

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ И ПАЗИТОФАУНЫ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Представлены результаты изменения ихтиоценоза р. Енисей при его зарегулировании. Показано, что в изменившихся условиях произошла структурная перестройка ихтиоценоза и паразитоценоза, сопровождающаяся изменением их видового состава, формированием и трансформацией фаунистических комплексов и экологических ниш. Выявлена тенденция развития ихтиофауны по пути увеличения численности мелких, короткоцикловых рыб. В составе паразитофауны обнаружен 31 вид паразитов, по величине зараженности рыб доминируют паразиты, промежуточными хозяевами которых являются организмы зоопланктона.

Ключевые слова: ихтиоценоз; фаунистический комплекс; паразитофауна.

В большинстве работ, посвященных формированию ихтиофауны водохранилищ, рассматривается становление структуры рыбного населения равнинных водоемов [1–4]. Определенный интерес представляет процесс формирования рыбного сообщества в водохранилищах, созданных на реках горного и полугорного типов, которые отличаются характером и рельефом дна и глубин, скоростью течения и температурным режимом, объемом стока и величиной аккумуляции взвешенных частиц. Таким водохранилищем является Красноярское, созданное путем сооружения плотины в среднем течении р. Енисей в феврале 1967 г., расположенное на территории Красноярского края и Республики Хакасия. Рыбохозяйственное использование водоема является лишь дополнительной формой его эксплуатации.

Водохранилище предгорное, долинного типа, площадь его водосбора в створе гидроузла составляет 289 тыс. км², из которых акватория водохранилища занимает 2 тыс. км². Длина водохранилища, вытянутого в меридиональном направлении, составляет 350–470 км, средняя ширина – 5,8 км, максимальная – 15 км, средняя глубина – 36,7 м, максимальная (у плотины) – 105 м. На водоеме происходит значительная сработка уровня (до 19 м).

Предгорный характер рельефа окружающей территории обуславливает морфометрические особенности ложа водохранилища. Мелководья и заливы водохранилища при НПУ составляют 15% площади его акватории. Глубоководная зона (от 10 м) занимает более 83% поверхности водохранилища. Площадь мелководий (до глубины 3 м) небольшая и не превышает 5–6% [5, 6]. Недостаток мелководий, являющихся местом воспроизводства и кормовыми угодьями молоди рыб, определяет невысокую рыбопродуктивность водохранилища (8–11 кг/га).

Процесс формирования ихтиоценоза Красноярского водохранилища ранее рассматривался только в ограниченный период – от заполнения до середины 1970-х гг. [7, 8]. Со времени этих исследований прошло более трех с половиной десятилетий, в течение которых продолжалось формирование водохранилища, изменение многих его первоначальных параметров в условиях антропогенного воздействия.

Образование водохранилищ сопровождается изменениями во всех звеньях экосистемы, включая и паразитоценоз. Паразиты рыб верхнего Енисея до зарегулирования и после него не изучались. Отдельные исследования, проводимые в 1970-х гг., касались в основном вопроса зараженности гельминтами (лентецом широ-

ким) населения близлежащих к водохранилищу районов, и лишь частично обследовались наиболее массовые в то время щука и окунь. Поэтому представляется необходимым определить видовой состав паразитов и уровень зараженности рыб в условиях комплексного использования водоема.

Цель данной работы – оценить современное состояние рыбного и паразитарного сообществ Красноярского водохранилища.

Авторы использовали результаты собственных исследований и фондовые материалы федерального государственного бюджетного научного института «Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов». Таксономический статус рыб приведен в соответствии с классификацией, предложенной Н.Г. Богущкой и А.М. Насека [9].

Результаты исследования и обсуждение

Формирование ихтиофауны Красноярского водохранилища шло естественным путем. Исходным материалом являлось рыбное население Енисея, а также водоемов и водотоков придаточной системы, попавших в зону затопления. При таком стихийном формировании ихтиофауны в преимущественном положении оказались малоценные виды, обладающие высокой экологической валентностью (окунь, ерш, плотва). Этому способствовал рыбный промысел, снижающий численность ценных видов, а также незначительный объем акклиматизационных работ.

