

УДК 597.554.3.574.34

**Популяционная динамика рыб Рыбинского  
водохранилища за период его существования: роль  
естественных и антропогенных факторов**

*Ю.В. Герасимов*

Институт биологии внутренних вод РАН (ИБВВ РАН, пос. Борок Ярославской области)  
e-mail: gu@ibiw.yaroslavl.ru

Обобщены результаты исследований основных промысловых рыб и среды их обитания, выполненных на Рыбинском водохранилище за всё время его существования. С момента заполнения водохранилища и до начала 1990-х гг. динамика численности рыб и их популяционные показатели определялись совместным действием нескольких факторов — изменением общей продуктивности водохранилища, урожайностью пополнений и развитием промысла. В 1990-е гг. естественные причины, во многом определявшие динамику численности промысловых рыб водохранилища в предшествующие годы, перестали быть столь очевидными. Тогда одним из основных факторов, определяющим состояние запасов рыб, стал промысел. В этот период промысловая нагрузка стала расти непропорционально существующим запасам, промысел на водохранилище приобрёл практически нерегулируемый характер, и при этом резко возрос уровень нелегального изъятия рыбы. Подобное увеличение промысловой нагрузки за счёт интенсивного браконьерства в течение 4–5 последующих лет привело к подрыву запасов. В результате промысловые уловы к концу 1990-х гг. резко снизились и стабилизировались на самом низком за всё время существования водохранилища уровне. То, что причиной этого стало браконьерство, подтверждается данными по другим (не рыбным) элементам экосистемы Рыбинского водохранилища, которые не показали столь значительного снижения продуктивности. Степень воздействия на популяции отдельных видов определяется коммерческой ценностью этих видов. Из естественных факторов ключевым в настоящее время является потепление, которое в значительной мере влияет на качество среды обитания рыб, на состояние их кормовой базы, а на некоторые виды, относящиеся к холодноводным, оказывает прямое негативное воздействие, лимитируя их численность.

**Ключевые слова:** водохранилище, естественные факторы, потепление климата, промысел, популяционная динамика рыб.

**ВВЕДЕНИЕ**

Процесс формирования ихтиофауны — часть становления биологического режима водохранилищ, который, в свою очередь, является лишь частью многостороннего процесса его развития [Поддубный, 1971]. Развитие водохранилища, в том числе и процесс первоначального

его становления, протекает при непрерывной взаимной связи геоморфологических (переработка берегов и ложа), гидродинамических (изменение режима течений), гидрофизических (изменение прогрева и охлаждения воды), химических (трансформация речных и грунтовых вод) и биологических (размножение и жиз-

недеятельность населяющих его организмов) явлений. Формирование ихтиофауны должно рассматриваться с учётом всего приведённого комплекса условий.

Видовой состав и величина запасов рыб в новых водоёмах зависят от трёх основных факторов: 1) видового состава и численности исходного рыбного населения водоёмов в зоне затопления; 2) направления и объёма акклиматизационных работ; 3) наличия в водохранилище комплекса условий, необходимых для успешного воспроизводства отдельных видов рыб [Поддубный, 1971].

На участке Верхней Волги до начала заполнения Рыбинского водохранилища в 1941 г. основу рыбного населения составляли реофильные и рео-лимнофильные виды рыб.

Основу уловов составляли фитофилы — лещ и плотва (до 63,6%), щука (15%), откладывающий икру на корневища жёсткой растительности судак (до 2,5%), индифферентные к субстрату окунь (от 13 до 43%) и ёрш (до 3,8%). На долю типичных реофилов — размножающихся на русловых перекатах стерляди, ельца, голавля, подуста — в разные годы лова приходилось от 3,4 до 5,0%. В начале XX в. ещё регистрировались заходы в верховья Волги белуги и каспийской белорыбицы. Массовый заход последней наблюдался в 1954 г. под плотину Рыбинской ГЭС.

После зарегулирования резко изменился уровеньный режим реки: сократилось летнее падение уровня, но увеличилось не характерное для природных водоёмов зимнее и особенно предпаводковое снижение. В нижних бьефах появились суточные и недельные колебания уровня, вызванные неравномерным сбросом воды через турбины ГЭС.

Скорость течения снизилась с 0,8–1,0 до 0,05–0,2 м/с. В пелагиали озеровидного расширения водохранилища развилась сложная система циркуляции водных масс с зонами обширных круговоротов, сгонно-нагонными и компенсаторными ветровыми течениями [Поддубный, Галат, 1998].

В результате условия для обитания рыб, близкие к исходным речным, сохранились только в верховьях притоков, они составляли не более 1% акватории. Реофилы утратили промысловое значение и встречаются сейчас

единично. С формированием новых условий обитания преимущество получили лимнофильные рыбы. Общая ихтиомасса, по сравнению с рекой, увеличилась в 3–4 раза. При этом видовое разнообразие не только не уменьшилось, но и продолжает увеличиваться за счёт вселения новых видов [Поддубный, 1987].

В представленной работе обобщены результаты исследований популяционной динамики рыб и среды их обитания, выполненных на Рыбинском водохранилище за всё время его существования.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период с 1945-го до начала 1990-х гг. динамику обилия рыбного населения во многом определяли естественные причины, характерные для крупных искусственных водоёмов на стадии формирования их биотической структуры. Так, биотический режим Рыбинского водохранилища формировался в соответствии с известными схемами [Баранов, 1961; Balon, 1974 — цит. по: Изменения структуры..., 1982], пройдя несколько фаз: 1 — фаза вспышки трофии; 2 — фаза трофической депрессии; 3 — фаза постепенного повышения трофии [Balon, 1974] (фаза постепенного повышения трофии предшествует фаза стабилизации). В большинстве водохранилищ фаза вспышки трофии длилась от 5 до 20 лет и, по мере истощения органического вещества в затопленных почвах, переходила в фазу трофической депрессии, когда количественные показатели развития гидробионтов снижались в 5–10 раз [Мордухай-Болтовской, 1955; Поддубный, 1963 б; Изменение структуры..., 1982; Ривьер, Баканов, 1984; Решетников, 1994; Решетников, Шатуновский, 1997; Dussart et al., 1972; Keith, 1975; Nelson et al., 1978].

В то же время, при первоначальном заполнении в новом водоёме происходит интенсивное, но сравнительно кратковременное обогащение воды биогенными элементами вследствие быстрого и кратковременного эвтрофирования, обусловленного размытием богатых почв в пойме затопленных рек. В результате разложения остатков наземной растительности и поступления из размываемых почв ряда веществ происходит образование соединений, легко усвояемых фитопланктоном.

Наряду с развитием фитопланктона, донных обрастаний и перифитона увеличивается биомасса зоопланктона и многих бентических форм. Указанные процессы приводят к созданию исключительно благоприятного комплекса условий для развития и роста молоди многих видов, служащих пищей хищникам, потомство которых также резко увеличивается. Все это обеспечивает высокую численность поколений соответствующих лет. Так, в период «вспышки трофии» в 1950–1960 гг. на Рыбинском водохранилище наблюдались максимальные зарегистрированные промысловые уловы (до 4304 т/год) (рис. 1).

В промысловых уловах доминировал лещ (32% общего улова), за которым следовали судак (от 13 до 20%) и плотва (до 10%) (рис. 1). Всё это способствовало быстрому развитию промысловой базы. Масштабы сетного промысла начиная с 1949 г. неуклонно расширялись. По данным Л.И. Васильева [1955], в 1949 г. выставлялось 495 сетей в месяц,

а в 1954 г. — 5560 сетей. Промысел в зимнее время до 1954 г. носил в основном прибрежный характер и производился в зоне до 5–7 км от берега; с 1955 г. эта зона расширилась до 15–18 км, что позволило увеличить добычу рыбы зимой на 120 т, а весной — на 150 т [Рябченков, 1961]. В 1953 г. было положено начало применению промыслового тралового лова [Васильев, 1955].

Значительную роль в повышении рыбопродуктивности Рыбинского водохранилища сыграли адвентивные виды, которые сформировали в водохранилище многочисленные и устойчивые популяции. В первые годы существования водохранилища произошло вселение мелкого пелагического вида — европейской корюшки и прикрепленного двухстворчатого моллюска — *Dreissena polymorpha*.

Первые сведения о европейской корюшке в Рыбинском водохранилище появились в 1943 г. Заметный рост её численности в водоёме, установленный по встречаемости в не-

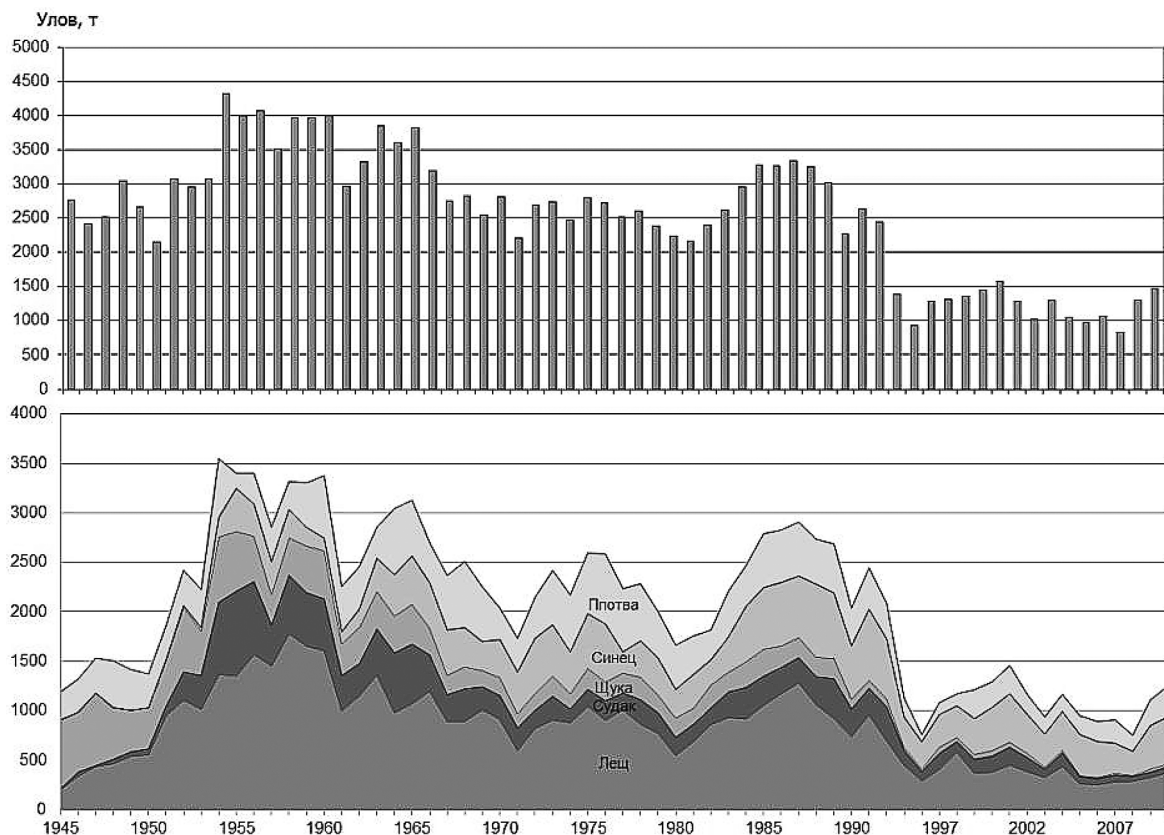


Рис. 1. Динамика общих промысловых уловов и уловов наиболее массовых промысловых рыб на Рыбинском водохранилище за период с 1945 по 2010 гг.

