

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РАН

УДК 597.4/.5:574.32:627.8(470.13).

На правах рукописи

Рафиков Руслан Раисович
ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ
НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

Специальность: 03.02.08 - экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
А. П. Новоселов

Сыктывкар, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ИСКУССТВЕННЫЕ ВОДОЕМЫ И ИХ ГЕНЕЗИС.....	7
1.1. Водохранилища.....	7
1.1.1. Формирование ложа и берегов водохранилищ.....	8
1.1.2. Гидрологический режим и кормовая база.....	10
1.1.3. Общие закономерности формирования рыбного населения водохранилищ.....	11
1.2. Пруды, карьеры и каналы.....	15
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	20
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧАЕМЫХ ВОДОЕМОВ.....	27
3.1. Физико-географические условия районов исследования.....	27
3.2. Исследуемые водоемы.....	32
3.2.1. Общее описание и гидрология.....	32
3.2.2. Гидрохимическая характеристика и трофический статус исследованных водных объектов.....	35
3.2.3. Факторы антропогенного воздействия.....	45
ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ.....	47
4.1. Структура рыбной части сообщества исследованных водоемов.....	47
4.2. Динамика структуры рыбной части сообщества исследованных водоемов.....	53
4.3. Искусственные водоемы как источники биологических инвазий.....	61
ГЛАВА 5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ.....	69
5.1. Биология наиболее распространенных видов рыб исследованных искусственных водоемов.....	69
5.2. Морфологическая характеристика популяций массовых видов рыб.....	97
5.3. Питание и пищевые взаимоотношения рыб.....	110
ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ.....	122
ВЫВОДЫ.....	128
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	130

ВВЕДЕНИЕ

Постановка проблемы и ее актуальность. С середины прошлого столетия сукцессионные изменения в водных экосистемах европейского Северо-Востока России стали определяться не столько природными условиями, сколько прямым или косвенным влиянием антропогенных факторов, что подтверждается падением промысловых уловов в бассейнах всех крупных рек региона (Новоселов, Студенов, 2014). Численность ценных промысловых рыб, прежде всего, снизилась в водотоках, расположенных в районах добычи и транспортировки углеводородов (Захаров и др., 2011). Основными причинами этого явились локальные техногенные загрязнения водосборов (Стенина и др., 2010) и возросшая доступность водоемов в виду строительства транспортных путей. При этом эксплуатация рыбных ресурсов в основном носит несанкционированный и нерациональный характер, что быстро приводит к их истощению (Новоселов, Захаров, 2011). В результате к началу текущего столетия рыбное хозяйство Республики Коми (РК) характеризовалось высокой степенью деградации запасов ценных видов рыб, неэффективным использованием промыслового потенциала естественных водоемов, крайне низкими объемами выращиваемой рыбы, а также отсутствием регулируемого спортивного и любительского рыболовства (Госдоклад о состоянии..., 2013). В связи с этим стало актуальным развитие отрасли по искусственному воспроизводству рыбных ресурсов и выращиванию товарной рыбы.

Республика Коми характеризуется хорошо развитой гидрографической сетью. Всего на ее территории зарегистрировано около 54,5 тыс. рек общей протяженностью порядка 400 тыс. км, а также 46 тыс. га озерных систем (Зверева и др., 1955, Хохлова, 1979). Несмотря на значительное количество водоемов, имеющих рыбохозяйственное и рыбопромысловое значение, многие из них не удовлетворяют требованиям, предъявляемым к водным объектам для товарного выращивания рыбы. Решением проблемы явилось вовлечение различных по генезису и функциональному использованию искусственных водоемов в сферу рыбохозяйственной деятельности. При этом в ранее существовавших или вновь создаваемых искусственных водоемах (малые водохранилища или технологические пруды) формирование рыбного населения во многом определяется складывающимися экологическими условиями (Гордеев, 1974; Кузнецов, 1997). К сожалению, особенности этого процесса в условиях Севера практически не изучены.