До зарегулирования Енисея на участке затопления обитали 30 видов рыб и рыбообразных, относящихся к 11 семействам [7, 10]. Основу туводной ихтиофауны составляли представители семейства карповых (11 видов – 37%), затем лососевые (6 видов – 20%), подкаменщиковые (3 вида – 10%), осетровые, окуневые и вьюновые (по 2–7%). Остальные семейства – многовые, хариусовые, налимовые, щуковые – представлены по одному виду каждое (по 3%). Аборигенная фауна в своем составе эндемиков не имела. Состав рыбного населения на 57,5% состоял из реофильных форм. Все рыбы принадлежали к жилым формам. Наиболее многочисленными видами являлись елец, плотва, окунь, стерлядь, таймень. Осетр и нельма встречались редко и единичными экземплярами, тугун, валец и сиг были малочисленными.

В ходе своего становления ихтиофауна прошла ряд последовательных этапов, сопровождающихся сменой комплексов экологических факторов, важнейшими из которых

являются уровенный режим, загрязнение водоема и акклиматизация, целенаправленная или случайная [1–4, 11, 12]. Каждый этап характеризовался существенными изменениями в экосистеме и структуре рыбного населения.

В период заполнения водохранилища полностью выбыли из состава ихтиофауны нельма, валец, голянь озерный, голянь Чекановского, линь, подкаменщик пестроногий, каменная широколобка, песчаная широколобка. Редкая встречаемость осетра в водохранилище с большей вероятностью связана с его искусственным воспроизводством. Значительно снизилась численность таких видов, как таймень, ленок, сиг, тугун. Они сохранили свое присутствие в зонах выклинивания подпора в притоках водохранилища и непосредственно в самих притоках и продолжают существовать до сих пор в виде малочисленных локальных популяций. Некогда многочисленная популяция промысловых размеров стерляди в водохранилище сократилась и представлена немногочисленной самоподдерживаю-

щейся популяцией. Господствующее положение заняли виды лимнофильного комплекса. Благоприятные условия воспроизводства для фитофагов – щуки, плотвы, окуня, а также обильный корм для их молоди обеспечили резкое увеличение их численности.

Сегодня в Красноярском водохранилище обитает 25 видов рыб и 1 вид бесчелостных, относящиеся к 10 семействам, 6 отрядам и 2 классам. Наибольшее число таксонов приходится на долю карпообразных (10 видов, 2 семейства).

В сопоставлении с речным участком таксономическое разнообразие водохранилища уменьшилось за счет исчезновения реофильных видов (8 видов), а также рыб, не подтвердивших свой статус (голец томский, голянь алтайский) [13]. В то же время в водохранилище зарегистрировано 6 новых видов, три из которых появились в результате целенаправленной акклиматизации, другие три – в результате самопроизвольного заселения (таблица).

Вид и его таксономическое положение	р. Енисей	Водохранилище
1	2	3
Класс 1. Cephalaspidomorpha – Миноги		
Отряд 1. Petromyzontiformes – Миногообразные		
Сем. 1. Petromyzontidae Bonaparte, 1832 – Миноговые		
Род 1. <i>Lethenteron</i> Creaser et Hubbs, 1922 – тихоокеанские миноги		
1. <i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin, 1905) – сибирская минога	+	+ P
Класс II. Osteichthyes – Костные рыбы		
Отряд II. Acipenseriformes – Осетрообразные		
Сем. 2. Acipenseridae Bonaparte, 1832 – Осетровые		
2. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр	+ P	+ E
4. <i>Acipenser ruthenus marsiglii</i> Brandt, 1833 – сибирская стерлядь	++	+ P
Отряд III. Salmoniformes – Лососеобразные		
Сем. 3. Salmonidae Cuvier, 1816 – Лососевые		
5. <i>Brachymystax lenok</i> (Pallas, 1773) – ленок	+	+ P
6. <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773) – таймень	++	+ P
7. <i>Salmo iridea</i> Gibbons, 1855 – радужная форель	–	+ E
Сем. 4. Coregonidae Cope, 1872 – Сиговые		
8. <i>Coregonus migratorius</i> (Georgi, 1775) – байкальский омуль	–	+
9. <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	–	+
10. <i>Coregonus pidschian</i> (Gmelin, 1789) – сиг-пыжьян	+	+ P
11. <i>Coregonus tugun</i> (Pallas, 1814) – тугун	+	+ P
12. <i>Prosopium cylindraceum</i> (Pallas et Pennant, 1784) – обыкновенный валец	+	–
13. <i>Stenodus leucichthys</i> (Gueldenstedt, 1772) – белорыбца (нельма)	+ E	–
Сем. 5. Thymallidae Gill, 1884 – Хариусовые		
14. <i>Thymallus arcticus</i> (Pallas, 1776) – сибирский хариус	++	+
Сем. 6. Esocidae Cuvier, 1817 – Щуковые		
15. <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758 – обыкновенная щука	++	+ P
Отряд IV. Cypriniformes – Карпообразные		
Сем. 7. Cyprinidae Fleming, 1822 – Карповые		
16. <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	–	+++
17. <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный карась	+	+
18. <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) – серебряный карась	+	++
19. <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874) – сибирский елец	+++	+
20. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – сазан	–	++
21. <i>Gobio gobio cynocephalus</i> Dybowski, 1869 – сибирский пескарь	+	+
22. <i>Rutilus rutilus lacustris</i> (Pallas, 1814) – сибирская плотва	+++	+++
22. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	++	+
23. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas, 1814) – озерный голянь	+	–
24. <i>Phoxinus czekanowskii</i> Dybowski, 1869 – голянь Чекановского	+	–
25. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – речной голянь	+	+
26. <i>Phoxinus laevis uymonensis</i> Kaschtschenko, 1899 – алтайский голянь	+	–
27. <i>Leucaspis deliniatus</i> (Heckel, 1843) – обыкновенная верховка	–	+
28. <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758) – линь	+P	–
Сем. 8. Cobitidae Swainson, 1839 – Вьюновые		
29. <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925 – сибирская щиповка	+	+ P
Сем. 9. Balitoridae Swainson, 1839 – Балиторовые		
30. <i>Nemacheilus barbatus tomanus</i> Рузский, 1920 – голец томский	+	–
Отряд V. Gadiformes – Трескообразные		