водных уловах, начался в 1944 г., а в 1949 г. корюшка уже стала объектом промысла [Васильев, 1950]. В середине 1950-х гг. она занимала третье место по численности в пелагических скоплениях рыб, уступая только молоди плотвы и окуня. К концу десятилетия корюшка относилась к массовым видам, доминируя в пелагиали водохранилища. При этом она стала важнейшим звеном в пелагической пищевой цепи водохранилища, потребляя до 32,9% биомассы зоопланктона [Половкова, 1981] и являясь основным объектом питания хищных рыб. Например, у судака уже в 1950-е гг. корюшка составляла до 30% рациона молоди и неполовозрелых особей, и более 10% у взрослых особей [Иванова, 1968].

До вселения корюшки основу питания хищников составляла молодь окуня, ерша и плотвы. Например, до заполнения водохранилища пища судака состояла из наиболее многочисленных видов рыб, обитавших в реках на территории будущего водоёма. В первые годы существования водохранилища в рацион судака входили ёрш, плотва и окунь (91% по числу съеденных экз.). Ёрш в этот период был доминирующим кормовым объектом хищника (73,5% по количеству съеденных экз.) [Задульская, 1960]. Появление европейской корюшки в экосистеме Рыбинского водохранилища привело к изменениям во всех звеньях трофической цепи. В первую очередь это сказалось на кормовой базе хищных рыб. Корюшка, наряду с плотвой, ершом и окунем, стала основой рациона хищных рыб: они составляли до 77–88% от всего количества съеденных хищниками рыб [Иванова, 1966]. В рационе массовых пелагических хищников — судака и крупного окуня — она составляла 12–20% (по количеству съеденных экз.), молодь окуня — 27–36%, плотвы — 6–11%, ерша — 20–27% [Романова, 1956; Иванова, 1966]. Ещё большее значение корюшка имела в рационе налима.

Особую роль корюшка играла в процессе выживания ранней молоди окуневых рыб. Например, в южных естественных водоёмах мальки судака при длине тела 25–30 мм переходят на питание придонными ракообразными — гаммаридами и мизидами, а затем уже становятся типичными хищниками [Романо-

ва, 1958]. В Рыбинском водохранилище, где крупные ракообразные малочисленны и малодоступны молоди судака, эта переходная фаза питания выпадает, и на хищное питание переходит только часть наиболее крупной молоди. В отдельные годы их количество к осени достигало 60% [Романова, 1958]. Более мелкие сеголетки судака очень долго, вплоть до октября, питаются исключительно зоопланктоном, что не позволяет всей молоди набрать необходимые кондиции для успешной зимовки. Возможно, что одной из причин быстрого увеличения численности популяции судака Рыбинского водохранилища стало вселение европейской корюшки, небольшие размеры её молоди обеспечивали ранний переход молоди судака на хищное питание, что способствовало увеличению выживания. По данным Л.И. Васильева [1955], полученным в 1944 г., стадо судака Рыбинского водохранилища до 1946 г. было немногочисленно. Первое урожайное поколение, после вхождения в промысел которого судак сразу стал одним из основных промысловых видов, появилось в 1946 г. [Барсуков, 1959], а этот год приходится на период быстрого увеличения численности корюшки (1944–1949 гг.).

Процесс заселения Рыбинского водохранилища *Dreissena polymorpha* начался в 1950-е гг. В 1951 г. этот моллюск впервые был обнаружен в Волжском плёсе водохранилища [Поддубный, 1971]. С этого года началось его проникновение на другие участки водохранилища, чему способствовало большое количество древесного субстрата — остатков затопленного водохранилищем леса, разнесённых штормами по всему водохранилищу. На глубинах ниже отметки минимальной сработки уровня водохранилища остались нетронутыми пни и обломки комлей затопленного леса. Все эти субстраты заселялись *D. polymorpha*. За 10 лет (с 1952 г. по 1961 г.) моллюск заселил всё водохранилище, отмечался только в Волжском плёсе. В 1954–1955 гг. он уже встречался на большинстве станций Центрального плёса [Мордухай-Болтовской, 1955; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Луферов, 1963; Митропольский, 1963].

С заселением плотных субстратов на дне Рыбинского водохранилища моллюском



*Dreissena polymorpha* часть особей плотвы, обладающих мощными глоточными зубами и являясь потенциальными моллюскоедом, начала осваивать новый кормовой ресурс [Поддубный, 1971]. В период 1960–1965 гг. плотва повсеместно перешла на его потребление [Поддубный, 1966]. К 1967 г. плотва освоила все основные местообитания *D. polymorpha* в Центральном и речных плёсах водохранилища [Поддубный, 1971]. Переход плотвы на питание моллюском приводит к значительному увеличению темпа её роста.

Кроме плотвы активными потребителями *D. polymorpha* стали и другие массовые виды рыб Рыбинского водохранилища — лещ и густера. Эти два вида уступали плотве только в максимальных размерах моллюсков, которых они могли потребить. Крупная плотва способна употреблять в пищу моллюсков размером до 20 мм, густера — 14 мм, а лещ — 10 мм [Shcherbina, Buckler, 2006].

Период «вспышки трофии» имеет проходящий характер и больше не повторяется при нормальной эксплуатации водоёма. Через какое-то время он сменяется периодом длительной депрессии, сопровождаемой резким ухудшением условий обитания рыб (снижается обеспеченность нерестилищами и пищей).

В Рыбинском водохранилище фаза трофической депрессии началась в середине 1960-х гг. Уменьшение биомассы планктона и бентоса происходило на фоне процесса формирования донного рельефа водохранилища, вследствие которого большинство мелководий превратились в песчаные пляжи [Курдин, 1976].

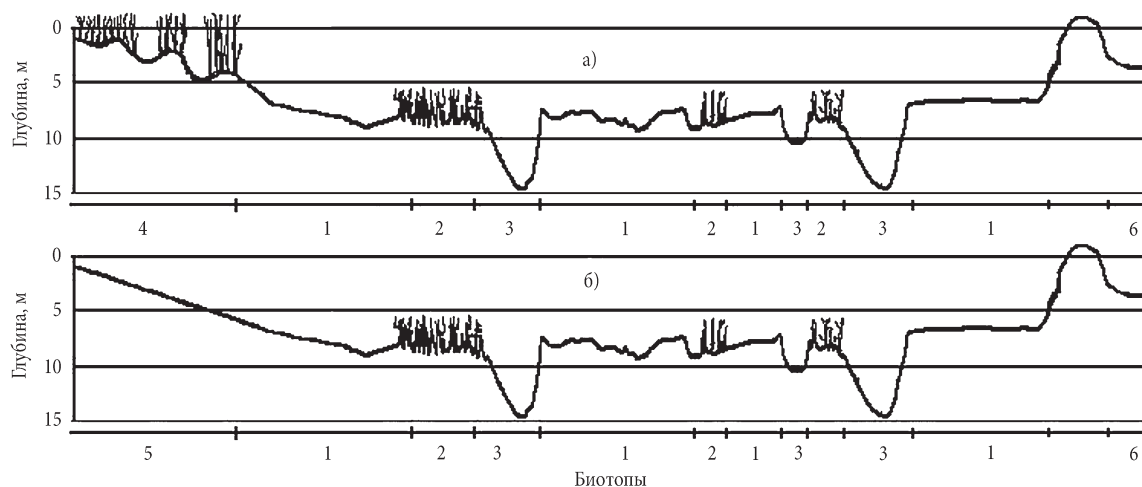
На Рыбинском водохранилище, при его общей площади 4550 км<sup>2</sup> при нормальном подпорном уровне (НПУ) на территории около 1500 км<sup>2</sup> были оставлены для затопления лес и кустарник [Тачалов, 1965]. Кроме того, в результате затопления торфяных болот образовались сплавины, занимавшие в 1956 г. около 4700 га площади водоёма. Эти биотопы создавали крайне благоприятные условия для нагула и нереста рыб. Так, биомасса бентоса на защищённых остатками древесной растительности мелководьях достигала 120 г/м<sup>2</sup>, а в открытой части она не превышала 5 г/м<sup>2</sup>, зоопланктон, соответственно, — 3,8 и 1,2 г/м<sup>3</sup>. Заросшие мелководья среди затопленных лесов

и торфяные сплавины использовались рыбами в качестве нерестовых субстратов, нивелируя разницу в степени обводнения нерестовых субстратов в маловодные и многоводные годы.

Разрушение затопленной древесины под воздействием подвижек льда началось с момента затопления. К началу 1960-х гг. затопленный лес сохранился только в немногочисленных заливах [Тачалов, 1965]. Интенсивность разрушения прибрежных сухостоев можно проиллюстрировать на примере наиболее крупных массивов в Главном плёсе водохранилища. Площадь лесов с 1945 по 1949 гг. сократилась здесь на 20%, с 1949 по 1956 гг. — на 34,6%, с 1956 по 1961 гг. — на 34,1%, т.е. к началу 1960-х гг. их площадь уменьшилась в 10 раз и составляла только 26,6 км<sup>2</sup> вместо 260 км<sup>2</sup> в первые годы после затопления [Тачалов, 1965].

Исчезновение остатков древесной растительности, под защитой которой развивались прибрежные зарослевые биотопы (рис. 2 а, биотоп 4), привело к тому, что большинство мелководий под влиянием волн превратились в песчаные пляжи (рис. 2 б, биотоп 5). Защищённые участки литорали, на которых развивалась водная растительность, остались только в устьях притоков и за островами (рис. 2 б, биотоп 6). Зона прибрежных зарослей сократилась до 1,3% площади водохранилища [Экзерцев, Довбня, 1974]. Это привело к резкому снижению продуктивности мелководий. Биомасса бентоса на мелководьях в отсутствии зарослей не превышает 3 г/м<sup>2</sup>.

Резко ухудшились условия нереста многих фитофильных рыб и нагула их молоди. Так, по данным Д.К. Ильиной и И.А. Гордеева [1970] в 1950–57-х гг. в целом по водохранилищу при нормальном уровне площадь нерестилищ достигала 332 км<sup>2</sup>, а в маловодные годы — 20 км<sup>2</sup>; после разрушения затопленных лесов даже в многоводные годы этот показатель не превышает 3 км<sup>2</sup>, т.е. из 21% площади водохранилища, занимаемой мелководьями, площадь участков, пригодных для нереста фитофилов, составляет всего около 1%. Начиная с 1960-х гг., по сравнению с 1940–1950-ми гг., урожайность фитофильных рыб снизилась на 20–30% [Современное состояние..., 1997].



**Рис. 2.** Различные биотопы Рыбинского водохранилища до разрушения затопленных лесов (а) и после (б).  
1 — пойменные участки с глубиной более 8 м, 2 — пойменные участки с остатками затопленного леса, 3 — затопленные русла рек, 4 — мелководная пойма с глубиной менее 8 м с остатками затопленного леса, 5 — переформированная мелководная пойма с глубиной менее 8 м, 6 — заостровные участки

После разрушения затопленных лесов структура грунтового комплекса и динамика осадконакопления практически на всей площади мелководной зоны водохранилища определялась гидродинамическим воздействием [Герасимов, Поддубный, 1999]. Увеличилась интенсивность волновой эрозии, под действием которой донный осадок взмучивался и перераспределялся ветровыми течениями.

В результате переноса органики с мелководий усилилась аккумуляция серых илов, богатых легкоусвояемым органическим веществом на участках сублиторали. К середине 1960-х гг. площадь илистых отложений составляла 46% от площади дна водохранилища (табл. 1) [Законнов, 1981].

К этому времени размыв затопленных почв на мелководьях практически закончился. Обнажились коренные породы, но волновая эрозия дна на мелководьях на этом не закончилась.

Только теперь вместо органики взмучиванию и переносу из литорали в сублитораль водохранилища подвергался обнажившийся песок.