В то же время как пастбищное, так и садковое товарное рыбоводство, использующие техногенные водоемы, основываются на биотехнике выращивания domesticiрованных видов рыб, большинство из которых являются чужеродными по отношению к аборигенной ихтиофауне. При этом в практике интенсивного рыбоводства случаи несанкционированной

интродукции являются обычным явлением (Алимов и др., 2004; Слышко и др., 2010; Zieba et al., 2010). В этой связи исследование, одной из задач которого является оценка возможности натурализации инвазийных видов в водоемах приобретенного ареала (как естественных, так и искусственного происхождения), а также их взаимоотношения с представителями местной ихтиофауны, являются актуальными. Учитывая жесткие рыбохозяйственные нормативы, принятые в Российской Федерации, проблема потенциальной угрозы используемых в аквакультуре видов рыб, в частности, форель и карп для местного рыбного населения, представляется чрезвычайно важной.

Целью нашей работы явилось выявление закономерностей формирования рыбного населения в искусственных водоемах Республики Коми, отличающихся по функциональному назначению, генезису, географическому расположению и экологическим параметрам.

Для достижения цели были поставлены и решены следующие задачи:

1. Рассмотреть генезис, экологические условия и хозяйственное назначение искусственных водоемов на территории Республики Коми, расположенных в разных географических зонах.
2. Дать экологическую характеристику рыбного населения исследованных водных объектов.
3. Выявить динамику структуры и показать направленность формирования рыбной части сообщества в искусственных водоемах разного типа.
4. На основе молекулярно-генетического исследования популяции верховки обыкновенной *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843) определить ее происхождение в бассейне р. Печора. Оценить исследованные водоемы как возможные источники биологических инвазий.
5. Показать морфо-биологические особенности популяций рыб из водоемов, отличающихся по степени географической изоляции и экологическим условиям.
6. Определить рыбохозяйственное значение искусственных водоемов разного типа. Предложить способы реконструкции сложившегося рыбного населения с целью повышения продуктивности и реализации их ресурсного потенциала.

Научная новизна и теоретическое значение. Впервые рассмотрены особенности ихтиофауны искусственных водоемов на территории Республики Коми. Показано, что в водохранилищах, образованных на малых реках, формируются близкие по составу локальные ихтиофауны, с низким видовым разнообразием (до 10 видов). Выявлено, что для структуры их рыбного населения характерно доминирование (до 96 % уловов) представителей семейств карповых и окуневых, и отсутствие промыслово-ценных рыб лососево-сигового комплекса. Установлено, что интенсификация антропогенного воздействия на изолированные водоемы приводит к перестройке видовой структуры рыбной части сообщества, где доминируют

самовоспроизводящиеся популяции интродуцентов (уклейка, карп и ротан-головешка). В то же время, культивируемые в товарном рыбоводстве форель и карп в естественных условиях, не образуют самовоспроизводящихся популяций. В водоемах бассейна р. Печора доказано длительное обитание недавно обнаруженной верховки обыкновенной.

Практическая значимость. Уточненные данные по составу ихтиофауны естественных водоемов и водных объектов искусственного происхождения в Республике Коми будут востребованными при составлении полного списка рыб в континентальных водоемах России. Результаты исследований важны для оценки экологического состояния рассматриваемых типов водных объектов, разработки соответствующих рыбохозяйственных обоснований их использования, а также рекомендаций для уже существующих рыбоводных хозяйств. Предложенные рекомендации по реконструкции рыбного населения исследованных водохранилищ повысят их рыбопродуктивность и будут способствовать развитию спортивного и любительского рыболовства. Часть полученных нами данных использованы для подготовки отчета по госконтракту с министерством сельского хозяйства и продовольствия Республики Коми от 2014 г. № 4 «Биологическое обоснование использования водных объектов Республики Коми для организации аквакультуры (рыбоводства)».

Положения, выносимые на защиту:

1) Рыбное население искусственных водоемов Республики Коми определяется их физико-географическими особенностями, генезисом, хозяйственным назначением и складывается как из нативной лимнофильной ихтиофауны, так и интродуцированных видов, являющихся объектами рыборазведения.

2) Верховка обыкновенная, популяции которой в бассейне р. Печора имеют нативное происхождение, а также объекты рыбоводства (форель и карп, не образующие самовоспроизводящихся популяций в естественных условиях), не являются источниками биологических инвазий и не представляют угрозы для естественной ихтиофауны.

