ, в результате численность и биомасса донной фауны сократились, однако биомасса по сравнению с целым рядом искусственных водоемов продолжала оставаться высокой (Н. Ю. Соколова, 1947; Ф. Д. Мордухай-Болтовской, 1956; А. С. Малиновская, 1955, 1956).

Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1961) подчеркивает, что в водохранилищах руслового типа ежегодный рост донной фауны наблюдается за счет тубифицидного комплекса. Падение биомассы после первого года в таких водоемах небольшое, так как тубифициды компенсируют убыль хирономид. Время, необходимое для формирования фауны по его данным, колеблется от 3 до 5 лет. В Усть-Каменогорском водохранилище в первую фазу становления развитие донной фауны соответствовало этой схеме, на пятый-шестой годы существования в нем сложились однообразные группировки беспозвоночных, что свидетельствовало об образовании постоянных биоценозов; биомасса бентоса в это время достигла максимума. Однако под влиянием процесса формирования гидрологического и гидробиологического режимов в Бухтарминском водохранилище, в Усть-Каменогорском в 1962 г. отмечена новая стадия формирования биоценозов. Таким образом, процесс их перестройки затянулся более чем на 10 лет и закончится только после стабилизации режима в вышерасположенном искусственном водоеме.

Ихтиофауна и пищевые отношения основных промысловых, малоценных и сорных рыб

Ихтиофауна в Усть-Каменогорском водохранилище по А. П. Чабану (1965) представлена 27 видами, относящимися к девяти семействам. Из них лещ, сазан, судак были акклиматизированы в водохранилище. Остальные виды: осетр, щука, плотва, елец, язь, окунь, ерш и другие — аборигены. В каньонообразном, глубоководном водохранилище численность рыб лимитируется недостатком нерестовых площадей и резкими колебаниями уровня воды весной, во время нереста. Состав ихтиофауны с годами изменился в сторону увеличения численности малоценных и сорных рыб. В 1960 г. ценные промысловые рыбы — лещ, язь, налим, осетр составляли в сумме 9,1%, малоценные — плотва, елец и другие — 58,8%, сорные (ерш) — 30,3%. В 1962 г. значение ценных рыб уменьшилось до 5,8%, малоценные составляли 60,5%, сорные — 36,2%.

Ниже приводим данные пищевых взаимоотношений между ценными промысловыми и конкурирующими с ними в питании, массовыми малоценными и сорными рыбами.

Осетр в 1956 г. питался личинками хирономид, стрекоз, поденок, веснянок, ручейников. Основная роль принадлежала личинкам хирономид, которые составляли 74,6% от общего веса пищи, макрофиты не превышали 10%. В последующие годы осетр переключился в основном на растительную пищу. В 1959—1962 гг. она составляла уже 54—64% от общего веса, 39,6% приходилось на олигохет. Резко снизилось в пище значение личинок хирономид (4,6%). Индексы наполнения кишечника у осетра колебались от 193⁰/₀₀₀ в 1956 г. до 135⁰/₀₀₀ в 1959 г.

Язь в Усть-Каменогорском водохранилище питался личинками хирономид, поденок, веснянок, жуков, воздушными насекомыми, моллюсками, рыбой, водорослями, макрофитами. В 1956 г. животные организмы в пище составляли 96%, из них 48% приходилось на личинок хирономид. В 1963 г. язь переключился на растительную пищу, которая составляла 90%. Роль личинок хирономид понизилась до 6,5% от общего веса пищи. Индексы накормленности колебались от 55 до 98,4⁰/₀₀₀.

В пище акклиматизированного в 1954 г. леща, кроме личинок и имаго хирономид, были гелеиды, моллюски, кладоцеры, копеподы и растительные остатки с илом. Последние составляли 61,3% от общего веса пищи. Личинки хирономид — 36,6%. Индексы наполнения небольшие — 52⁰/₀₀₀.

Пища плотвы чрезвычайно разнообразна. Она состояла из личинок хирономид, стрекоз, поденок, веснянок, ручейников, клопов, моллюсков, клещей, копепод, кладоцер и макрофитов. В 1956 г. основными кормовыми объектами были личинки хирономид (41,4%), моллюски (20%) и макрофиты (31,2%). В дальнейшем произошло понижение процентного содержания животной пищи с одновременным увеличением роли растительности. В 1963 г. растительная пища у плотвы составляла 88%. Личинки хирономид в этот период не превышали 1,5% от общего веса пищи. Индексы наполнения кишечника колебались от 105⁰/₀₀₀ в 1956 г. до 195⁰/₀₀₀ в 1963 г.