При средних скоростях ветра и максимальном наполнении водохранилища интенсивность эрозии дна минимальна (табл. 2). Усиление скорости ветра или снижение уровня приводят к резкому возрастанию интенсивности эрозии. При уровне ниже НПУ на 1 м даже при средних скоростях ветра на 40–60% площади мелководий происходят эрозионные процессы. Снижение уровня на 2,5 м от НПУ приводит к сокращению площади водной поверхности открытых мелководий, при этом от 65 до 100% оставшейся площади подвержено интенсивной эрозии дна. При штормовых ветрах, даже при НПУ, эрозией дна охвачено во всех плёсах не менее 40% площади.

При этом средние и крупные фракции в основном перемещаются, не отрываясь от дна,

**Таблица 1.** Изменения площадей грунтового комплекса, % (по годам гидрологических съёмок) [Законнов, 1995]

Тип грунта, донных отложений	1941	1955	1965	1978	1992–94
Трансформированные грунты (почвы)	(99)	55	15	15	17
Песчаные наносы	0,8	20	37	42	56
Илистые отложения	0,2	23	46	40	24
Торф и отложения из макрофитов	—	2	2	3	3

**Таблица 2.** Площадь литорали Рыбинского водохранилища, подверженная процессу эрозии дна при действии ветра

Плёт	Ширина мелководной зоны, км	Отметка уровня водохранилища, м					
		102 (НПУ)		101		99,5	
		А	Б	А	Б	А	Б
Главный	0,6–5,7	23	99	59	100	100	100
Волжский	0,3–2,8	10	93	40	93	73	100
Моложский	0,2–3,2	2	41	45	61	94	100
Шекснинский	0,2–5,0	8	94	51	95	94	99

Примечание. А — при ветрах с средней скоростью, Б — при ветрах с максимальной скоростью.

в то время как мелкий песок переносится на большие расстояния в толще воды [Распопов и др., 1990]. Взмученный песок оседал в сублиторали, засыпая продуктивные илистые биотопы, приводя к захоронению под минеральными частицами донных беспозвоночных. Эмерсон [Emerson, 1989], изучавший влияние ветра на мелководные сообщества мягких грунтов, считает, что процесс переноса минеральных частиц лимитирует величину продукции бентоса, контролируя важные для его метаболизма абиотические и биотические факторы. Он в своих исследованиях получил значимую отрицательную корреляцию скорости ветра с величинами продукции бентоса: общий бентос —  $-0,32$ ; макробентос —  $-0,12$  и мезобентос —  $-0,52$ .

Вследствие ветровой эрозии дна на мелководьях Рыбинского водохранилища к 1990 г. значительная часть высокопродуктивных серых илов была покрыта песком. Их площадь сократилась с 46 до 24% общей площади водоёма, тогда как территории под песками различной степени заиленности выросли с 37 до 56% (табл. 3) [Законнов, 1995]. Это замедлило рост биомассы бентоса (олигохеты, хирономиды), которая до 1990 г. оставалась на уровне 70-х гг. XX в. [Перова, 1999; Экологические проблемы..., 2001].

Все это в значительной мере сказалось и на запасах рыб в водохранилище. Но, наряду со снижением общей продуктивности, второй и не менее важной причиной сокращения запасов рыб было воздействие промысла. Развитая промысловая база, сформировавшаяся на водохранилище в 1950–1960 гг., когда наблюдались максимальные уловы, продолжала воздействовать на уменьшающиеся в результате

снижения общей продуктивности водохранилища запасы основных промысловых видов рыб (рис. 1), значительно ускоряя этот процесс.

Отсутствие в то время соответствующих методов контроля и прогнозирования допустимых уловов не позволяло адекватно судить об истинном состоянии запасов. Усугублялось это тем, что промысловый лов вёлся круглый год, причём не менее 1/3 улова добывалось весной в период нереста [Ильина, Поддубный, 1961]. Помимо промысловиков на нерестилищах добывали рыбу многочисленные браконьеры. Установление запретных участков на нерестилищах, рекомендованное ИБВВ РАН ещё в 1955 г., не дало результата, поскольку охрана этих участков так и не была налажена [Ильина, Поддубный, 1961].

Всё это привело к тому, что с 1954 г. наблюдалось устойчивое уменьшение уловов, что, в свою очередь, снижало рентабельность промысла и обусловило сокращение числа рыбаков (в 5,8 раза) (рис. 3) (коэффициент регрессии  $b = -0,96$ ), количества неводов (в 13,6 раз) ( $b = -0,87$ ) и сетей (в 1,3 раза) ( $b = -0,43$ ) (рис. 4).

При этом количество сетей уменьшалось гораздо медленнее, на что указывает более низкий коэффициент регрессии. Исследование связи промысловых уловов с этими показателями показало, что число рыбаков (коэффициент корреляции  $r = 0,80$ ) и количество неводов ( $r = 0,81$ ) имеют более сильную связь с промысловыми уловами, чем количество сетей ( $r = 0,31$ ). Связь числа рыбаков ( $r = 0,91$ ) и количества неводов ( $r = 0,88$ ) с общими уловами рыб также сильнее, чем с количеством сетей

( $r = 0,37$ ). Это объясняется тем, что уменьшение уловов вызывает снижение рентабельности промысла, вследствие чего сокращается число рыбаков. Это, в свою очередь, приводит к уменьшению количества неводов, требующих наличия больших бригад. Значительно медленнее сокращается количество сетей, что объясняется желанием оставшихся рыбаков компенсировать снижение улова на одну сеть большим количеством сетей. Это подтверждается наличием отрицательной связи между числом рыбаков и количеством сетей на одного рыбака ( $r = -0,72$ ) в исследуемый период.

Уже к концу 1950-х гг. ежегодное повышение общего улова достигалось увеличением числа сетей, тогда как улов на одну сеть с каждым годом падал [Ильина, Поддубный, 1961]. Если до 1967 г. на одного рыбака в среднем приходилось 19,2 сети, то в 1968–1980 гг. — уже 32,5.

Снижение уловов привело к значительному сокращению промысловой базы (рис. 3, 4) и, как следствие, промысловой нагрузки на оставшиеся запасы рыб. В итоге в 1970-е гг. промысловые уловы стабилизировались, но на более низком уровне, чем в 1950–1960 гг. (рис. 1).

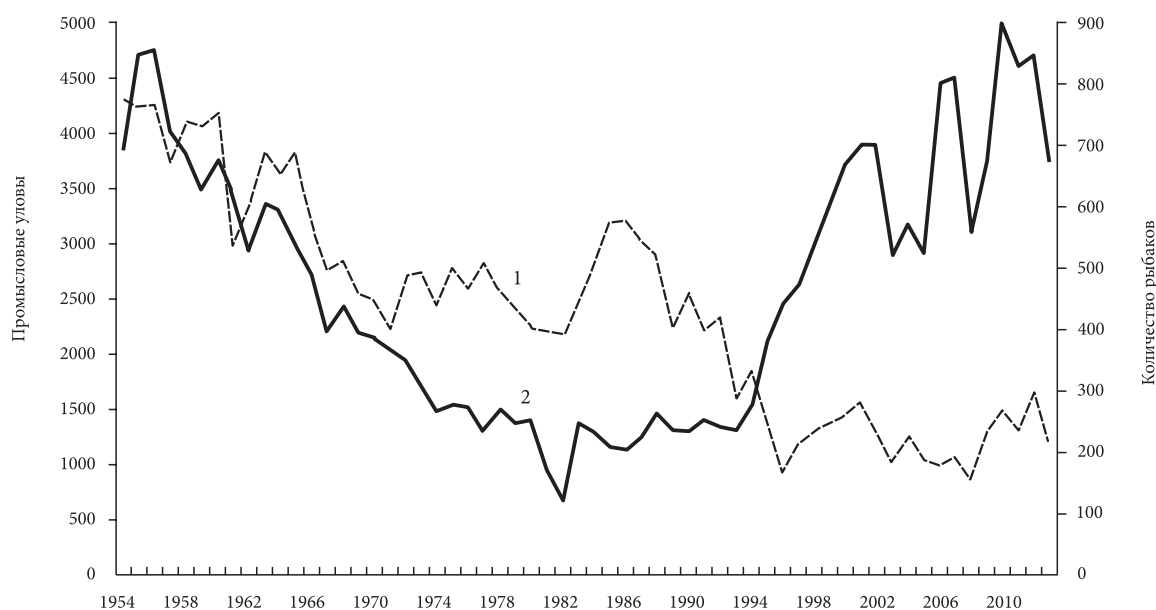
Фаза постепенного повышения трофического уровня в результате антропогенного

эвтрофирования началась с 1970-х гг. [Ривьер, Баканов, 1984]. На 1970-е гг. приходится наиболее интенсивный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной части водохранилища. На почвах, песках, переходных, серых и песчанистых серых илах по сравнению с 1950–60-ми гг. она возросла в 2–5 раз. Увеличение площади наиболее продуктивных серых илов способствовало повышению биомассы кормовых организмов в 5 раз (табл. 5), по сравнению с начальным периодом существования водохранилища [Баканов, Митропольский, 1982].

**Таблица 5.** Площадь  $S$  (км<sup>2</sup>) грунтов и биомасса  $B$  (г/м<sup>2</sup>) обитающего в них бентоса в Рыбинском водохранилище в 1970-е — 1980-е гг. [Законнов, 1981; Поддубная, 1988].

Грунты	$S$	$B$
Затопленные почвы	228	4,0
Пески, илистые пески	1910	4,1–11,2
Переходные илы	228	2,9
Торфянистые илы	364	2,3
Песчанистые серые, серые илы	1820	24,6–27,4

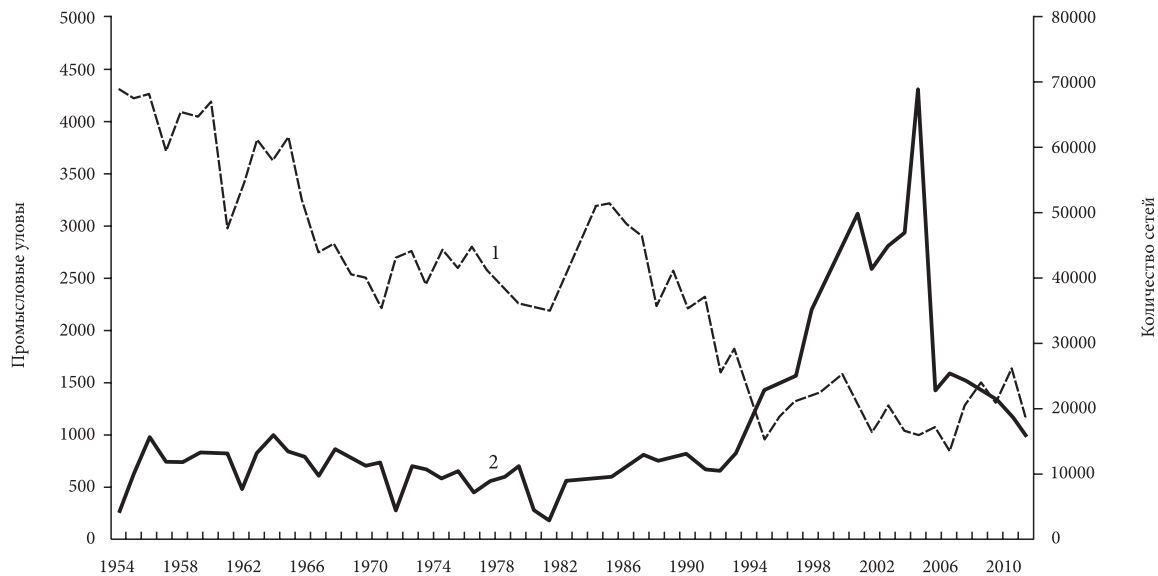
Резкое повышение биомассы макрозообентоса в 1970-е гг., по мнению некоторых авторов [Перова, Щербина, 1998], связано с образо-



**Рис. 3.** Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище.

1 — промысловые уловы (т), 2 — количество рыбаков на лову





**Рис. 4.** Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище.  
1 — промысловые уловы (т), 2 — количество сетей на лову

ванием в водохранилище биоценоза дрейссены. Её разновозрастные дружки в это время занимали значительную площадь пойм затопленных рек с глубинами 4–8 м. На отдельных участках речных плёсов её численность достигала 13 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 12 кг/м<sup>2</sup>. Значительное повышение плотности поселений дрейссены привело к накоплению продуктов её жизнедеятельности, которые положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. В это же время началось увеличение биомассы зоопланктона, связанное с ростом количества ракообразных [Лазарева и др., 2012].