3) Морфо-биологические особенности исследованных популяций рыб подвержены изменчивости, связанной с географическим расстоянием между исследуемыми водными объектами и их экологическими условиями.

Личный вклад автора. Автор принимал активное участие на всех этапах подготовки диссертационной работы. Лично проводил анализ литературы, планировал исследования, выполнял сбор и камеральную обработку всех полученных ихтиологических материалов. Совместно с сотрудниками лаборатории ихтиологии и гидробиологии осуществлял отбор проб зоопланктона, зообентоса, воды и грунта. Участвовал в процессе выделения ДНК из образцов верховки обыкновенной и ее последующей подготовки для секвенирования и фрагментного

анализа. Лично автором или при его участии проведена статистическая обработка данных и интерпретация полученных результатов.

Апробация. Материалы диссертации были представлены на Коми республиканских научных конференциях студентов и аспирантов «Человек и окружающая среда» (Сыктывкар, 2010, 2011), всероссийских молодежных научных конференциях «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2011, 2012, 2014, 2015), всероссийских научных конференциях с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2009, 2013), международном симпозиуме «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок-4) (Борок, 2013), всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2014), международной научной конференции, посвященной 100-летию ГосНИОРХа «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2014).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 работ, три из которых в рецензируемых журналах из списка изданий, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, пяти глав, выводов, практических рекомендаций и списка цитируемой литературы, включающего 202 работы, в том числе 24 иностранных. Содержание диссертации изложено на 144 страницах, включая 46 таблиц и 53 рисунка.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность руководителю диссертации Новоселову А. П. за терпение, помощь и надежное руководство в процессе подготовки данной работы. Особую благодарность автор выражает сотрудникам лаборатории ихтиологии и гидробиологии отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН: А. Б. Захарову за предоставленные возможности для выполнения данной работы, Батуриной М. А. и Кононовой О. Н. за обработку части гидробиологического материала, всестороннюю помощь при его сборе и участии обсуждении полученных результатов, Ю. С. Рафиковой за обработку части гидробиологического материала, Л. Г. Хохловой за участие в обсуждении результатов гидрохимического анализа, Е. С. Кочановой и сотрудникам ЦКП «Молекулярная биология» (И. Ф. Чадин, Д. М. Шадрин, Я. И. Пылина) за помощь в подготовке проб, проведение секвенирования и рестрикционного анализа и обсуждении полученных результатов. Также за обучение методам сбора, камеральной и статистической обработки ихтиологического материала автор благодарит своего первого наставника Э. И. Бознака (СыктГУ им. Питирима Сорокина).

ГЛАВА 1. ИСКУССТВЕННЫЕ ВОДОЕМЫ И ИХ ГЕНЕЗИС

(обзор литературы)

История создания искусственных водоемов насчитывает около 4000 лет, однако систематическое изучение проблемы их создания и использования начинается только в 19 веке. В целом, искусственные водоемы представляют собой довольно сложные элементы водных экосистем, что затрудняет их классификацию (Авакян и др., 1987). Тем не менее, среди них можно выделить следующие: разнотипные водохранилища, пруды, карьеры и каналы. По сравнению с естественными водоемами они характеризуются качественно другими особенностями, среди которых основными являются иной генезис гидрологических явлений, их сложная взаимосвязь и специфика проявления, а также особенности формирования водных масс. Ввиду перспектив комплексного использования для решения энергетических, продовольственных, экологических и прочих проблем именно водохранилищам уделяется наиболее пристальное внимание исследователей (Матарзин и др., 1977; Водохранилища..., 1986; Авакян и др., 1987; Кузнецов, 1997; Двинских, Китаев, 2008).

1.1. Водохранилища

В 50-х годах прошлого столетия для обеспечения роста экономики и производства возрождающейся после войны страны началось массовое и повсеместное создание водохранилищ. Наиболее полное определение, учитывающее специфику данного типа водных объектов, выглядит следующим образом. Водохранилище – это антропогенное звено общего процесса стока, искусственный водоем, созданный на базе естественных (река, озеро и др.) водоемов или в специально созданных чашах (копани). Это новый водный объект с искусственно регулируемой по определенному плану емкостью и площадью зеркала, обладающий специфическими условиями формирования и гидрологического режима (Матарзин и др., 1977). Основной ролью водных объектов данного типа является регулирование стока (суточного, сезонного и т.д.) для различных отраслей хозяйства (гидроэнергетика, ирригация, промышленность), а также борьба с наводнениями и организация зон отдыха (рекреационный аспект). В литературе довольно часто водохранилищем считается любой искусственный водоем, наполненный водой (Чеботарев, 1975), то есть при идентификации водоема, как правило, учитывается только тип его происхождения.

