

УДК 597

## ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА СТРУКТУРНОГО ФАЗОВОГО ПОРТРЕТА РЫБНОЙ ЧАСТИ СООБЩЕСТВ

*В.Г. Терещенко, В.А. Кузнецов, С.В. Козловский, Ф.М. Шакирова*

### Аннотация

Сопоставлен динамический фазовый портрет структуры рыбного населения Куйбышевского водохранилища на различных этапах формирования ихтиофауны с изменениями в различных звеньях экосистемы водохранилища. Показана возможность оценки состояния водных экосистем на основе анализа структурного фазового портрета рыбной части сообщества.

### Введение

В настоящее время в связи с усиливающимся загрязнением водоемов стоит задача разработки методов оценки состояния экосистем в целом и их отдельных структурных звеньев с целью прогнозирования возможных критических ситуаций.

Известно, что сам по себе анализ среды обитания, даже самый детальный и точный, еще мало что может сказать о состоянии экосистемы в целом. Совместное воздействие химических и физических факторов на гидробионтов настолько сложно и неоднозначно, что надежным показателем степени благополучия экосистемы может служить только комплекс живых организмов.

Сейчас у большинства экологов не вызывает сомнения правомочность и необходимость изучения рыбного населения водоемов как некой системы, взаимодействующей со средой как единое целое [1, 2]. Рыбы, находясь на верхнем трофическом уровне, более активно реагируют на воздействия, аккумулируя в себе вещества, попадающие в водоем. При этом в них происходят различные изменения, в том числе и в структуре рыбного населения.

Поскольку структура любого сообщества тесно связана с ее функционированием [3], в структурных перестройках сообществ заключен интегральный ответ на весь комплекс воздействий среды. Следовательно, детальный анализ этих перестроек может дать достаточно полную информацию о последствиях любого нарушающего воздействия на экосистему. Важно, что в стрессовых ситуациях сложные экологические системы прежде всего изменяют свою структуру, обеспечивая сохранение внешних функций [4]. Поэтому столь пристальное внимание экологов обращено на проблему разработки критериев и методических подходов, позволяющих использовать изменения в сообществах животных для оценки их состояния и прогноза возможных изменений [5–8].

Существующие в настоящее время подходы к описанию реакции сообществ на внешние воздействия сводятся к оценке изменения таких их свойств, как численность организмов, богатство видов, биологическое разнообразие, доминирование, продукция и т. д. Для интегральной оценки гидробиоценозов используются индексы сапробности, биотический индекс Вудивисса и ряд других приемов, позволяющих сравнить между собой как отдельные участки водоема, так и разные водные объекты [9–11]. Анализ величины или вариабельности этих показателей позволяет указать, когда воздействие на систему было больше или меньше, но не дает возможности прогнозирования поведения системы в ближайшем будущем. Для этого необходимы методы, оперирующие динамическими характеристиками системы.

Один из эффективных методов анализа динамической системы состоит в получении ее «фазового портрета» [12]. Он дает возможность выявить стационарные состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. Под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения параметра.

Метод фазовых портретов применяется в математической экологии для анализа и предсказания динамики численности популяций [12–13]. Для сообществ имелось лишь указание на принципиальную возможность его использования [14].

Нами проведена работа по адаптации метода применительно к анализу реальных биологических сообществ гидробионтов на примере рыбного населения ряда озер и водохранилищ СНГ, а также модельных и природных зоопланктонных сообществ [15–19].

Цель данной работы – описание возможностей использования метода структурного фазового портрета рыбной части сообщества для оценки состояния водных экосистем. Для этого предполагается описание структурных перестроек в рыбном населении при различного рода нарушающих воздействиях и сопоставление полученных результатов с изменениями в экосистеме водоема.

## 1. Материал и методика

Удобным объектом для таких исследований могут быть водохранилища в связи с динамичностью условий их формирования. Ихтиофауна, ее видовой состав, численность отдельных видов являются зеркальным отражением тех процессов, которые происходят в экосистеме.

Анализ проведен на примере Куйбышевского водохранилища по которому имеется обширная литература как по изменению рыбной части сообщества, так и всех звеньев его экосистемы [20–25]. Это – самое большое водохранилище Волжского каскада и крупнейшее в Европе. Его площадь составляет 6250 км<sup>2</sup>, максимальная глубина – 32 м, а средняя – 9.4 м. Водоохранилище – равнинное, озерно-речного типа [26].

Анализ основан на результатах ихтиологических исследований на водоеме, архивных материалах кафедры зоологии позвоночных Казанского государственного университета, лаборатории ихтиологии ИЭВБ РАН и рыбопромышленной статистики на водохранилище с 1957 по 1987 г., дополненной данными Средневожрыбвода [20, 27–29].