Но потери от уменьшения нерестовых площадей до настоящего времени остаются невосполнимыми. После сокращения площади зарастания мелководий в конце 1950-х гг. в результате разрушения биотопов, образовавшихся под защитой остатков древесной растительности, данный показатель стабилизировался на уровне 3–4% акватории водохранилища [Папченков, 2011]. Динамика зарастания Рыбинского водохранилища, уровенный режим которого по годам и в пределах года непостоянен, имеет пульсирующий характер. В годы с низким уровнем обширные территории прибрежных мелководий оказываются осушенными, что приводит к существенному снижению степени зарастания водохранилища. Одно-

временно идёт наступление водных и воздушно-водных растений на прежде недоступные глубокие места. При последующем подъёме уровня воды эти новые места зарастания не исчезают, растения в них адаптируются к условиям повышенной глубины и разрастаются [Папченков, 2011]. Таким образом, периодические колебания площади зарастания в основном происходят за счёт самых мелководных участков зарослей. Эти участки в маловодные годы не заливаются, а в многоводные годы нерест на них малоэффективен, поскольку они обсыхают при малейших колебаниях уровня, а в ночное время из-за высокой плотности зарослей здесь наблюдается дефицит кислорода.

Площади зарослей вдоль нижней кромки зарастания, нерест на которых наиболее эффективен вследствие стабильного обводнения и благоприятного кислородного режима, остаются относительно постоянными из года в год, и даже постепенно увеличиваются за счёт освоения макрофитами более глубоких местообитаний. Полностью эти участки обсыхают только в годы с очень низким уровнем наполнения водохранилища, оказывающим критическое воздействие на численность пополнения наиболее массовых видов фитофильных рыб.

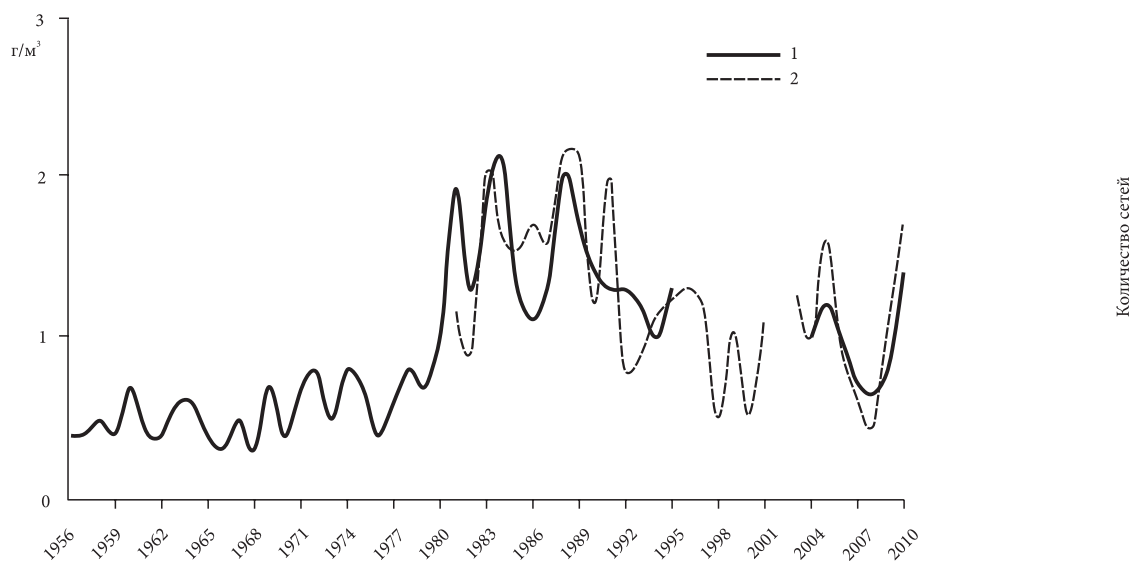
Кроме того, фитофильные рыбы Рыбинского водохранилища, в основном относятся к длинноцикловым видам, и негативное влия-

ние уровня режима водохранилища в отдельные маловодные годы не приводит к заметным колебаниям численности их популяций. Помимо этого, многочисленные и среднечисленные по урожайности поколения у этих видов появляются значительно чаще, чем малочисленные. Например, у синца, наиболее зависимого от уровня и времени наполнения водохранилища, многочисленное поколение появляется один раз в 2–3 года, что и определяет относительную стабильность его запаса в водохранилище [Экологические проблемы..., 2001]. Один раз в три года появляются высокоурожайные поколения у судака. Самые низкие коэффициенты вариации ежегодной численности пополнения (от 10 до 20%) отмечены у плотвы, что объясняется её низкой требовательностью к состоянию нерестового субстрата. Для популяции леща Рыбинского водохранилища характерно преобладание сравнительно высоких и средних по численности поколений, а весьма малочисленные поколения появляются довольно редко, в среднем раз в 4 года.

Выживанию молоди способствует и хорошее состояние кормовой базы. В водохранилище до 1990-х гг. наблюдалось увеличение биомассы зоопланктона, вызванное ростом количества ракообразных (рис. 5). Максимум развития от-

мечен в 1980-х гг., в 1990-х гг. продуктивность зоопланктона была вдвое выше, чем в 1950–1970-е гг. В последующие годы наблюдалось некоторое снижение биомассы и продукции зоопланктона, тем не менее, его современные (2000–2010-е гг.) значения в 1,3–1,6 раза превышают таковые в 1970-х гг.

Сходная ситуация была и с макрозообентосом. В 1980-е гг., по сравнению с 1970-ми гг., средняя биомасса донных животных в водохранилище увеличилась на всех типах грунтов в 1,3–4,0 раза. При этом основу прироста продуктивности макрозообентоса на большинстве типов грунтов составляли олигохеты, на серых илах — хирономиды; те и другие — наиболее предпочитаемые объекты питания для рыб. В 1990 г. средняя биомасса бентоса продолжала увеличиваться [Перова, Щербина, 1998]. Наиболее значительный рост биомассы макрозообентоса отмечен на торфянистых илах и заиленном ракушечнике, который представляет собой пустые раковины моллюсков, на которых оседают велигеры дрейссены, образуя разновозрастные друзы. Основу прироста продуктивности макрозообентоса на большинстве типов грунтов также составляли олигохеты и лишь на серых илах — хирономиды. В биоценозе дрейссены доля олигохет увеличилась в 6,3 раза, что связано с дальнейшим



**Рис. 5.** Динамика биомассы зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1956–2010 гг. [Лазарева и др., 2012].

1 — средняя биомасса (май–октябрь); 2 — средняя биомасса (июль–август)

ростом плотности друз дрейссены (в 2,3 раза по сравнению с 1980 г.).

Сочетание этих факторов и снижение промысловой базы способствовало увеличению численности популяций основных промысловых рыб. В 1980-х гг. это обусловило повышение промысловых уловов (с  $2350 \pm 170$  т/год в 1970-х гг. до  $3025 \pm 216$  т/год в 1980-х гг.) (рис. 1). При этом промысловая база оставалась относительно постоянной. Лов производился рыболовецкими колхозами, в которых суммарное количество рыбаков в этот период не превышало 200–250 человек. Количество промысловых сетей на лову в эти годы оставалось на уровне 10000–12000 шт.

Такое относительно стабильное состояние промысла продолжалось до середины 1990-х гг. Благоприятные условия для нереста и хорошее состояние кормовой базы положительно сказались на урожайности поколений большинства массовых фитофильных видов. Всё это в перспективе должно было благоприятствовать устойчивому состоянию популяций основных промысловых видов рыб в 1990-е и 2000-е гг., способному в течение длительного времени обеспечивать стабильные уловы.

Однако изменения в политическом и экономическом развитии нашей страны внесли свои коррективы во все области экономики, в том

числе и рыбную промышленность. Начавшийся с 1991 г. развал структуры государственного лова рыбы, привёл к образованию аморфной слабоуправляемой структуры из множества частных предприятий, количество которых на Рыбинском водохранилище в 1990 гг. доходило до 150, а количество рыбаков в них — до 600–700 человек (рис. 3). Количество промысловых сетей возросло до 35000 шт. (рис. 4). То есть с 1990 по 2002 гг. число рыбаков, официально занимающихся промыслом, возросло до того же уровня, что было в середине 1950-х гг., а количество сетей превысило показатель тех лет в 4 раза [Герасимов и др., 2010]. Максимального уровня за всё время существования Рыбинского водохранилища количество промысловых сетей достигло в 2005–2006 гг., когда оно повысилось до 70000 шт. (рис. 4). При этом на одного рыбака приходилось до 90 сетей, чего не наблюдалось за все предшествующие годы существования водохранилища. То есть складывалась сходная ситуация с периодом конца 1960-х — начала 1970-х гг., когда на фоне снижения запасов повышение общего улова достигалось увеличением числа сетей на одного рыбака. Анализ связи таких показателей, как улов на одну сеть и количество сетей на одного рыбака, показал наличие между ними значимой обратной зависимости ( $r = -0,8$ ;  $p \leq 0,01$ ) (рис. 6).

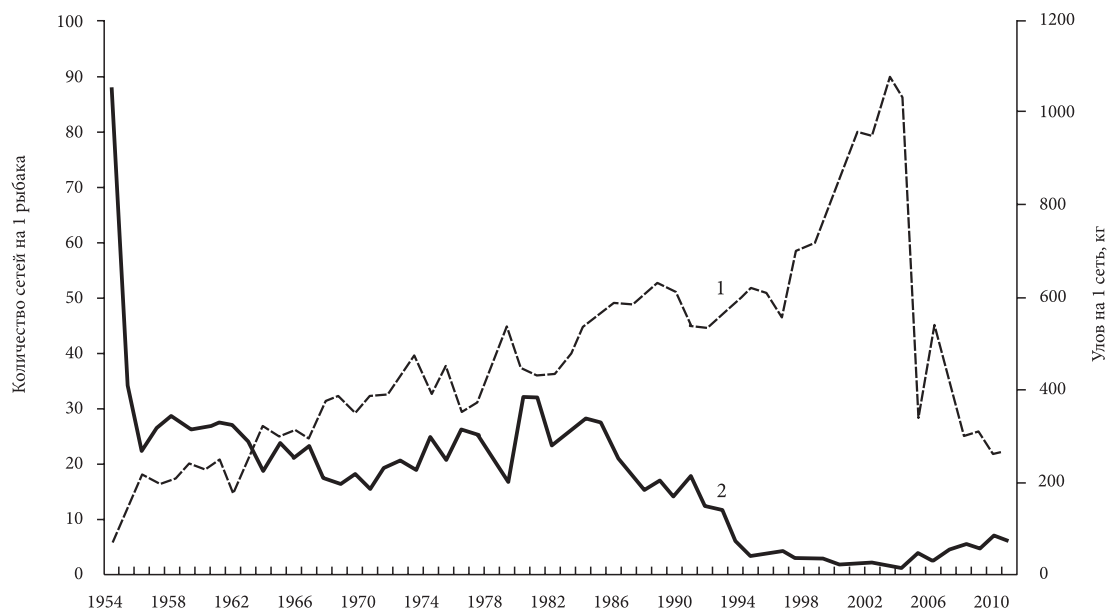


Рис. 6. Динамика показателей промысловой нагрузки на Рыбинском водохранилище.