Существующее сегодня разнообразие водохранилищ можно классифицировать (см. табл. 1) по основным признакам – их назначение, морфометрия и гидрология, характер регулирования стока, глубина сработки уровня, величина водообмена (Фортунов, 1970; Матарзин и др., 1977; Авакян и др., 1987). Помимо указанных, существуют также

классификации на основе топологии водоемов-предшественников (Кудерский, 1992), биологических (Китаев, 1984) и гидрохимических параметров и т.д.. Для малых водохранилищ Украины, на основе абиотических и биотических характеристик, разработана их эколого-трофическая типология (Пилипенко, 2009). Подробный обзор различных подразделений представлен в работе Ю. М. Субботиной с соавторами (2008, 2009), где автор предлагает свою унифицированную классификацию для водоемов комплексного назначения.

Таблица 1

Классификация водохранилищ по комплексу основных показателей

Классификационный критерий		Характеристика водохранилищ
Географическое положение	Широта местности	Расположенные в полярных и аридных областях, а также умеренных широтах.
	Высота местности	Равнинные, плоскогорные, предгорные, горные, водораздельные.
Особенности водных объектов, использованных при создании	Величина	На малых, средних или больших реках или озерах.
	Тип	Речные, озерные, озерно-речные, образованные в естественных понижениях рельефа или искусственных котлованах.
	Режим	На объектах с весенним и летним паводком или паводочным режимом.
Геоморфологические особенности	Положение в долине	Русловые (в пределах половодного русла реки), долинные речные и озерные, образованные в нескольких речных долинах или озерных котловинах.
	Форма и конфигурация	Линейно-вытянутые простые, линейно-вытянутые сложные (с чередованием резких расширений и сужений), разветвленные (древовидные), округлые простые и сложные.
Количественные критерии	Размер	Крупнейшие, очень крупные, крупные, средние, небольшие и малые.
	Глубина	Исключительно глубокие, очень глубокие, глубокие, средней глубины, неглубокие, мелководные.
Характер использования		Комплексного использования (энергетика, водоснабжение, рыбное хозяйство).

1.1.1. Формирование ложа и берегов водохранилищ

Формирование водохранилища начинается с момента его создания. Этот процесс определяется физико-географическими особенностями района, условиями формирования стока на водосборе и хозяйственной деятельностью человека. Изменение характера последней обязательно вызывает соответствующий отклик в ходе процессов формирования водохранилищ. В целом же, под формированием понимают многолетнюю динамику комплекса процессов и явлений, определяющих облик нового географического объекта, длительность которых может варьировать от нескольких десятилетий до столетий (Матарзин и др., 1977).

При заполнении водохранилища функцию новых берегов выполняют поверхности и склоны надпойменных террас, коренные берега или искусственные сооружения – дамбы, подпорные стенки. Однако после образования водохранилища, как и любого нового водоема, начинается формирование берега, обусловленное интенсификацией эрозионных и кумулятивных процессов в зоне нового уреза воды. Под этим процессом понимается переустройство профиля надводной и подводной частей берега нового водоема в результате волновой абразии, обвальных, осыпных, оползневых, просадочных эрозионных процессов, а также аккумуляции размытых и обрушившихся пород и перенос наносов вдоль берега течениями. Исследования крупных водохранилищ показали, что ведущими экзогенными факторами являются абразия и аккумуляция. Причем в водоемах умеренной зоны это зачастую именно ветровая абразия. С другой стороны, в крупных водных объектах тесно сочетаются зональные и аazonальные факторы, что и определяет их индивидуальный облик. Анализ многочисленных данных показал, что конечная стадия формирования берегов искусственного водоема может наступить через очень большой промежуток времени (Водохранилища..., 1986).