1	2	3
Сем. 10. Lotidae Jordan et Evermann, 1898 – Налимовые		
31. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	+	+ P
Отряд VI. Perciformes – Окунеобразные		
Сем. 11. Percidae Cuvier, 1816 – Окуневые		
32. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	+++	+++
33. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный ерш	+	+
Отряд VII Scorpaeniformes – Скорпенообразные		
Сем. 12. Cottidae Bonaparte, 1831 – Рогатковые		
34. <i>Cottus altaicus</i> Kaschenko, 1899 – сибирский пестроногий подкаменщик	+	–
35. <i>Paracottus knerii</i> (Dybowski, 1874) – каменная широколобка	+	–
36. <i>Leocottus kesslerii</i> (Dybowski, 1874) – песчаная широколобка	+	–
Всего:		
отрядов	7	6
семейств	12	10
видов	30	26

Примечание. + E – вид с единичной встречаемостью; + P – вид с редкой встречаемостью; «+» – вид малочисленный; «++» – вид среднечисленный; «+++» – вид многочисленный; «–» – вид отсутствует.

В генезисо-географическом отношении ихтиофауна Енисея представляли рыбы четырех фаунистических комплексов: арктический пресноводный (сиг, нельма, обыкновенный валец, тугун, налим), бореальный пресноводный равнинный (щука, плотва, окунь, елец, линь, язь, караси золотой и серебряный, пескарь, ерш, щиповка, голян озерный, голян Чекановского, голян алтайский), бореальный пресноводный предгорный (хариус, пестроногий подкаменщик, каменная широколобка, песчаная широколобка, таймень, ленок, голян, голец томский), третичный равнинный пресноводный (осетр, стерлядь, сазан (каarp), минога). В водохранилище число фаунистических комплексов увеличилось. Впервые появился новый фаунистический комплекс – понто-каспийский, что явилось результатом вселения (лещ) и саморасселения (верховка). Структурные преобразования в разной степени произошли во всех фаунистических комплексах. Наибольшие изменения затронули в основном бореальный пресноводный предгорный комплекс. Из 8 видов, его слагающих, выпали 4 (пестроногий подкаменщик, каменная широколобка, песчаная широколобка, голец томский). В арктическом пресноводном произошла замена одних видов другими. На смену исчезнувшим (нельма, обыкновенный валец) пришли акклиматизанты (байкальский омуль, пелядь).

Исключительно благоприятные условия сложились для лимнофильных рыб. Огромные площади, залитые водой и заросшие растительностью, были использованы этими рыбами для размножения. Благоприятный газовый и температурный режим, обилие корма обусловили появление высокоурожайных поколений щуки, плотвы, окуня, ерша и других рыб.