1 — количество сетей на 1 рыбака, 2 — улов на 1 сеть в год (кг)

В этот период промысел на Рыбинском водохранилище практически перестал использовать запасы менее ценных с коммерческой точки зрения видов рыб (синец, плотва, густера) и перешёл на добычу преимущественно ценных с коммерческой точки зрения видов рыб (крупный лещ, судак, щука). При этом средний уровень общей ихтиомассы продолжал оставаться относительно постоянным (рис. 7).

Чрезмерный уровень изъятия в этот период проявлялся в изменении качественного состава рыбных запасов. Стало меняться соотношение рыб промыслового и непромыслового размера в сторону снижения численности крупных особей ( $b = -48,3$ ;  $r = -0,85$ ), что было связано с их повышенной промысловой смертностью. В конце 1990-х — начале 2000-х гг. столь значительное увеличение промысловой нагрузки вызвало существенное сокращение запасов и, как следствие, сокращение общих промысловых уловов ( $b = -0,76$ ).

По данным гидроакустических съёмок, процесс быстрого снижения ихтиомассы ( $b = -0,85$ ;  $r = -0,94$ ) (рис. 7) был отмечен в начале 2000-х гг., причём впервые за всё время использования гидроакустической техники (с 1980-го г.) показатель средней ихтиомассы упал до  $4,5 \pm 1,9$  г/м<sup>2</sup>, тогда как в период 1980–1990-х гг. средняя ихтиомасса оставалась относительно стабильной ( $b = -0,03$ ,  $\rho = 0,52$ ) и составляла  $14,2 \pm 1,1$  г/м<sup>2</sup>.

В 1950-е и 1960-е гг. из-за сильной загрязнённости дна водохранилища не было возможности проводить полноценные траловые

обловы, поэтому общие уловы исследовательского трала в это время не отражали истинных запасов многих видов. Однако начиная с 1960-х гг., когда площадь, занимаемая древесными остатками в открытой части водохранилища, сократилась практически до современного уровня, сложилась схема стандартных траловых станций, соответствующая современной. С этого периода появилась возможность сопоставлять динамику промысловых уловов с данными о состоянии запасов рыб в водохранилище, полученными на основании более объективных научных ловов. С 1980 г. для определения запасов рыб активно использовалась гидроакустическая аппаратура, а определение запасов рыб в водохранилище стало производиться с использованием тралово-акустических методов.

В 1990–2000-е гг. по данным учётных траловых съёмок наиболее быстрое снижение запасов наблюдалось у коммерчески наиболее ценных видов: леща, судака, щуки ( $b = -4,14$ ) (рис. 8, 9).

У леща в последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 7–10 лет, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, сейчас представлены крайне незначительным количеством особей, а основа промыслового стада в настоящее время представлена особями младших возрастов и, соответственно, меньших размеров. Произошло омоложение нерестового стада леща, средний возраст про-

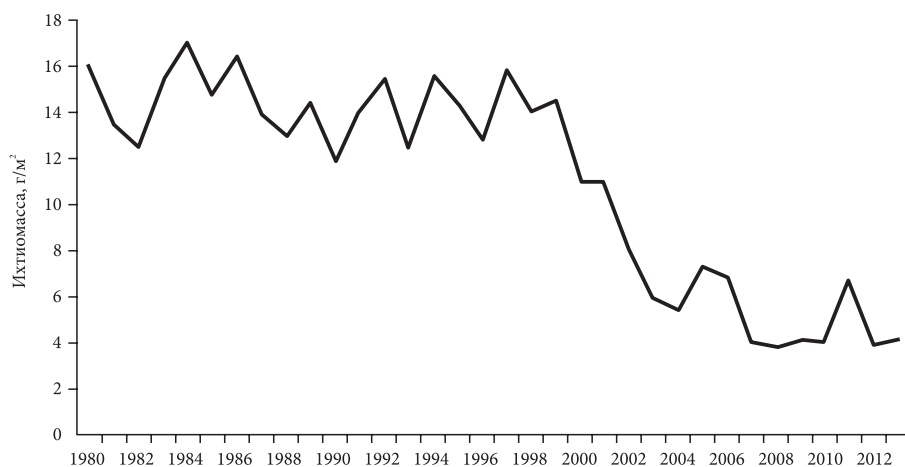
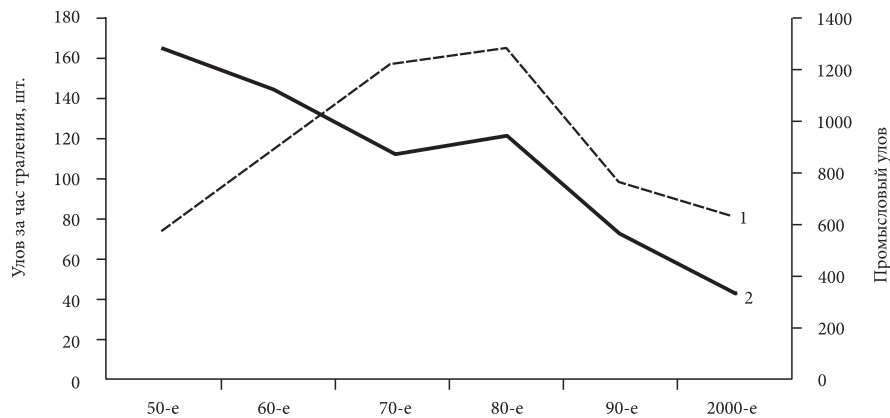
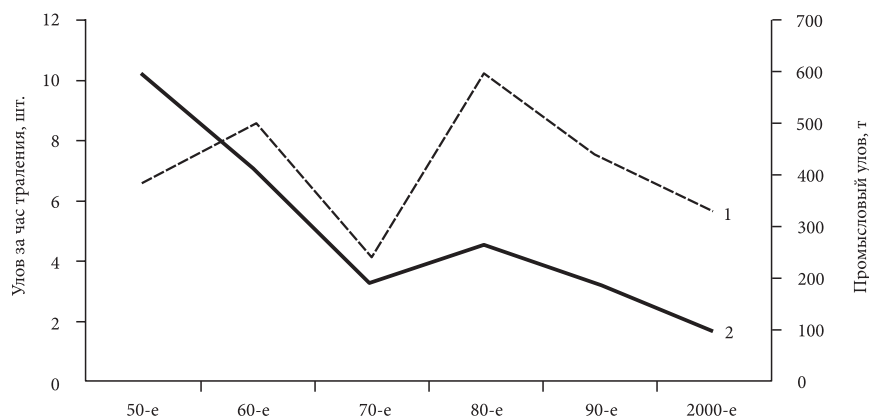


Рис. 7. Динамика ихтиомассы (г/м<sup>2</sup>) по данным гидроакустических съёмок на Рыбинском водохранилище



**Рис. 8.** Многолетняя динамика годовых промысловых и научных уловов леща.  
1 — исследовательские уловы (шт.), 2 — промысловые уловы (т)



**Рис. 9.** Многолетняя динамика годовых промысловых и научных уловов судака.  
1 — исследовательские уловы (шт.), 2 — промысловые уловы (т)

изводителей на нерестилищах снизился с 11,3 до 6,9 лет. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к 1:1, изменилось в сторону существенного преобладания самцов.

У судака, как и у леща, существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Возрастные группы старше 8 лет и длиной более 50 см, составлявшие в прежние годы значительную часть уловов, сейчас представлены крайне небольшим количеством особей. Наблюдавшееся ранее соотношение полов, близкое к 1:1, также изменилось в сторону некоторого преобладания самцов. В отличие от леща, у которого под действием промысла произошло омоложение нерестовой части популяции, у судака, наоборот, начиная с 1980-х гг. увеличился средний возраст производителей (с 4,7 до 6 лет), возраст достижения половозрелости (с 2,8 до 5,6

лет) и средний возраст неполовозрелой части популяции (с 2 до 3,3 лет). Причина отличий в том, что высокой коммерческой ценностью у леща обладают только особи крупного размера, которые изымались в первую очередь. У судака высокой коммерческой ценностью обладают и малоразмерные особи, едва достигшие промысловых размеров. В результате в последние годы преимущество получают наиболее тугорослые позднеосозревающие особи. Наличие подобных особей в популяции отмечалось на более ранних этапах существования Рыбинского водохранилища [Барсуков, 1959; Поддубный, 1971].

Кроме того, у судака чрезмерная промысловая нагрузка начала сказываться на эффективности нереста этого вида. Исследования, проводимые в районе его основных нерестилищ, показали, что количество молоди, скатываю-



щейся с этих нерестилищ, начиная с 1990-го г. уменьшилось почти в 30 раз. На удалении от нерестилищ — в пелагических нагульных скоплениях — её численность уменьшилась в 44 раза. Так, в 1990 г. молодь судака в пелагических скоплениях составляла до 65%, а в 2009 г. — не более 16%.

Сходная с судаком ситуация и в популяции щуки Рыбинского водохранилища. В последние годы существенно снизились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. Размерный ряд значительно сузился за счёт крупных размерных классов. При этом увеличился средний возраст производителей (с 3,3 до 4,2 лет) и возраст достижения половозрелости (с 2 до 3 лет). Поскольку у щуки, как и у судака, высокой коммерческой ценностью обладают и малоразмерные особи, в том числе и не достигшие промысловых размеров, в результате в последние годы преимущество получили наиболее тугорослые поздносозревающие особи.

Следовательно, запасы основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища в последние годы имеют устойчивую тенденцию к снижению, обусловленную в первую очередь промысловой нагрузкой. Это доказывается и характерными изменениями популяционных показателей этих рыб. Например, популяция леща характеризуется значительным омоложением возрастного состава, что обычно связано с интенсивным выловом [Никольский, 1961]

У судака и щуки, в отличие от леща, омоложение не так выражено, но при этом снижает-

ся запас и урожайность пополнения. Связано это с тем, что у этих двух видов высокую коммерческую ценность имеют и неполовозрелые особи, что приводит к их массовому отлову уже в возрасте 2+ ... 3+.

Известно [Монастырский, 1952; Никольский, 1961], что в случае интенсивного вылова молоди через снижение пополнения может наблюдаться даже некоторое старение нерестовой популяции из-за сдвига модальной величины ряда возрастного состава вправо, т.е. при не-селективном вылове омоложения возрастного состава не происходит даже при значительном снижении численности стада в результате вылова.

Иная ситуация у наиболее массовых промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища — синца и плотвы. У них относительно низкая коммерческая ценность, что не способствует их массовому изъятию промыслом. У синца, как и у вышеописанных видов, произошло снижение промысловых уловов, но уловы учётным тралом, наоборот, возросли (рис. 10). Причины снижения промысловых уловов связаны, скорее всего, с переориентацией промысла на более ценные виды, а не со снижением запасов, т.е. обусловлены низким освоением квот.