В качестве показателя, наиболее интегрально описывающего как изменение числа видов, так и перераспределение долей видов, использован индекс биологического разнообразия, основанный на функции Шеннона для энтропии:

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \times \log_2 p_i, \quad (1)$$

где  $p_i$  – доля  $i$ -го вида по массе;  $N$  – число видов в улове.

Концентрируя информацию о структуре сообщества, он позволяет выявить общую тенденцию развития системы. Важно, что основной вклад в оценку разнообразия дают массовые виды. При этом соотношение по массе лучше, чем соотношение по численности, отражает их роль в трансформации вещества и энергии в водоеме. Это дает нам возможность использовать данные рыбопромысловой статистики для анализа динамики разнообразия рыбного населения водохранилища за длительный период его существования. В Куйбышевском водохранилище в рассматриваемый период времени был хорошо налажен промысел, и хотя вылавливали и учитывали от 11 до 21 обитающих в нем видов рыб, они составляют основу рыбного населения по ихтиомассе и по значению рыб в их экосистеме. Кроме того, взят суммарный вылов за год, что нивелирует колебания видового состава уловов, поскольку они получены в разные сезоны, на различных биотопах и с применением различных орудий лова [30]. Проведенная же нами работа по оценке вклада малочисленных неучитываемых видов в оценку разнообразия рыбного населения показала, что потеря информации о малочисленных видах, составляющих до половины списка обитающих в водоеме и до 20% ихтиомассы, приводит к относительной погрешности индекса разнообразия не более 15% [31].

Иногда необходимо использовать относительный показатель, зависящий в основном от вклада различных видов. На основе энтропии Г. Ферстером (цит. по Ю.Г. Антомонову) [32] было предложено использовать показатель  $R$ , называемый «относительной организацией», который в смысловом отношении является индексом доминирования

$$R = 1 - H / \log_2 N. \quad (2)$$

Для детерминированных систем, состоящих, в основном, из одного вида, и в которых остальные виды представлены единичными особями, этот показатель приближается к 1. А для полностью дезорганизованных при равном вкладе всех видов показатель равен 0.

Сообщество относится к сложным динамическим системам. Рациональный метод исследования такой системы состоит в получении ее «динамического фазового портрета».

Этот математический метод широко применяется в естественнонаучных областях, в том числе и в экологии, для выявления стационарных (равновесных) состояний системы и для анализа их поведения вблизи этих состояний [12–13].

В работе был использован модифицированный нами метод динамического фазового портрета структуры сообщества [16–18]. Для визуализации изменений в видовой структуре сообщества рассматривалась его динамика в координатах

тах:  $H(t)$  и  $dH/dt$ , где  $H(t)$  – индекс биологического разнообразия,  $dH/dt$  – скорость его изменения. Для исключения влияния случайных изменений данные по динамике разнообразия были предварительно сглажены.

Анализ основан на поиске стационарных зон, в которых скорость изменения разнообразия близка к нулю. Индикаторы реакции на возмущающее воздействие – переход системы в другое состояние или нарушение плавности кривой фазового портрета. При сильном воздействии на водоем происходит элиминация части особей, и отклик на фазовом портрете соответствует по времени действию фактора. Этот отклик системы имеет вид нарушения хода кривой в виде пиков.

Так, подобные изменения на фазовом портрете рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища наблюдались в 1984 и 1988 гг., что указывает на резкие возмущающие воздействия на водоем, соответственно, в 1983 и 1987 гг. [15]. Именно в эти годы в водохранилище отмечена массовая гибель рыб.

При средних воздействиях ответная реакция проявляется через изменение смертности молоди. Тогда на фазовом портрете нарушение плавности кривой происходит со сдвигом по времени, равным времени вступления молоди в промысел. Такие изменения наблюдались в 1974 году на фазовом портрете структуры уловов рыб Мингечаурского водохранилища, что соответствует отклику системы на возмущающее воздействие в 1970 году [17].

Вообще говоря, индикатором возмущающего воздействия может служить как переход сообщества в другое устойчивое состояние, так и нарушение плавности кривой фазового портрета.

При сильном воздействии на водоем происходит элиминация части особей, и отклик на фазовом портрете соответствует по времени действию антропогенного фактора.

## 2. Результаты исследования

Изменения в структуре рыбного населения Куйбышевского водохранилища, произошедшие за время его существования, связаны как с естественными процессами формирования экосистемы водоема, так и с его загрязнением и эвтрофированием.