В последующем положение изменилось. Уменьшение выноса биогенов из затопленных почв и разлагающейся растительности, затухание биохимического процесса распада органики определили низкий уровень развития фитопланктона, который и обусловил невысокую биомассу и численность планктонных организмов [8]. Значительные колебания уровня воды обусловливали интенсивное разрушение берегов. Постоянная эрозия прибрежной зоны привела к существенной перестройке грунтов дна. Происходит замещение продуктивных грунтов наносами с малым содержанием органических веществ, наступает период формирования вторичных грунтов [14]. Многочисленные положе-

ния лимнофильных рыб оказались в условиях низкой обеспеченности пищей, что привело к снижению темпов роста, позднему половому созреванию, снижению индивидуальной плодовитости, сокращению продолжительности жизни [8, 15].

Отсутствие водной растительности на большей части побережья, обширная прибойная зона, недостаток мелководных участков, используемых рыбами в качестве нерестовых площадей, значительные колебания уровня (до 21 м) создавали неблагоприятные условия для естественного размножения рыб. Особенно сильно необеспеченность нерестилищами отразилась на популяции хищных рыб (щуки, налима). Доля щуки в уловах снизилась с 57,5% в 1970 г. до 0,25% в 1974 г. [8]. Снижение численности хищников привело к нарушению естественного равновесия соотношения хищника и его жертвы. Ослабление пресса хищников обеспечило повышенную выживаемость молоди малоценных видов и способствовало увеличению их численности. Это, в свою очередь, привело к подрыву кормовой базы.

Ухудшение пищевой обеспеченности обусловило дифференциацию рыб, смену пищевой специализации, изменение биологических показателей. Так, ранее однородная популяция окуня в водохранилище образовала две экологические формы – крупную и мелкую, которые освоили разные места обитания и разные объекты питания. Мелкая форма окуня эврифаг встречается в литоральной зоне на глубине 3–8 м, крупная – хищничает на глубине до 15–20 м.

Типичный бентофаг – лещ – в условиях слабого развития бентоса в литоральной зоне (0,8 г/м²) перешел на потребление зоопланктона, доля которого в пищевом рационе составляет свыше 90%. Значительную роль зоопланктон играет в питании окуня (90%) и плотвы (40%).

Питание зоопланктоном привело к снижению размеров рыб и плодовитости: в уловах 2007 г. средняя длина окуня составляла 14,7 см, плотвы – 15 см, леща – 21,7 см, масса – 70, 95 и 227 г соответственно.

В условиях недостаточности обеспечения нерестовыми площадями и слабого развития кормовой базы преимущественное развитие получили рыбы с ускоренным воспроизводительным потенциалом, отсутствием пищевой специализации, индифферентностью к нерестовому субстрату и растянутым либо летним

нерестом. Этими качествами в полной мере обладают окунь, плотва, лещ, карась.

В формировании рыбного населения значительную роль сыграли акклиматизационные работы, проводимые в конце 60-х – начале 70-х гг. прошлого столетия с целью обогащения фауны водохранилища кормовыми организмами (байкальские гаммариды) и рыбами (пелядь, байкальский омуль, озерная ряпушка, лещ). Не меньшую роль сыграли виды, самостоятельно проникшие в водоем с юга по рр. Енисей, Абакан, – сазан (каarp), радужная форель, верховка.

Наиболее результативной оказалась акклиматизация леща. Вид занимает доминирующее положение по величине промыслового запаса и прочно удерживает второе место (после окуня) в объеме общего вылова рыбы в водохранилище.

По байкальскому омулю и пеляди получен биологический эффект. Естественное размножение их неэффективно. Численность этих рыб остается невысокой и определяется скорее величиной объема искусственного зарыбления, чем естественным размножением. Единственная попытка акклиматизации озерной ряпушки (1967 г.) оказалась безрезультатной.

Из случайных акклиматизантов полностью натурализовались сазан (каarp) и верховка. Сазан проник в водохранилище в начале 1980-х гг., верховка впервые была зарегистрирована в 2000 г. В настоящее время они освоили всю акваторию водоема и постепенно наращивают свою численность. Сдерживающим фактором для сазана является скорее недостаточность нерестовых участков и значительные колебания уровня воды, в результате которых отложенная икра на нерестилищах обсыхает. Оба вида сформировали самовоспроизводящиеся популяции. Радужная форель относится к категории редких видов, ее появление в водоеме объясняется случайным уходом из рыбоводных садков.