Средний процент освоения квот на вылов синца за последнее десятилетие составил около 65%, плотвы — 70%. В 2008 г. квота на вылов синца была освоена на 48%, а плотвы — на 39% (рис. 11). Только в 2009–10 гг. наметилась тенденция к увеличению вылова, что

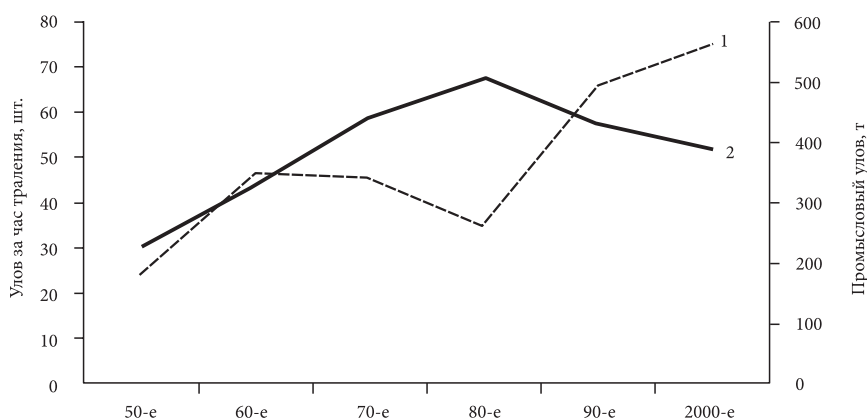


Рис. 10. Многолетняя динамика промысловых и научных уловов синца.

1 — исследовательские уловы (шт.), 2 — промысловые уловы (т)

связано со значительным снижением запасов и, соответственно, уловов более ценных видов.

Крупная плотва Рыбинского водохранилища (0,5–1 кг), имеющая наибольшую коммерческую ценность, образует скопления на местах обитания двухстворчатого моллюска *D polymorpha* — в затопленных поймах рек с остатками древесной растительности с глубинами 3–8 м. На русловых местообитаниях она практически отсутствует, поэтому в траловых уловах встречается единично. Но при снижении промысловой нагрузки и увеличении численности, её встречаемость на несвойственных ей русловых местообитаниях увеличивается, соответственно повышается её доля в траловых уловах. Этим обусловлена зеркальность кривых динамики промысловых уловов и уловов учётного трала (рис. 12).

Кроме того, на отсутствие чрезмерного промыслового изъятия данных видов указывает иная, чем у леща, судака и щуки, динамика популяционных показателей синца и плотвы. У синца практически не изменилась средняя длина в уловах, достоверно увеличилась масса и возраст. Не изменилась возрастная и половая структура.

У плотвы в последние годы существенно повысились показатели среднего возраста и размера особей в исследовательских уловах. За все годы наблюдений размерный и возрастной состав в уловах остаётся относительно постоянным. В уловах отмечено значительное преобладание самок.

Следовательно, все негативные изменения в популяциях основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища в 1990-х

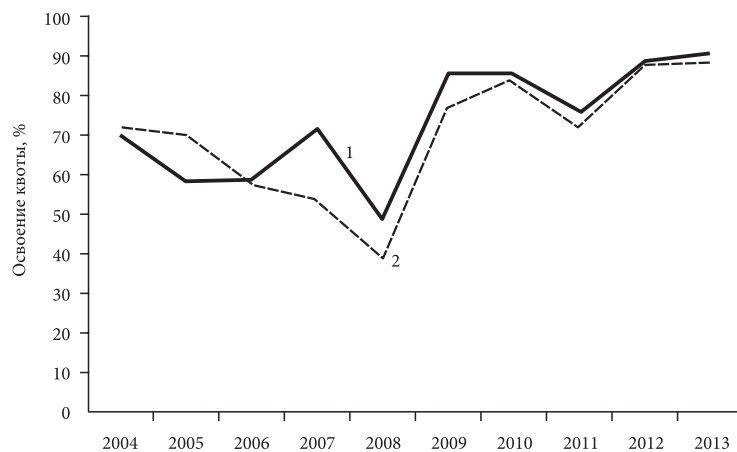


Рис. 11. Процент освоения квот на вылов плотвы (1) и синца (2) за период с 2004 по 2013 гг.

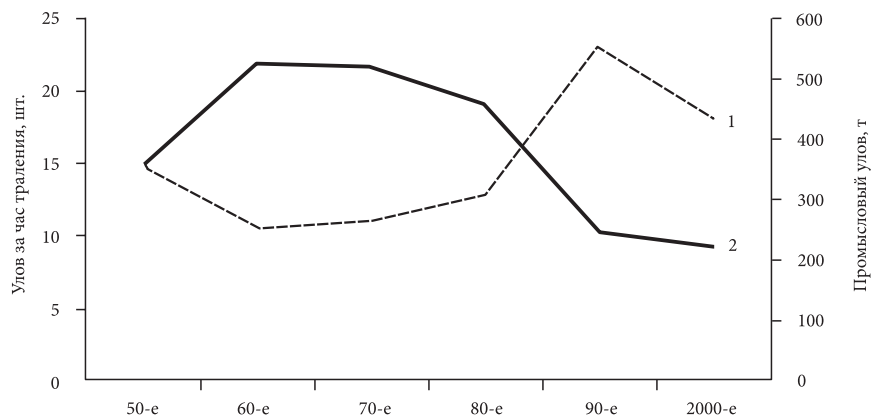


Рис. 12. Многолетняя динамика промысловых и научных уловов плотвы.  
1 — исследовательские уловы (шт.), 2 — промысловые уловы (т)

и 2000-х гг. вызваны исключительно воздействием высокой промысловой нагрузки, характеризующейся отсутствием реального регулирования. Анализ динамики популяций отдельных видов показывает, что влияние промысла, как и влияние естественных факторов, на них неодинаково. Величина промысловой смертности определяется в первую очередь коммерческой значимостью этих видов.

В последние годы промысел на водохранилище имеет практически нерегулируемый характер и отличается чрезвычайно высоким уровнем нелегального изъятия рыбы.

Показатель официального вылова не отражает величины реальных уловов, которые в настоящее время существенно превышают официальные данные. Например, снижение промысловых уловов в начале 1990-х гг. (по данным официальной промысловой статистики) обусловлено не снижением запасов, а сокрытием промысловиками значительной части уловов [Герасимов и др., 2010]. Это связано с тем, что ихтиомасса, определяемая прямым методом с использованием гидроакустической техники, в этот период не показывала тенденции к снижению (рис. 13) и не имела достоверной связи с промысловыми уловами ( $r = -0,04$ ), тогда как с уловами исследовательским тралом наблюдалась значимая корреляция ( $r = 0,47$ ).

Контрольные постановки сетей, аналогичных промысловым, производимые на местах

промысла, а также данные по количеству легальных и нелегальных орудий лова, выставленных в Рыбинском водохранилище, показали, что реальный вылов во второй половине 1990-х и начале 2000-х гг. достигал 3500 т в год при среднем значении  $3253 \pm 182$  т в год (рис. 13). Это было даже несколько выше, чем в 1980-х гг., когда по официальной статистике средний промысловый улов составлял  $3025 \pm 216$  т, а нелегальный вылов был незначительным. В 1990-е гг. по официальной статистике средние промысловые уловы составляли всего лишь  $1700 \pm 280$  т в год (рис. 13), что почти в два раза меньше реальных уловов. Высокая промысловая нагрузка в течение 1990-х гг. привела к реальному сокращению запасов, что начало сказываться на фактических уловах, и с начала 2000-х г. было отмечено их снижение ( $b = -77,5$ ) на фоне снижения средней ихтиомассы (рис. 13). Фактический вылов с учётом уловов браконьерскими орудиями лова и сокрытия части улова промысловиками в 2000-е гг. сократился и составил в среднем  $2030 \pm 101$  т в год (рис. 4.10). Тогда как официальный вылов в этот период по данным промысловой статистики не превышал  $1200 \pm 160$  т в год (рис. 13).

Из естественных факторов ключевым в 2000-е гг. стало потепление, которое в значительной мере влияет на качество среды обитания рыб, на состояние их кормовой базы, а на некоторые виды, относящиеся к холодно-



**Рис. 13.** Ихтиомасса ( $\text{г/м}^2$ ) по данным гидроакустических съёмки (толстая линия), официальные промысловые уловы (т) (тонкая линия) и фактические промысловые уловы с учётом нелегального изъятия (т) (пунктирная линия)

водным, оказывает прямое негативное воздействие, лимитируя их численность.

Началось потепление в середине 1970-х гг., но наиболее интенсивно оно проходит в 2000-е гг. [Литвинов и др., 2012]. По многолетним данным средняя дата очищения Рыбинского водохранилища ото льда — 3 мая. В период потепления (1976–2010 гг.) повышение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению ото льда акватории водохранилища. Средняя продолжительность свободного ото льда периода увеличилась с 193 до 220 дней (табл. 6).

В связи с этим изменились сроки перехода температуры воды через экологически важные её значения. До потепления переход температуры через 4 °C весной (установление гомотермии) наблюдался в среднем 6 мая, через 10 °C (начало биологического лета) — 19 мая, в настоящее время даты сместились на 4 и 16 мая соответственно. Аналогичная картина наблюдается осенью, когда даты обратного перехода приходится на более поздние сроки [Литвинов и др., 2012] (табл. 7).

В водохранилище значительно увеличилось количество декад с  $T \geq 20$  °C (2-я декада июля на 31,6%, первая декада августа — 36,4%), отмечен сдвиг периода максимального прогрева водохранилища на 3-ю декаду июля — 1-ю декаду августа.

В неглубоких ди- или полимиктических водоёмах умеренного пояса потепление климата часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования [Adrian et al., 2009]. То же отмечено для водохранилищ Волги [Копылов и др., 2012]. Такое радикальное изменение среды обитания влияет на структуру и продуктивность водных сообществ, а также трофические взаимодействия между видами [Лазарева, 2010; Лазарева и др., 2012; Straile, 2002; Adrian et al., 2009]. Например, по имеющимся данным [Wagner, Adrian, 2009; Adrian et al., 2006], рост температуры воды и продолжительности вегетационного периода обычно сопровождается увеличением количества зоопланктона, особенно копепод, наиболее сильно *Cyclops kolensis* весной и *Thermocyclops oithonoides* летом. То же зарегистрировано в Рыбинском водохранилище. Общая направленность изменения структуры зоопланктона определялась непропорционально сильным ростом (на 10%) доли в сообществе веслоногих ракообразных. К 2010 г. это привело к формированию явно «копеподного» облика летнего зоопланктона водоёма. В целом потепление климата способствовало увеличению обилия крупных форм зоопланктона, несмотря на увеличившееся количество потребителей (молодь карповых и черноморско-каспийская тюлька). Увеличилась продолжительность пе-

Таблица 6. Ледовые явления на Рыбинском водохранилище

Период, гг.	Средняя дата		Продолжительность периода, свободного ото льда, (дни)
	очищения ото льда весной	появления ледяных образований осенью	
1961–1990	3.V	11.XI	193
1976–2010	30.IV	13.XI	198
2001–2010	26.IV	24.XI	220

Таблица 7. Даты перехода температуры воды Рыбинского водохранилища через 10 °C

Период, гг.	Даты перехода $T$ воды через 10 °C		Продолжительность «биологического» лета
	весной	осенью	
1947–1975	17.V	22.IX	129
1976–2012	14.V	30.IX	140
2001–2012	14.V	3.X	143

риода массового развития зоопланктона (на 2 недели), возросла его биомасса во второй половине лета и в среднем за вегетационный период.

Кроме значительных температурных изменений за время существования водохранилища происходили и колебания водности. Выделяют несколько фаз водности [Литвинов и др., 2005]: 1941–1950 гг. — маловодная; 1951–1962 гг. — многоводная; 1963–1976 гг. — маловодная; 1977–1995 гг. — многоводная и с 1996 г. до настоящего времени — современная маловодная. Многолетняя динамика водности на фоне потепления оказала значительное воздействие на динамику продуктивности пелагической зоны водохранилища. Маловодный период до потепления (до 1976 г.) характеризовался низкой биомассой зоопланктона, наибольшие значения не превышали  $0,8 \text{ г/м}^3$  за сезон (рис. 2.4). В 1980-х гг. — на пике развития зоопланктона водохранилища — его продуктивность была в 2–3 раза выше, чем до потепления, и близка к наблюдаемой в водных экосистемах эвтрофного типа [Лазарева, Копылов, 2011]. В этот период за сезон для рыб было доступно почти 70% продукции ( $50 \text{ ккал/м}^2$ ). Рыбы-планктофаги всех возрастов были обеспечены полноценным кормом.