В основу периодизации в развитии рыбного населения положены процессы формирования экосистемы водоема. Они обуславливают структурные перестройки в рыбной части сообщества, связанные, прежде всего, с изменениями условий воспроизводства. Эти процессы находят отражения и в структуре уловов рыб, однако они запаздывают по отношению к изменениям экосистеме на время, необходимое для вступления в промысел соответствующих поколений основных видов рыб.

Процесс формирования основных компонентов экосистемы водохранилищ освещен в литературе [26, 33–39].

В этом процессе формирования можно выделить следующие этапы: структурной перестройки или «упорядочения системы» [40], сукцессионных процессов («разбалансированности системы»), стабилизации или «устойчивой экосистемы» [37] и переход к климаксу [41]. Соответственно, в процессе формиро-

вания ихтиофауны водохранилищ достаточно четко выделяются три этапа [22–23, 33–36, 38, 42–43]. Их можно назвать как «эффект подпора и взрыва», «депрессия экосистемы» и «относительная стабилизация» [22–23]. В последнее время выделяют четвертый этап, характеризующийся усилением антропогенного воздействия и приводящий к разбалансировке экосистемы, названный «периодом ухудшения условий» [44] или «дестабилизацией» [22–23].

Ихтиофауна Куйбышевского водохранилища формировалась из видов, которые обитали в водоемах зоны затопления, а также за счет вселенцев. Если ранее в р. Волга в зоне водохранилища обитало 49 видов рыб, то после начала заполнения в 1956–1957 гг. их количество снизилось до 40, что обусловлено выпадением всех проходных видов. В 1960–1965 гг. в связи с проникновением в водохранилище корюшки (снетка) *Osmerus eperlanus* (L.) и ряпушки *Coregonus albula* L. с севера, а тюльки *Clupeonella cultiventris* (Nord.) и бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pal.) с юга, количество видов увеличилось до 44 [45]. В последние годы в водоеме отмечено 48 видов рыб. Если на первом этапе формирования ихтиофауны количество видов резко снизилось, то на последующих видовое богатство рыбного населения водохранилища постепенно возрастало в связи с саморасселением и акклиматизацией новых видов рыб.

Огромное значение при анализе динамики структуры рыбного населения имеет сходство реакций различных видов на изменение среды и их коадаптированность, т. е. принадлежность отдельных видов к тем или иным фаунистическим комплексам. В настоящее время в Куйбышевском водохранилище обитают виды, которые согласно Г.В. Никольскому [46] представляют шесть фаунистических комплексов: арктический пресноводный, бореально-равнинный, пресноводный амфибореальный, понтический пресноводный, китайский равнинный и понтический морской. В начале становления водохранилищ наибольшей численности достигают виды, принадлежащие к бореально-равнинному фаунистическому комплексу (рис. 1). Постепенно эта группа уступает место видам понтического пресноводного комплекса. Кроме того, заметную роль играют рыбы пресноводного амфибореального фаунистического комплекса. В последнее время в водохранилище активно проникают рыбы понтического морского фаунистического комплекса.

Формирование рыбной части сообщества Куйбышевского водохранилища в целом шло так же, как и во многих крупных равнинных водохранилищах.

Первый этап формирования ихтиофауны водохранилища связан со временем его заполнения (1956–1957 гг.). Характерной чертой данного этапа было наличие затопленной растительности, что вызвало обилие органических веществ и детрита, необходимых для развития беспозвоночных. Изобилие нерестового субстрата и корма определило высокую численность поколений этих лет, улучшение роста и других биологических показателей у многих видов рыб [46]. Наиболее благоприятные условия для размножения и выживания получили фитофильные виды рыбы – бентофаги и хищники [20].

Наблюдается вспышка хищников и, прежде всего, щуки *Esox lucius* L., что отразилось в промысле в начале 1960-х гг. Первый этап формирования ихтиофауны водохранилища соответствовал промысловым уловам 1956–1960 гг. и