Пища окуня в возрасте 1+ — 3+ была тоже разнообразной. Если в 1956 г. беспозвоночные животные в сумме составляли 97,5%, из них 73,5% приходилось на личинок хирономид, а растительные остатки — 2,5%, то в 1963 г. растительность составляла 9,5%, личинки хироно-

мид — 46,5%, а кладоцеры — 40,7%. Индекс наполнения кишечника был высоким — 298⁰/₀₀₀.

Пища ерша состояла из личинок хирономид, стрекоз, поденок, ручейников, гелеид, воздушных насекомых, моллюсков, ракообразных и макрофитов. В 1956 г. в общем спектре питания личинки хирономид составляли 80,2%. Остальные беспозвоночные служили второстепенными кормовыми объектами. В 1962 г. в пищевом спектре ерша существенных изменений не произошло. Личинки хирономид продолжали составлять в пище основу, достигая 78,3%. Ежегодное уменьшение биомассы хирономид в водоеме практически не повлияло на питание ерша. Индексы наполнения оставались высокими, достигая в 1962 г. 186⁰/₀₀₀.

Различия в пищевых спектрах рыб заметно проявились в процессе многолетних наблюдений. Это связано с изменениями, происходящими в формировании бентоса и планктона. Так, в 1956 г. осетр, плотва, язь, окунь и ерш питались преимущественно личинками хирономид, средняя остаточная биомасса которых в водохранилище составляла 14,2 г/м². В 1962—1963 гг. с уменьшением биомассы личинок до 3—7,5 г/м² произошло разграничение в питании рыб. У осетра, плотвы и язя основная часть пищи складывалась из макрофитов, немаловажную роль играли малоцетинковые черви, моллюски, только окунь и ерш продолжали питаться в основном личинками хирономид.

В результате разграничения состава пищи степень пищевого сходства рыб понизилась. Систематическое понижение биомассы личинок хирономид и моллюсков, с одной стороны, и увеличение численности зоопланктона и водорослей — с другой привели к дальнейшему вынужденному разграничению питания рыб, населяющих водохранилище.

З а к л ю ч е н и е

Многолетние исследования, проводившиеся на Усть-Каменогорском водохранилище, позволили выявить две резко различающиеся между собой фазы формирования гидрологического режима, которые повлекли за собой и изменения в формировании гидробиологического режима.

В первую фазу (1952—1960 гг.) водоем был тепловодным с более менее постоянным уровнем режимом и интенсивным процессом илонакопления. Зоопланктон формировался в основном за счет сноса количественно бедного речного планктона и немногочисленного местного комплекса. Биомасса постоянно оставалась низкой, не превы-

шая $0,14 \text{ г/м}^3$. Среднегодовое динамическое поведение бентоса отличалось систематическим ростом до 1960 г., когда биомасса достигла максимума — $59,2 \text{ г/м}^2$, при этом олигохеты составляли $35,1 \text{ г/м}^2$. Остаточная биомасса по водоему — 40 г/м^2 . Наличие богатой кормовой базы обусловило высокую упитанность и темп роста у рыб. Донная фауна в значительной степени недоиспользовалась населяющими водоем бентофагами.

Во вторую фазу (с 1960 г. по настоящее время) под влиянием вышерасположенного глубоководного Бухтарминского водохранилища в Усть-Каменогорском изменился температурный режим — водоем стал холодноводным, колебания уровня приобрели постоянный характер на протяжении всего вегетационного периода. Значительно сократилось поступление илов и биогенных элементов, поскольку верхний водоем принял на себя функцию отстойника. Все это сказалось на гидробионтах Усть-Каменогорского водохранилища. В зоопланктоне массовое развитие получили холоднолюбивые формы, такие, как *K. longispirina*. В результате увеличения биостока из Бухтарминского водохранилища общая средняя биомасса зоопланктона увеличилась до $2,4 \text{ г/м}^3$. В бентосе, наоборот, в связи с холодноводностью водоема произошло сокращение биомассы в три раза ($13,4 \text{ г/м}^2$).