Многоразовое вселение подращенной молоди осетра и стерляди (6,8 млн экз. осетра и 77 тыс. экз. стерляди) с целью увеличения их численности не привело к ожидаемым результатам. В акватории водохранилища эти рыбы встречаются единично.

Развитие ихтиофауны в водохранилище идет по пути увеличения численности мелких, короткоцикловых рыб. Доминирующими рыбами стали плотва, окунь и мелкий лещ. Удельный вес этих рыб в общем вылове в водоеме составляет 95–97%. С середины 90-х гг. XX в. стала резко возрастать численность еще одного короткоциклового представителя – серебряного карася, интенсивно осваивающего всю прибрежную акваторию водохранилища.

Возрастание числа короткоцикловых рыб является приспособительной реакцией экосистемы на антропогенное воздействие [12, 16, 17]. Короткий жизненный цикл вызывает увеличение скорости рециркуляции популяции, повышает ее устойчивость. Общая ихтиопродукция водоема возрастает, но при этом доля длиннопериодических промысловых видов рыб в ней значительно снижается.

Параллельно с формированием ихтиоценоза идет становление фауны паразитов. Зная особенности гидрологического и гидрохимического режимов, состава и

численности организмов водной биоты, а также принимая во внимание имеющиеся литературные данные по паразитофауне водохранилищ [18, 19], можно с высокой долей уверенности говорить о возможных путях формирования фауны паразитов рыб Красноярского водохранилища.

Так, изначально паразитофауна складывалась за счет паразитов реофильных рыб, обитающих в Енисее и его притоках, попадающих в зону затопления. Сразу после заполнения ложа водохранилища из состава паразитофауны выпал ряд специфических видов, хозяевами которых являлись реофилы (таймень, ленок, хариус, сиг). Многие паразиты, развивающиеся без смены хозяев (простейшие, моногенеи, ракообразные), оказались в условиях разреженной плотности своих хозяев, и, соответственно, связи между ними были нарушены, что привело к сокращению видового состава и численности.

В последующем связи паразит – хозяин постепенно восстанавливались, некоторые паразиты из этих групп получили наибольшее развитие, в частности лимнофильные ракообразные *Ergasilus sieboldi* Nordman, 1832, которые в настоящее время занимают доминирующее положение среди обнаруженных раков, поражая популяцию щуки на 50%, ерша – на 42,8%, леща – на 20%. Однако другие виды ракообразных, простейшие, моногенеи в Красноярском водохранилище не получили массового развития, как в ряде европейских водохранилищ [18], что объясняется гидрологическими особенностями Красноярского водохранилища.

В настоящее время у рыб Красноярского водохранилища обнаружен 31 вид паразитов, из них наибольшее видовое разнообразие отмечено среди цестод (8 видов); далее по мере снижения: микроспоридии – 6; моногенеи – 6; перитрихи – 5; ракообразные – 3; нематоды – 2; трематоды – 1 вид. Считаем, что это далеко не полный список систематических групп и числа видов паразитов. Видовой состав паразитофауны возрастает за счет паразитов реофильных рыб, обитающих в устьях и зонах выклинивания подпора притоков, а также при увеличении числа вскрытий рыб (промысловых и малоценных) в разные сезоны года.

По видам хозяев наблюдается следующее распределение числа видов паразитов: окунь – 10, ерш – 9, плотва сибирская – 7, лещ – 7, щука – 6, елец и карась – по 4 вида. У пеляди паразиты не обнаружены. В целом все исследуемые виды рыб имеют бедный качественный состав паразитофауны.

По величине зараженности доминируют паразиты, связанные в своем развитии с зоопланктоном: *Diphilobothrium latum* (Linnaeus, 1758) (щука – 100,0%, окунь – 37,1%, ерш – 19,04%); *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (ерш – 80,0%, щука – 60,0%, окунь – 3,6%); *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (елец – 21,4%, плотва – 16,6%, лещ – 4,5%); *Digramma interrupta* (Rudolphi, 1810) (лещ – 36,0%, плотва – 1,5%); *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) (щука – 40,0%, ерш – 19,0%, окунь – 17,3%), которые и определяют эпизоотическую ситуацию на водоеме в настоящее время.