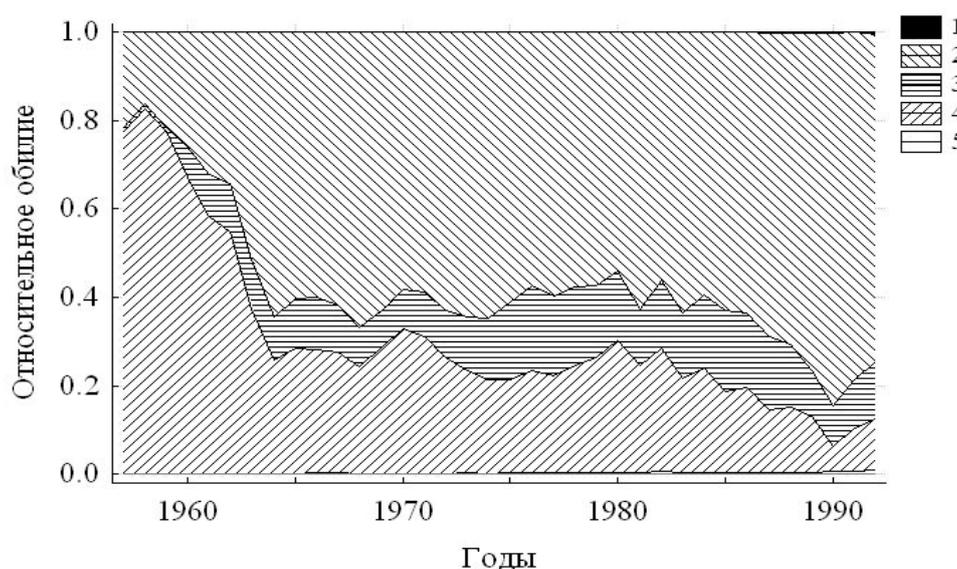


Рис. 1 Динамика доли в промысловых уловах в Куйбышевском водохранилище рыб китайского (1), понтического пресноводного (2), амфибореального (3), бореально-равнинного (4) и арктического пресноводного (5) фаунистических комплексов

характеризовался резким их повышением, увеличением индексов разнообразия и доминирования (рис. 2, а, 3).

Кратко изменения в экосистеме Куйбышевского водохранилища на первом этапе можно охарактеризовать следующим образом [22–23]: смена реофильного состава гидробионтов на лимнофильный; вспышка продуктивности по цепи (фито- и зоопланктон и бентос); высокая эффективность размножения рыб, улучшение их роста и других биологических показателей, вспышка хищников.

После заполнения водохранилища с 1958 г. в развитии рыбного населения наступил период депрессии. Шло разложение затопленной растительности, а новая еще не сформировалась, снизилась эффективность размножения лимнофильных рыб, наблюдалось увеличение возраста полового созревания и ухудшение роста [20, 46–49]. Поколения этих лет были в основном малочисленны. Продолжалась структурная перестройка под влиянием высокой численности молоди первых лет существования водохранилища. Из-за неблагоприятного уровня режима уменьшились площади нерестилищ и снизилась эффективность размножения щуки, что отразилось в промысле в начале 1960-х гг. Для многих популяций рыб наблюдалось увеличение разнокачественности (дифференциация) в период размножения.

Второй этап формирования рыбного населения соответствовал промысловым уловам 1960–1965 гг. Продолжался рост индекса разнообразия уловов и уменьшение индекса доминирования (рис. 2, а, 3).

Кратко изменения в экосистеме Куйбышевского водохранилища во второй период его формирования можно охарактеризовать следующим образом [22]: снижение продуктивности некоторых звеньев по сравнению с первым, снижение эффективности размножения и ухудшение роста рыб, удлинение времени