Гидрологические изменения продолжают действовать на гидробиологический режим исследуемого водоема и в настоящее время. Очевидно, их влияние сохранится и в будущем, что позволяет наметить следующую схему дальнейшего формирования гидрологического и гидробиологического режимов водоема: стабилизация уровня режима произойдет после наполнения Бухтарминского водохранилища до проектной отметки. Это позволит макрофитам вновь расселиться по водоему, достигнув первоначальной площади; илонакопление замедлится, в связи с чем сократится запас биомассы бактерий; водоем стабилизируется как холодноводный; в фитопланктоне следует ожидать массового развития диатомовых водорослей; в процессе формирования зоопланктона биосток будет решающим фактором, в связи с чем следует ожидать массового развития клadoцер и копепод, приспособленных к существованию при низких температурах воды; донная фауна должна претерпеть изменения в сторону сокращения видового состава и биомассы вследствие низких температур и замедления процесса заиления; в бентосе будут преобладать олигохеты и моллюски; после стабилизации уровня режима естественная рыбопродуктивность в

водохранилище должна несколько повыситься, но незначительно.

Для увеличения рыбопродуктивности мы предлагаем провести в водоеме следующей комплекс мероприятий: 1. Искусственное разведение осетра, которое должно осуществляться путем выдерживания икры до выклева на заводе с обратным запуском мальков для откорма в водоем; 2. Интродукцию ленка из оз. Марка-Куль, который найдет нерестилища в горных реках, а в водохранилище — корм; 3. Интродукцию сибирской ряпушки, питающейся в водоемах Обского бассейна преимущественно зоопланктоном, а также донными беспозвоночными. Учитывая весенние резкие колебания уровня, мы предлагаем акклиматизировать весенненерестующую разновидность, начинающую нерест под льдом; 4. Акклиматизацию омуля из оз. Байкал, который найдет нерестилища в горных реках, а бентосное и планктонное питание — в водохранилище; 5. Вселение в водоем холоднолюбивых северных реликтовых ракообразных — *Mysis oculata* var. *relicta* и *Pontoporeia affinis*, предложенных С. К. Тютеньковым для вселения в Бухтарминское водохранилище. Температурный, кислородный, солевой режимы, глубины и грунты Усть-Каменогорского водохранилища дают нам право предлагать вселять этих беспозвоночных и в исследуемый водоем. 6. Наконец, организация искусственных нерестилищ позволит регулировать численность малоценных рыб и уничтожать икру сорных, что поможет сохранять кормовые ресурсы для ценных видов, населяющих водоем, и рыб, предложенных нами для вселения.

По материалам диссертации опубликованы следующие статьи:

1. К гидробиологической характеристике Усть-Каменогорского водохранилища. Тр. VI совещания по проблеме биологии внутр. вод. М. — Л., 1959.

2. Бентос Усть-Каменогорского водохранилища. Изв. АН КазССР, серия биол. наук, № 4, 1964.

3. Зоопланктон Усть-Каменогорского водохранилища. Вестн. сельхоз. науки, № 2. Алма-Ата, 1965.

4. Особенности формирования гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища. Изв. АН КазССР, серия биол. наук, № 6, 1965.

5. Пищевые взаимоотношения рыб в Усть-Каменогорском водохранилище. Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Изд-во «Наука», Алма-Ата, 1966.

Материалы диссертации докладывались:

1. На VI совещании по проблеме биологии внутренних вод в г. Москве 10—19 июня 1957 г.
 2. На I съезде Всесоюзного гидробиологического общества в г. Москве, 1965 г.
 3. На конференции по проблеме: «Биологические основы освоения, рационального использования и воспроизводства рыбных запасов в водоемах Средней Азии и Казахстана», 12—17 апреля 1965 г. Алма-Ата.
 4. На общем собрании членов Алма-Атинского отделения Всесоюзного гидробиологического общества, 30 марта 1967 г.
-

Сдано в набор 23/V 1967 г. Подписано к печати 27/V 1967 г.
Формат $60 \times 90^{1/16}$. Физ. л. 1,5. Бум. л. 0,75.
Уч.-изд. л. 1,41. Тираж 200. УГ06594.

* * *

Типография издательства «Наука», г. Алма-Ата, ул. Шевченко, 28.
Зак. 123.