В многоводный период 1977–1995 гг. сформировались наилучшие условия для питания планктофагов: среднесезонная биомасса зоопланктона в пелагиали водохранилища достигала  $2,1 \text{ г/м}^3$ .

В современный период (1990–2000-е гг.) биомасса и продукция зоопланктона в водохранилище в  $\sim 1,5$  раза выше, чем в 1960–1970-х гг., но примерно на 30% ниже величин 1980-х гг. Доступная для рыб продукция снизилась в 1,7 раза — до  $30 \text{ ккал/м}^2$  за сезон ( $< 60\%$  общей продукции зоопланктона), во второй половине лета рыбам остается чуть более 40% общей продукции.

По-иному ситуация с планктоном складывалась на мелководных участках. Прибрежная зона Главного плёса преимущественно представлена песчаными мелководьями, тянущимися на многие десятки километров. Заросли высшей водной растительности сохраняются только в устьевых областях малых рек, а также

в верховьях речных плёсов (около 2% мелководий). В штормовую погоду в прибрежной зоне происходит взмучивание иловых отложений, минеральные частицы вызывают отмирание зоопланктона-фильтраторов и седиментаторов (ветвистоусых рачков и коловраток), забивая их пищедобывающие и дыхательные системы. В начале лета на этих участках литорали с глубинами 0,5–2 м количество планктона в 8–13 раз меньше, чем на соседних глубоководных станциях, а во второй половине лета — в 1,5–2 раза.

В речных плёсах водохранилища, где площадь заросшей литорали выше, биомасса зоопланктона достигает  $3–5 \text{ г/м}^3$ . Количество зоопланктона в зарослях защищённого побережья в десятки раз выше по сравнению с незащищённым. В Волжском плёсе среди водной растительности (на глубине 0,5 м) биомасса может достигать более  $40 \text{ г/м}^3$  [Столбунова, 1976, 1993].

Потепление оказало заметное влияние и на популяции отдельных видов рыб. Оно, очевидно, послужило основной причиной резкого снижения численности доминировавшей до 1996 г., относительно холодолюбивой европейской корюшки. Одновременно оно сыграло определяющую роль во вселении в Рыбинское водохранилище ещё одного вида — черноморско-каспийской тюльки, которая смогла образовать в водоёме многочисленную популяцию, заменив в пелагических скоплениях практически исчезнувшую к этому времени европейскую корюшку.

В 1993–1994 гг. средние уловы корюшки составляли более 2000 экз./10 мин. траления учётным пелагическим тралом, а в 1996 г. они резко упали до 20 экз./10 мин. траления. В период с 1996 по 2000 гг. в пелагических скоплениях присутствовала исключительно молодь карповых и окуневых. Пища хищников была представлена молодью и взрослыми видами-аборигенами — плотвой, уклейей, синцом, густерой, лещом и окунем. В 2000 г. произошла вспышка численности черноморско-каспийской тюльки, и она стала доминирующим в пелагиали водохранилища видом. При этом тюлька встречается во всех плёсах, образуя скопления разной плотности в пелагиали (глубины 8–16 м) и в мелководных зали-



вах (глубины 3–8 м). Её средняя численность в уловах пелагического трала составляет  $223 \pm 159$  экз. / 10 мин. траления или около 90% от общей численности [Экологические проблемы..., 2001].

Появление черноморско-каспийской тюльки в экосистеме Рыбинского водохранилища, совпавшее с резким сокращением численности снетка, привело к серьёзным перестройкам во всех звеньях трофической цепи, в частности их конечного звена — хищных рыб [Кияшко, Степанов, 2003]. По мере роста численности тюльки её роль в питании хищников увеличивалась, и в 2002 г. она заняла доминирующее положение в пищевом спектре всех наиболее многочисленных видов хищных рыб. Её доля в пищевом комке судака, окуня, щуки и налима колебалась в пределах 20–80%. Тюлька присутствует в питании хищников в течение всего года. При этом летом тюлькой питаются в пелагиали пелагические хищники — судак и крупный окунь, на заостровных участках — щука и окунь. Зимой она встречается в желудках всех хищников — налима, окуня, судака и щуки. В результате, вселившись в Рыбинское водохранилище, тюлька стала основным кормовым объектом для хищных рыб, заменив исчезнувшую европейскую корюшку.

Повышение температуры имело и определённые негативные последствия, связанные с качеством водной среды. Основные изменения в водных экосистемах, вызванные потеплением климата, связаны с трансформацией циклов биогенных элементов (C, N, P), увеличением растворённого в воде органического вещества, снижением прозрачности и содержания кислорода в гипolimнионе.

Впервые ухудшение летнего кислородного режима зарегистрировали в аномально жарких июле и августе 2010 г. Тогда температура воды в Рыбинском водохранилище у дна достигла 25 °C. Аноксия наблюдалась на глубине более 5 м (3–5 м над дном), она сопровождалась интенсивным выделением газов из донных отложений. К 2013 г. количество участков с содержанием кислорода менее 4 мг/л достигло 20–25% акватории, максимальная мощность слоя с дефицитом кислорода увеличилась с 5 до 7 м над дном. Дефицит кислорода — основная причина уменьшения численности мол-

люсков-фильтраторов, наблюдаемого в донных сообществах водохранилища. Их вклад в общую фильтрацию воды гидробионтами снижился в 5–7 раз (с 40 до 6–8%). Это уже сейчас сказывается на самоочищающей способности вод водохранилища и, вероятно, приведёт к дальнейшему её снижению и ухудшению качества воды в ближайшем будущем.

Ухудшение кислородного режима в придонном слое заметно сказалось на численности популяции ерша, одного из самых многочисленных мелких донных видов рыб Рыбинского водохранилища. В течение 1990-х гг. он практически исчез из уловов, тогда как в 1970–80-е гг. занимал третье по численности место в уловах донным тралом (до 20% общей численности) [Экологические факторы..., 1993].

Снижение численности корюшки и ерша повлияло на условия питания судака. В середине 1990-х гг. корюшка полностью выпала из его спектра питания, а доля ерша сократилась с 20–27 до 2%. Всё это негативно сказалось на темпе линейного и весового роста судака.

У налима, как и у судака, в 2000-е гг. также отмечено снижение темпа линейного и весового роста по сравнению с предыдущими годами, но основной причиной этого, скорее всего, стало прямое действие существенного потепления воды Рыбинского водохранилища, причём не только в летний период.

Уловы налима в Рыбинском водохранилище в начале 60-х гг. прошлого века достигали 500 т. В промысловых уловах встречались особи в возрасте до 11 лет. В период 1990–2002 гг. уловы снизились с 200 до 50 т. В 2009 г. промысловые уловы налима начали вновь увеличиваться, но при этом произошло снижение показателей линейного и весового роста. Нерестовое стадо налима состояло из особей шести возрастных групп. Доминировали по численности особи в возрасте 3 и 4 лет, т.е. поколения 2005–2006 гг. После аномально жаркого лета 2010 г. запасы налима опять резко сократились и в настоящее время находятся на очень низком уровне.

Снижение темпа роста холодноводных рыб при повышении температуры воды в последнее время отмечается и у других представителей арктического фаунистического комплекса [Wrona et al., 2006; Rijnsdorp et al., 2009].

Заметное влияние на среду обитания в водохранилище оказали изменения в обилии такого средообразующего организма, как *D. polymorpha*. В 1990-е и 2000-е гг. наблюдалось значительное снижение численности этого моллюска.

В 1990-е гг. основной причиной этого явления стало уменьшение твёрдых субстратов, используемых моллюском для прикрепления. Если в первой половине 1960-х гг., в результате разрушения прибрежных затопленных лесов, всё дно водохранилища до глубин 8–10 м было усеяно древесными обломками, которые активно использовались для заселения *D. polymorpha*, то в дальнейшем, за счёт заиливания и переноса этих остатков штормами (выбрасывание на берег и захоронение в илах в русловых участках водохранилища), участки, где ранее находились затопленные пни и коряги, являющиеся хорошим субстратом для прикрепления дрейссены в глубоководных частях затопленной поймы и руслах крупных рек, а также в озёрной части водоёма и литоральной зоне, существенно сократились, а в некоторых местах — исчезли. В 2000-е гг. вторым негативным фактором, оказавшим существенное влияние на обилие *D. polymorpha*, стало потепление, ставшее причиной ухудшения кислородного режима. Если раньше данный моллюск обнаруживался повсеместно, то в 2012 г. живые дрейссены были зарегистрированы только на 40% стандартных станций, в 2013 г. — на 20%. Так же быстро снижается и воспроизводительная способность популяции моллюска. Если в 2012 г. численность велигеров в планктоне составляла 30–56 тыс. экз./м<sup>3</sup>, то в 2013 г. не превышала 3–4 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Значимость *Dreissena polymorpha* для рыбного населения Рыбинского водохранилища заключается в том, что данный моллюск после вселения в 1960-е гг. быстро увеличил свою численность и стал играть значительную роль в питании плотвы, густеры и леща. Переход плотвы на питание этим кормовым организмом способствовал её дивергенции на две экологические расы: моллюскоядную, или глубоководную, и растительноядную, или прибрежную, различающиеся темпом роста, упитанностью и жирностью [Поддубный, 1966]. В результате плотва стала важнейшим объектом промысла.

В 1990-е и 2000-е гг. на фоне снижения в водохранилище запасов *D. polymorpha* наблюдается изменение сложившейся внутривидовой структуры у плотвы, специфичность моллюскоядной плотвы, как специализированной морфы, утрачивается. Наблюдался переход значительной части популяции на смешанное питание, что отразилось на ряде признаков. Современная плотва по темпу роста, абсолютной плодовитости, фенотипу позвоночника и некоторым меристическим признакам занимает некоторое промежуточное положение, имея признаки сходства с растительноядной и моллюскоядной морфами, однако находится всё же несколько ближе к растительноядной [Комова, 2014].

На современном этапе пока не ясно, в каком направлении пойдёт дальнейшее развитие популяции плотвы Рыбинского водохранилища. Вполне возможно, что произойдёт восстановление популяционной структуры плотвы, наблюдавшейся в 1970–80-е гг. Связано это с тем, что в 1997 г. появился другой вид дрейссены — *D. bugensis* (Andrusov) [Orlova et al., 2000] (рис. 2.6). К 2003 г. *D. bugensis* уже доминировала в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища, где на её долю приходилось более 95% от общей численности и биомассы дрейссенид [Щербина, 2008] (рис. 2.6). То есть в течение 2000-х гг. в Рыбинском водохранилище на фоне снижения численности популяции *D. polymorpha* наблюдался рост численности популяции *D. bugensis* [Shcherbina, Buckler, 2006]. Основными причинами данного явления авторы называют толерантность *D. bugensis* к заиливанию дна водоёма и дефициту растворённого в воде кислорода [Shcherbina, Buckler, 2006]. Кроме того, слабое прикрепление к субстрату, а также тонкостенная и хрупкая раковина упрощают выедание взрослых особей *D. bugensis* моллюскоядными рыбами [Пряничникова и др., 2011]. Вселение *D. bugensis* в Рыбинское водохранилище в дальнейшем, очевидно, будет способствовать восстановлению кормовой базы моллюскоядных видов рыб.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ многолетней динамики популяционных показателей основных ресурсных ви-

дов рыб Рыбинского водохранилища показал, что до 1990-х гг. величина запаса рыб в водохранилище изменялась в широких пределах, в зависимости от стадии формирования экосистемы водохранилища и величины промысловой нагрузки. В 1990-е гг. естественные причины, во многом определявшие динамику численности промысловых рыб водохранилища в предшествующие годы, перестали быть столь очевидными. В этот период промысловая нагрузка стала расти непропорционально существующим запасам, промысел на водохранилище приобрёл практически нерегулируемый характер и при этом резко возрос уровень нелегального изъятия рыбы.