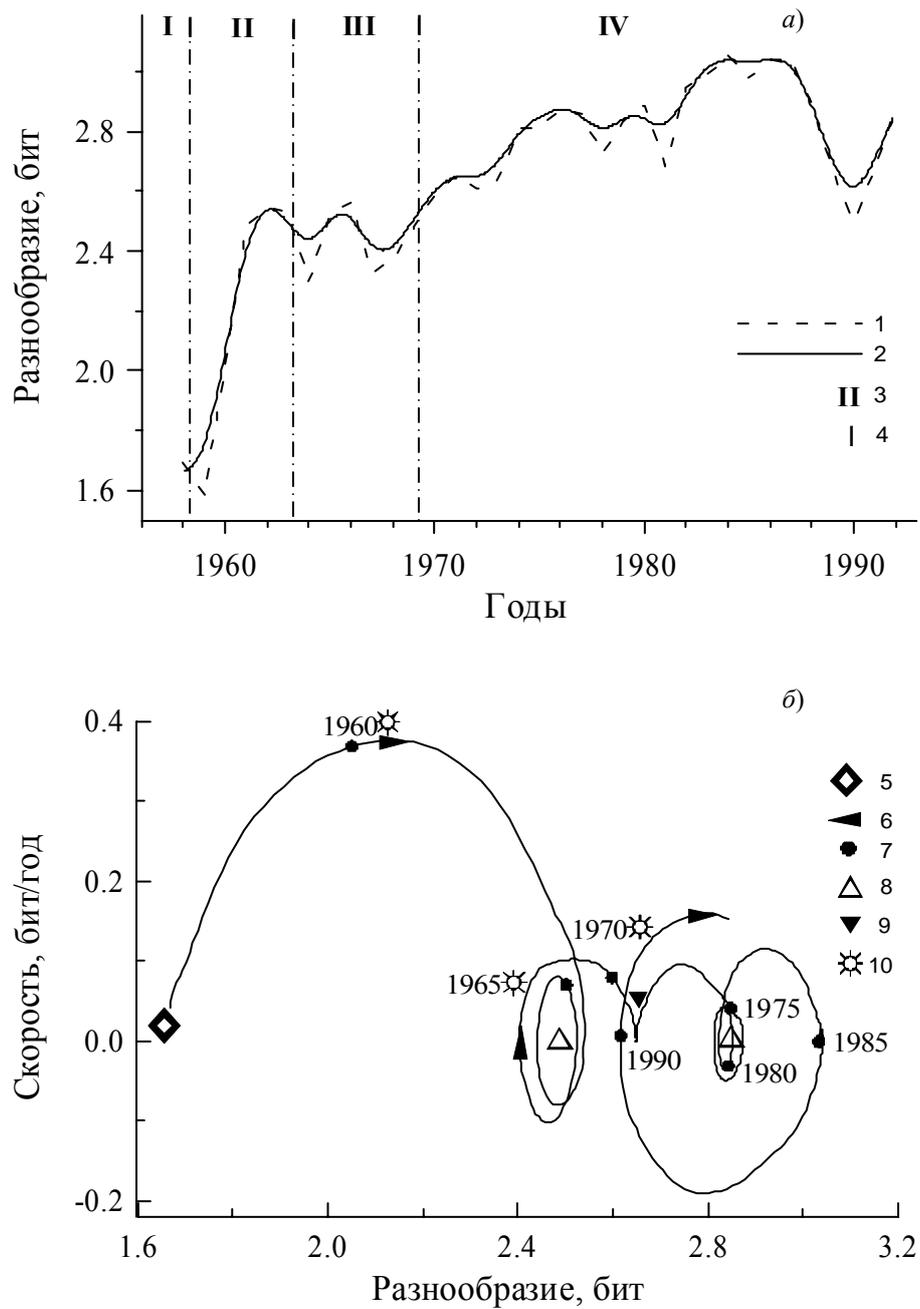


Рис. 2 Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет структуры уловов рыб (б) Куйбышевского водохранилища: 1 – исходные данные; 2 – сглаженные данные; 3 – название этапа формирования; 4 – граница этапа; 5 – начальное состояние; 6 – направление перемещения; 7 – состояние системы в указанном году; 8 – устойчивое состояние; 9 – критическая точка; 10 – граница этапа на фазовом портрете

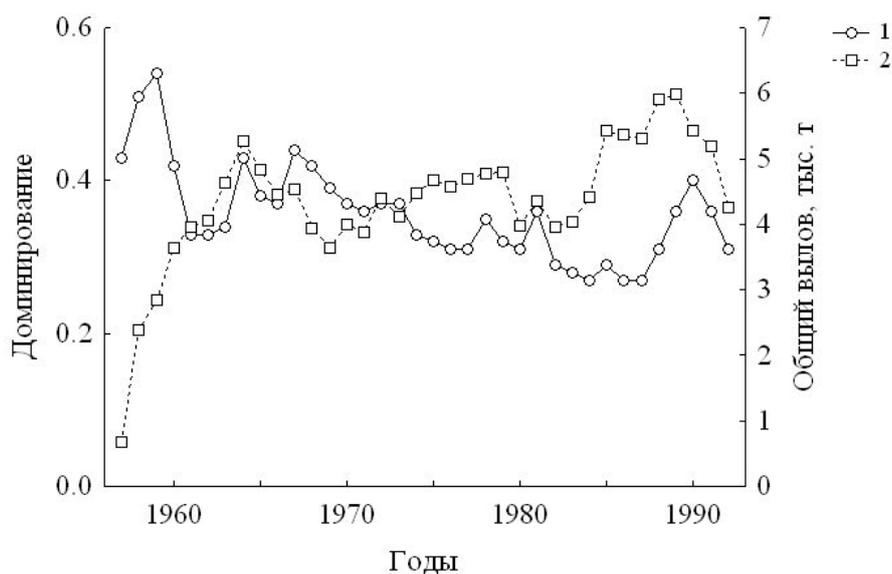


Рис. 3. Динамика индекса доминирования (1) и общего вылова рыб (2) в Куйбышевском водохранилище

полового созревания, снижение индивидуальной плодовитости, разбалансированность экосистемы и асинхронность развития отдельных ее компонентов в 1959–1969 гг.