Заражение окуня и ерша трематодой *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825), промежуточным хозяином которой является брюхоногий моллюск валь-

вата, составляет 32,1 и 42,8% соответственно. Среди паразитов с прямым циклом развития наиболее широкое распространение имеют микроспоридии *Henneguya creplini* (Gurley, 1894) (ерш – 42,8%), инфузории *Trichodinella sp.1* (лещ – 30,0%), *Trichodina urinaria* (Dogiel, 1940) (окунь – 28,5%).

Выводы:

За время существования водохранилища в составе ихтиофауны и паразитофауны произошли существенные изменения. Лимитирующими факторами, которые определяли ход и направленность формирования ихтиофауны, являлись геоморфологические особенности водоема и уровенный режим, интенсивные колебания которого влияли на степень разрушения берегов, активизацию карстовых явлений и обеспеченность рыб пригодными для нереста и нагула молодью участками. Изменение условий обитания привело к структурным изменениям ихтиоценоза в сторону преобладания рыб с широкой экологической валентностью.

В составе ихтиофауны зарегистрировано 6 новых видов рыб. Байкальский омуль, пелядь, лещ в водоеме появились в результате акклиматизационных мероприятий в качестве объектов пастбищного рыбоводства. Сазан, обыкновенная верховка и радужная форель –

стихийные акклиматизанты. Самовоспроизводящиеся устойчивые популяции сформированы только у сазана, леща и верховки.

За двадцать последних лет, в условиях недостаточного обеспечения нерестовыми площадями и слабого развития кормовой базы, преимущественное развитие получили рыбы с ускоренным воспроизводительным потенциалом, отсутствием пищевой специализации, индифферентностью к нерестовому субстрату и растянутым либо летним нерестом.

Полученные данные свидетельствуют: в водохранилище сформировался лимнофильный комплекс паразитофауны с характерными для данного типа водоема заболеваниями: лигулез, диграмоз, дифиллоботриоз, триенофороз и эргазилез.

Процесс формирования паразитофауны Красноярского водохранилища в целом можно считать завершенным, свойственным для данного типа водоема. Дальнейшие изменения фауны паразитов будут носить характер лишь сезонных колебаний численности паразитов в зависимости от воздействия различных факторов, в том числе антропогенного. Тем не менее состав паразитофауны Красноярского водохранилища не изучен в полной мере, необходимы дополнительные исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гордеев Н.А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги: «Волга-2». Борок, 1974. С. 8–21.
2. Сальников В.Б., Решетников Ю.С. Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 4. С. 565–575.
3. Кудерский Л.А. Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 85 с.
4. Кузнецов В.А. Изменение экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе ее формирования // Водные ресурсы. 1997. Т. 24, № 2. С. 228–233.
5. Савкин В.М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 109–121.
6. Космаков И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Кларетрианум, 2001. 144 с.
7. Ольшанская О.Л. Основные черты формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища в период его наполнения // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 147–155.
8. Ольшанская О.Л., Вершинин Н.В., Толмачев В.А. и др. Рыбохозяйственное использование Красноярского водохранилища // Известия ГосНИОРХ. Л., 1977. Т. 115. С. 97–138.
9. Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.
10. Подлесный А.В. Рыбы Енисея, условия их обитания и использования // Известия ВНИОРХ. М., 1958. Т. 44. С. 97–179.
11. Шаронов И.В. Формирование ихтиофауны водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 103–110.
12. Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 250 с.
13. Вышегородцев А.А. и др. Красноярское водохранилище. Новосибирск: Наука, 2005. 212 с.
14. Кузнецова О.А. Структурно-функциональная организация зообентоса Красноярского водохранилища (1978–1997 гг.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2000. 24 с.
15. Чупров С.М., Котельникова А.В., Герман Ю.К., Задорин А.А. Оценка состояния ихтиофауны Красноярского водохранилища // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. Красноярск, 2001. С. 144–152.
16. Козловский С.В. О современных структурных пререстройках в рыбной части сообщества Средней Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек 2: тез. докл. Междунар. конф. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1998. С. 206–207.
17. Заделенов В.А., Шадрин Е.Н., Долгих П.М. Состояние рыбного хозяйства в водохранилищах Ангаро-Енисейского каскада // Рыбное хозяйство. 2008. № 6. С. 66–69.
18. Изюмова Н.А. Паразитофауна водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.
19. Столяров В.М. Закономерности и особенности формирования фауны паразитов рыб в водохранилищах равнинных рек Европейской части СССР // Зоологический журнал. 1961. Т. 40, вып. 6. С. 1125–1137.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 16 октября 2012 г.