Подобное увеличение промысловой нагрузки за счёт интенсивного браконьерства в течение 4–5 последующих лет привело к подрыву запасов. В результате промысловые уловы к концу 1990-х гг. резко снизились и стабилизировались на самом низком за всё время существования водохранилища уровне. То, что причиной этого стало браконьерство, подтверждается данными по другим (не рыбным) элементам экосистемы Рыбинского водохранилища, которые не показали столь значительного снижения продуктивности. Наоборот, по гидробиологическим данным процесс вторичного эвтрофирования, который начался в конце 1970-х гг., продолжается и до настоящего времени.

В 2000-е гг. самым существенным из естественных факторов, оказывающим воздействие на экосистему Рыбинского водохранилища в целом и среду обитания рыб в частности, стало потепление климата. Оно в значительной степени повлияло на качество среды обитания рыб и состояние их кормовой базы. На некоторые виды, относящиеся к холодноводным и оксифильным, потепление оказало прямое негативное воздействие через лимитирование их численности.

#### ЛИТЕРАТУРА

Баканов А.И., Митропольский В.И. 1982. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоёмов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М.: Наука. С. 211–228.

Баранов И.В. 1961. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва. Т. 50. С. 279–322.

Барсуков В.В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища // Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР. / Под. ред. Б.С. Кузина. М. — Л.: Наука. Вып. 1 (4). С. 188–210.

Васильев Л.И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Возрастной состав рыб Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 1. С. 256–275.

Васильев Л.И. 1955. Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. С. 142–168.

Герасимов Ю.В., Поддубный С.А. 1999. Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ // Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 171 с.

Герасимов Ю.В., Бражник С.Ю., Стрельников А.С. 2010. Динамика структурных показателей популяции леща *Abramis brama* (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища за период 1954–2007 гг. // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 515–525.

Задульская Е.С. 1960. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб северной части Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. 6. Вологда: Вологодское книжное изд-во. С. 345–405.

Законнов В.В. 1981. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. Информ. бюл. № 51. С. 68–72.

Законнов В.В. 1995. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Вод. ресурсы. Т. 22. № 3. С. 362–371.

Иванова М.Н. 1966. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 17 с.

Иванова М.Н. 1968. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука. С. 180–198.

Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоёма. М.: Наука. 1982. 248 с.

Ильина Л.К., Гордеев Н.А. 1970. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 3. С. 403–410.

- Ильина Л.К., Поддубный А.Г. 1961. О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Совец. по динамике численности рыб // Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР / Под. ред. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 13. С. 374–380.
- Кияшко В.И., Степанов М.В. 2003. Изменения в трофических цепях Рыбинского водохранилища, вызванные вселением черноморско-каспийской тюльки // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Матер. Международной конф. Борок. С. 54–55.
- Комова Н.И. 2014. Некоторые данные о росте, абсолютной плодовитости и морфологии плотвы Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних вод. Материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием. 6–9 ноября 2014 г., Борок, Россия. В 2 т. М.: Полиграф-плюс. Т. 1. С. 290–294.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В. 2012. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН. Т. 442. № 1. С. 133–135.
- Лазарева В.И. 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. А.И. Копылова. М.: Т-во науч. изданий КМК. 181 с.
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Пырина И.Л., Соколова Е.А., Мыльникова З.М., Масленникова Т.С. 2012. Структура и функционирование планктонных сообществ водохранилищ Волги. Бассейн Волги в XXI в.: структура и функционирование экосистем водохранилищ // Сборник материалов докладов участников Всероссийской конференции. 22–26 октября 2012, ИБВВ им. И.Д. Пананина РАН, Борок. 380 с.
- Лазарева В.И., Копылов А.И. 2011. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. Т. 131. № 3. С. 300–310.
- Литвинов А.С., Девяткин В.Г., Рошупко В.Ф., Шихова Н.М. 2005. Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С. 190–199.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 2012. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. № 9. С. 91–96.
- Луферов В.П. 1963. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. Биол. аспекты изуч. водохр. // Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР / Под. ред. Б.С. Кузина. Вып. 6 (9). М. - Л.: Наука. С. 123–130.
- Митропольский В.И. 1963. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М. — Л.: АН СССР. С. 68–75.
- Монастырский Г.Н. 1952. Динамика численности промысловых рыб // Труды ВНИРО. Т. 21. С. 3–162.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1955. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журнал. Т. 34. Вып. 5. С. 120–125.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Тр. биологической станции «Борок». Вып. 3. М. - Л.: Изд-во АН СССР. С. 7–19.
- Никольский Г.В. 1961. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяции и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы // Совец. по динамике численности рыб. Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР / Под. ред. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР. Вып. 13. С. 21–33.
- Папченков В.Г. 2011. Динамика зарастания Рыбинского водохранилища. Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития // Рыбинское водохранилище и прибрежные территории: современное состояние и перспективы развития. Материалы науч. — практич. конференции. Ярославль: ИПК «Индиго». С. 90–100.
- Перова С.Н. 1999. Современное состояние кормовой базы бентосоядных рыб глубоководной зоны Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: ЯрГУ. С. 140–146.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. 1998. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. № 2. С. 52–61.
- Поддубная Т.Л. 1988. Многолетняя динамика структуры и продуктивности донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С. 112–140.
- Поддубный А.Г. 1963. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М. - Л.: Наука. С. 184–194.



- Поддубный А.Г. 1966. Об адаптивном ответе популяций плотвы на изменение условий обитания // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 10 (13). С. 131–138.
- Поддубный А.Г. 1987. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования водохранилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 27. № 5. С. 729–743.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяции рыб в водохранилищах. Л.: Наука. 312 с.
- Поддубный А.Г., Галат Д.А. 1998. Местообитания рыб Верхней Волги: эффект зарегулирования // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоёмах. Ярославль. С. 34–55.
- Половкова С.Н., Пермитин И.Е. 1981. Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Тр. ИБВВ АН СССР. Внутривидовая изменчивость питания и роста рыб. Вып. 47 (50). Ярославль. С. 3–36.
- Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х. 2011. Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. № 2. С. 57–64.
- Решетников Ю.С. 1994. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие: степень таксономической изученности. М.: Наука. С. 77–85.
- Решетников Ю.С., Шатуновский М.И. 1997. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Наука. 158 с.
- Ривьер И.К., Баканов А.И. 1984. Кормовая база водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука. С. 100–132.
- Романова Г.П. 1956. Питание судака Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР. С. 307–326.
- Романова Г.П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». Вып. 3. М. — Л.: Изд-во АН СССР. С. 273–303.
- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. 1997. Ярославль: ИБВВ РАН. 232 с.
- Столбунова В.Н. 1976. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–74 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий всрхневолжских водохранилищ. Ярославль: Изд-во ИБВВ АН СССР. С. 170–212.
- Столбунова В.Н. 1993. Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования // Зооценозы водоёмов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеиздат. С. 20–38.
- Тачалов С.Н. 1965. Динамика изменения площадей затопленной древесной растительности и торфяных сплавин на Рыбинском водохранилище // Сб. работ Рыбинск. гидромет. обсерв. Вып. 2 / Под ред. Ф.И. Бельх. Гидрометиздат. С. 115–122.
- Щербина Г.Х. 2008. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоёмах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор. С. 23–40.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. 1974. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга 2. Борок. С. 24–28.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 427 с.
- Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. 1993. СПб: Гидрометеиздат. 333 с.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. 2009. Lakes as Sentinels of Climate Change // Limnol. Oceanogr. V. 54. № 6. Part 2. P. 2283–2297.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. 2006. Life-History Traits of Lake Plankton Species May Govern Their Phenological Response to Climate Warming // Global Change Biology. V. 12. P. 652–1661.
- Dussart B.H., Lagler K.F., Larkin P.A., Scudder T., Szesztay K., White G.F. 1972. Man-Made Lakes as Modified Ecosystems // SCOPE Rep. 2. Int. Council Sci. Unions. Paris, France. 76 p.
- Emerson C.W. 1989. Wind Stress Limitation of Benthic Secondary Production in Shallow, Soft-Sediment Communities // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 53. № 1. P. 65–77.
- Keith W.E. 1975. Management by Water Level Manipulation // Black Bass Biology and Management. Washington, DC: Sport Fishing Inst. P. 489–497.
- Nelson R.W., Horak G.C., and Olson J.E. 1978. Western Reservoir and Stream Habitat Improvement Handbook. Washington, DC: Fish Wildl. Serv. 250 p.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. 2000. *Dreissena bugensis* (Andr.) Range Expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: Further Invasion Perspectives for the Baltic Sea Region // ASLO'2000 Meeting, Book of Abstracts. P. 194.
- Rijnsdorp A.D., Peck M.A., Engelhard G.H., M Ilmann C., Pinnegar J.K. 2009. Resolving the Effect of Climate Change on Fish Populations // ICES Journal of Marine Science. V. 66. P. 1570–1583.
- Shcherbina G. Kh., Buckler D.R. 2006. Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and



- Dreissena bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin // Journal of ASTM International. V. 1.3. N4. P. 426–436.
- Straile D.* 2002. North Atlantic Oscillation Synchronizes Food-Web Interactions in Central European Lakes // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 269. P. 391–395.
- Wagner C., Adrian R.* 2009. Exploring Lake Ecosystems: Hierarchy Responses to Long-Term Change? // Global Change Biology. V. 15. P. 1104–1115.
- Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D., Hobbie J.E., Levesque L.M.J., Vincent, W.F.* 2006. Climate Impacts on Arctic Freshwater Ecosystems and fisheries: Background, Rationale and Approach of the Arctic Climate Impact Assessment (ACIA) // Journal of the Human Environment. V. 35. P. 326–329.

## **Population Dynamics of the Rybinsk Reservoir Fishes throughout the Whole Period of Its Existence: Role of Natural and Anthropogenic Factors**

*Yu.V. Gerasimov*

Institute for biology of inland waters (IBIW RAS Borok, Yaroslavl'skaya oblast)

The results of studies of main commercial fish species and their environment undertaken in the Rybinsk reservoir throughout the whole period of its existence are generalized. From the moment of its impoundment and up to early 1990's fish abundance dynamics and their population indices were determined by combined effect of several factors — fluctuation of reservoir's overall productivity, recruitment rate and commercial fisheries development. In 1990th it became less obvious that the stocks dynamics of commercially-important fish in the reservoir are determined mainly by natural, environmental factors. By that time the fishing load started to grow disproportionately to the existing stocks. In 1990's the latter factor became dominant in determining fish stocks state. The fishing in the reservoir became in fact non-regulated and the level of illegal harvesting (poaching) increased sharply. During further four to five years above mentioned increase in the fish harvesting load due to intensive poaching has lead to the undermining of fish stocks. As a result, by the end of 1990th the commercial fish harvests decreased sharply and stabilized at the level lowest for the whole time span since the reservoir impoundment. The decrease in the productivity of other compartments of the Rybinsk Reservoir ecosystem, not related to fish community, was not as sharp. This confirms the suggestion that the poaching particularly was the main reason of the above mentioned decline in the stocks of commercially-important fish. The degree of effect upon populations of certain species is defined by their commercial value. Among all other environmental factors, climate warming has become the main one influencing fish environment quality, their food base and directly and negatively affecting cold-water fish species, limiting their abundance.

**Keywords:** reservoir, natural factors, climate warming, commercial fisheries, fish population dynamics.