На первом и втором этапах формирования ихтиофауны траектория системы на фазовом портрете – куполообразная кривая, характерная для формирующихся систем [14], с ростом скорости изменения разнообразия на первом и с падением – на втором (рис. 2, б).

Третий период (1970–1980 гг.) характеризуется стабилизацией уловов на более низком уровне. Доминируют лещ *Abramis brama* (L.), плотва *Rutilus rutilus* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.) и судак *Stizostedion lucioperca* (L.). На третьем этапе (1965–1970 гг.) в ихтиофауне стабилизируется видовой состав и соотношение численности отдельных видов. При снижении численности хищников растет доля раннесозревающих видов (плотва, густера, чехонь *Pelecus cultratus* (L.), уклейка *Alburnus alburnus* (L.), ерш *Gymnocephalus cernua* (L.)). Уровень воспроизводства рыб находится в относительном динамическом равновесии. По сравнению с предыдущим периодом улучшается рост рыб, сокращается время полового созревания, приближаясь к таковым в речных условиях, повышается индивидуальная плодовитость. Однако колебания основных биологических показателей популяций рыб достаточно высоки. Отмечена некоторая стабилизация индекса биологического разнообразия (рис. 2, а).

Кратко изменения в экосистеме Куйбышевского водохранилища в третьем периоде его формирования можно охарактеризовать следующим образом [22–23]: развитие отдельных компонентов и их взаимосвязь в динамическом равновесии, началось эвтрофирование водоема, но он еще характеризуется как б-мезосапробный, произошла стабилизация уровня продуктивности всех звеньев

на новом качественном составе, улучшились биологические показатели рыб (рост, созревание, плодовитость).

На третьем этапе фазовый портрет – циклическая траектория вокруг зоны устойчивого состояния, соответствующего разнообразию уловов рыб 2.4–2.5 бит.

Однако усиление антропогенного воздействия на водохранилища приводит не к стабилизации экосистемы, а к ее разрушению. Аккумуляционный эффект водохранилища приводит к резкому возрастанию эвтрофирования, загрязнению водоема и, в конечном итоге, к дестабилизации экосистемы и возможному экологическому кризису.

Признаки «дестабилизации экосистемы» при увеличении антропогенной нагрузки в Куйбышевском водохранилище видны с середины 1980-х гг. Отмечены следующие признаки периода дестабилизации [22–23].

1. Ухудшение качества воды – увеличение содержания биогенов и органики (минеральный фосфор возрос в 7 раз, а перманганатная окисляемость воды – в 2–3 раза), рН воды сдвигается в кислую сторону; рост пестицидов и солей тяжелых металлов (в Волжском плесе в 1989 г. ПДК ртути в воде превышен в 10 раз).

2. Накопление гирбицидов и солей тяжелых металлов в рыбе, что приводит к нарушению в воспроизводительной системе.

3. Рост фитопланктона в 4–5 раз.

4. Снижение разнообразия зоопланктона и бентоса.

5. У рыб отмечаются заболевания и нарушения в гаметогенезе, ухудшение роста, увеличение времени созревания, наблюдаются нарушения в соотношении и динамике численности различных видов рыб.

Отмеченные негативные явления в экосистеме водохранилища пока являются еще обратимыми [23].

Ранее было указано на то, что «дестабилизация» при увеличении антропогенной нагрузки в Куйбышевском водохранилище началась с середины 80-х гг. прошлого столетия [22–23]. Однако анализ динамики разнообразия показывает, что с начала 1970-х гг. рыбное население уже вышло из устойчивого состояния (рис. 2, б). С 1970 по 1980 гг. отмечался переход рыбного населения в состояние, соответствующее большему разнообразию и меньшему уровню доминирования уловов, чем прежде (рис. 2, б, 3). Возможно, это влияние комплекса антропогенных и климатических факторов, и, прежде всего, таких, как сработка уровня и температурные условия 1966–1976 гг. Так, в 1968 г. отмечался высокий уровень воды. Безусловно, это и влияние 1973 г., который был крайне неблагоприятный для икротетания, связанного с большой сработкой воды, хотя температурные условия были благоприятными [23]. Низкие значения численности личинок леща отмечены и в 1971 г. Очевидно, влияние этих факторов привело к изменениям в соотношении видов, которые не так явно видны по данным статистики, но проявились в интегральном показателе и в результате применения такого инструмента, как метод фазового портрета.

С 1980 г. траектория системы на фазовом портрете соответствует раскручивающейся спирали, что говорит об увеличении антропогенного воздействия на водоем [18].

В 1980-х гг. в ихтиофауне увеличилась гибель рыб от разных форм загрязнения, рост заболеваний и нарушений развития рыб, что в целом вызвало снижение уровня воспроизводства и ухудшение качественного состава популяций. Также отмечалось нарушение сбалансированного соотношения численности отдельных видов [22].

### Выводы

1. Каждому этапу формирования экосистемы водохранилища и его рыбного населения соответствует особый тип динамики разнообразия рыбной части сообщества.

2. В целом применение метода структурного фазового портрета дает результаты по анализу структурных перестроек, сходные с ранее описанными [22-23]. Однако применение этого метода позволило визуализировать структурные перестройки в рыбном населении и точнее указать сроки этих этапов.

3. Сопоставления структурных перестроек в рыбном населении Куйбышевского водохранилища с изменениями в экосистеме водоема показывают возможность использования метода структурного фазового портрета рыбной части сообщества для оценки состояния водных экосистем по динамике разнообразия их верхнего трофического звена.

4. Метод структурного фазового портрета сообществ гидробионтов позволяет выявить устойчивые их состояния, время нахождения в этих состояниях и время возмущающего воздействия на водоем. Это дает возможность применять данный метод для целей ретроспективного экологического расследования ситуации на водоеме.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы «Биологические ресурсы».

### Summary

*V.G. Tereshchenko, V.A. Kuznetsov, S.V. Kozlovsky, F.M. Shakirova.* Assessment of the state of ecosystems of inland waters on the basis of analysis of the structural phase portrait of fish assemblage.

The dynamic phase portrait of fish assemblage at various stages of fish fauna formation is compared to changes in various parts of Kuybyshev reservoir ecosystem. It is shown opportunities the method of a structural phase portrait of a fish assemblage using to assess the aquatic ecosystems state.

### Литература

1. *Жаков Л.А.* Формирование и структура рыбного населения озер северо-запада СССР. – М.: Наука, 1984. – 144 с.
2. *Решетников Ю.С.* Синэкологический подход к динамике численности рыб // Динамика численности промысловых рыб. – М.: Наука, 1986. – С. 22–36.
3. *Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.

4. *Odum E.P.* Trends expected in stressed ecosystems // *Bioscience*. – 1985. – V. 35, No 7. – P. 419–422.
5. *Cairns I., Dickson K.L. et al.* The sequential comparison index – a simplified method for non-biological to estimate relative differences in biological diversity in stream pollution studies // *J. Water Pollut. Control Fed.* – 1968. – V. 40. – P. 1607–1613.
6. *Patrick R., Strawbridge D.* Methods of studying diatom populations // *J. Water Pollut. Control. Fed.* – 1963. – V. 35. – P. 151–161.
7. *Chutter F.M.* An empirical biotic index of the quality of water in South African Stream and rivers // *Water Resour. Res.* – 1972. – V. 6, No 1. – P. 19–30.
8. *Fausch K.D. et al.* Fish communities as indicators of environmental degradation // *Biological Indicators of Stress in Fish*. – 1990. – Bethesda. – P. 123–144.
9. *Pantle R., Buck H.* Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse // *Gas und Wasserfach*. – 1955. – Jg. 96, Bd. 18. – P. 17–21.
10. *Sladeczek V.* Water quality system // *Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.* – 1966. – Bd. 16. – P. 809–816.
11. *Woodiwiss F.S.* The biological system of stream classification used by Trent River Board // *Chemistry and Industry*. – 1964. – V. 11. – P. 443–447.
12. *Волькенштейн М.В.* Общая биофизика. – М.: Наука, 1978. – 592 с.
13. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
14. *Айламазян А.К., Стась Е.В.* Информатика и теория развития. – М.: Наука, 1989. – 174 с.
15. *Терещенко В.Г., Стрельников А.С.* Анализ многолетних изменений в рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища // *Вопр. ихтиологии*. – 1997. – Т. 37, Вып. 5. – С. 625–634.
16. *Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G.* Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions // *Hydrobiologia*. – 1996. – V. 322. – P. 277–282.
17. *Терещенко В.Г., Надиров С.Н.* Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // *Вопр. ихтиологии*. – 1996. – Т. 36, Вып. 2. – С. 169–178.
18. *Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б.* Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // *Биология внутренних вод*. – 1997. – № 1. – С. 23–31.
19. *Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г.* Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // *Мониторинг биоразнообразия*. – М., 1997. – С. 267–277.
20. *Шаронов И.В. и др.* Состояние Рыбных запасов Куйбышевского водохранилища // *Волга-1. Тез. докл.* – Куйбышев: Куйбыш. книж. изд-во, 1971. – С. 262–267.
21. *Кузнецов В.А.* Внутрипопуляционная дифференциация рыб в условиях зарегулирования стока рек // *Экология*. – 1975. – № 4. – С. 61–69.
22. *Кузнецов В.А.* Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища // *Тр. IV Поволжской конф. «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов»*. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – Т. 1. – С. 23–29.
23. *Кузнецов В.А.* Изменения экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе его формирования // *Водные ресурсы*. – 1997. – Т. 24, № 2. – С. 228–233.
24. *Куйбышевское водохранилище* / Под ред. А.В. Монакова. – Л.: Наука, 1983. – 213 с.

25. *Черепнева И.Е.* Микроорганизмы. Оценка суммарной мутагенной активности воды верхней части Куйбышевского водохранилища // Изучение основных компонентов экосистемы Куйбышевского водохранилища. – Казань: Изд-во Казаню ун-та, 1989. – С. 26–31.
26. *Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А.* Водоохранилища гидроэлектростанций СССР. – М.: Мысль, 1987. – 323 с.
27. *Ковалева М.П.* Уловы и рыбопродуктивность водохранилищ СССР // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. – Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1972. – Вып. 11. – С. 38–68.
28. *Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 304 с.
29. *Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. – М.: Агропромиздат, 1989. – 255 с.
30. *Терещенко Л.И., Терещенко В.Г.* О точности информационных характеристик видовой структуры ихтиоценоза // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27, Вып. 6. – С. 919–923.
31. *Терещенко В.Г.* Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2005. – 49 с.
32. *Антомонов Ю.Г.* Моделирование биологических систем. – Киев: Наукова думка, 1977. – 248 с.
33. *Баранов И.В.* Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. – 1961. – Т. 50. – С. 279–322.
34. *Васильев Л.И.* Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941–1952 гг. // Тр. биол. станции Борок. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Вып. 2. – С. 142–167.
35. *Гордеев Н.А.* Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга-1. Тез. докл. – Куйбышев: Куйбыш. книж. изд-во, 1971. – С. 244–254.
36. *Гордеев Н.А.* Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2. Тез. докл. – Борок, 1974. – С. 65–69.
37. *Кудерский Л.А.* Экология и биологическая продуктивность водохранилищ. – М.: Знание, 1986. – 64 с.
38. *Поддубный А.Г.* О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Тр. ин-та биол. внутр. вод. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – Вып. 6(9). – С. 178–183.
39. *Спановская В.Д., Лебедева Т.В., Лягина Т.Н. и др.* Закономерности формирования ихтиофауны и возможности ее хозяйственного использования // Водоохранилища московской водной системы. – М.: МГУ, 1985. – С. 244–248.
40. *Одум Ю.* Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 650 с.
41. *Дажо Р.* Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
42. *Михеев П.В., Прохорова К.П.* Рыбное население водохранилищ и его формирование. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 86 с.
43. *Дрягин П.А.* Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водоохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. – Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. – С. 382–395.
44. *Сальников В.Б., Решетников Ю.С.* Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана // Вопр. ихтиологии. – 1991. – Т. 31, Вып. 4. – С. 565–575.

45. Шаронов И.В. Расширение ареала некоторых видов рыб в связи с зарегулированием Волги // Волга-1. Тез. докл. – Куйбышев: Куйбыш. книж. изд-во, 1971. – С. 226–233.
46. Никольский Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М.: Пищевая промышленность, 1980. – 182 с.
47. Лукин А.В. Основные закономерности формирования рыбных запасов Куйбышевского водохранилища и пути их рационального использования // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. – 1964. – Вып. 10. – С. 3–26.
48. Кузнецов В.А. Лещ Свияжского залива // Рыбы Свияжского залива Куйбышевского водохранилища и их кормовые ресурсы. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1969. – Вып. 2. – С. 24–36.
49. Цыплаков Э.П. Лещ // Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ. – 1972. – Вып. 12. – С. 68–113.

Поступила в редакцию  
27.01.06

---

**Терещенко Владимир Григорьевич** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник группы фауногенеза Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок.

E-mail: [tervlad@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:tervlad@ibiw.yaroslavl.ru)

**Кузнецов Вячеслав Алексеевич** – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии позвоночных Казанского государственного университета, заслуженный деятель науки РТ.

E-mail: [Vjatscheslav.Kuznetsov@ksu.ru](mailto:Vjatscheslav.Kuznetsov@ksu.ru)

**Шакирова Фирдауз Мубараковна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Татарского отделения ФГНУ «ГосНИОРХ».

E-mail: [tatniorx@kzn.ru](mailto:tatniorx@kzn.ru)