Формирование берегов малых водохранилищ идет быстрее и включает 3 стадии: становление, стабилизация и отмирание. На первой стадии, длительностью от 3 до 5 лет, происходит интенсивное обрушение берегов и развитие отмелей, что приводит к выравниванию береговой линии. На второй стадии процесс переработки берега замедляется и завершается примерно к середине второго десятилетия от момента создания водоема. В зоне отмели формируется полоса прибрежной растительности, а приплотинная часть становится схожей с небольшим проточным озером. На третьей стадии берег и отмели зарастают высшей водной растительностью, начинается процесс органического осадконакопления с последующим заболачиванием прибрежной зоны (Широков, Лопух, 1986; Широков, Пидопличко, 1992; Лопух, 2000). Ложе нового водоема формируется за счет преобразования исходного посредством занесения (отложение донных наносов) и заиления (осаждение и накопление взвешенных частиц). При заполнении речной водой, наносами в первую очередь заполняются понижения подводного рельефа прибрежной зоны и мелководья, а потом и более глубоководные участки. Установлено, что на многих крупных и малых равнинных водохранилищах преобладает процесс заиления (Водохранилища..., 1986). При этом в донных осадках относительно мелководных водохранилищ накапливается большое количество органических веществ (Буторин, 1984).

В целом, весь ход развития берегов и ложа при создании крупного искусственного водоема делится на два основных периода. На первой стадии первого периода происходит обрушение склонов и выработка абразивных уступов, которые становятся новым элементом дна. Во второй его стадии продолжается процесс обрушения берегов с формированием

основных элементов рельефа прибрежной зоны. Третья стадия уже второго периода соответствует началу стабилизации ложа и берегов и может длиться десятки лет. На фоне возрастания неволновых факторов воздействия на берег происходит зарастание мелководий, выравниваются берега, отчленяются заливы. На завершающей стадии начинается выравнивание подводного рельефа дна этих водохранилищ (Водохранилища..., 1986). Установлено, что переформирование берегов и донных отложений влияют на изменение жизни и продукционных процессов практически всего времени существования водохранилищ (Буторин, 1984).

1.1.2. Гидрологический режим и кормовая база

Гидрологические условия водоема и его экосистема формируются под влиянием большого числа факторов. Поэтому интенсивность, направление развития и продолжительность тех или иных процессов в водохранилищах, различных в морфологическом отношении, при прочих равных условиях, будут неодинаковы. Морфометрические особенности – это промежуточное звено, которое обуславливает степень влияния основных групп факторов на происходящие в водоеме изменения (Двинских, Китаев, 2008).

При затоплении большой территории, вследствие вымывания из почвы и разложения растений, в воду поступает большое количество биогенных элементов и наступает так называемая фаза вспышки трофии (Баранов, 1961). В результате продукция следующих звеньев трофической цепи – планктона и бентоса резко увеличивается, что приводит к полному переформированию кормовой базы рыб (Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971; Кузнецов, 1997). Через несколько лет наступает этап трофической депрессии. Основными факторами, определяющими уровень продуктивности на стадии депрессии являются: боковая приточность (водосборный бассейн) и степень развития макрофитов (Ривьер, Баканов, 1984). Именно в зарослях водных растений формируется особая фитофильная фауна, использующая их как субстрат и убежище и являющаяся кормовой базой для личинок и молоди рыб. Высшие водные растения также играют большую роль в процессе очищения водоема от различных типов загрязнения (Буторин, Успенский, 1984). В дальнейшем начинается этап постепенного повышения трофии, зависящий от образования в водоеме устойчивого грунтового комплекса.

Фауна водных беспозвоночных малых водохранилищ формируется по биологическим законам, свойственным крупным водохранилищам, но гораздо быстрее (Никишина и др., 1981). В ряду малых водоемов (водохранилище-пруд-карьер) происходит ослабление природных связей, а именно упрощение структуры и снижение устойчивости внутриводоемных процессов. Наблюдается ускорение развития и быстрое повышение трофности с последующим переходом к стадии дистрофии водных объектов (Лопух, 2000).

1.1.3. Общие закономерности формирования рыбного населения водохранилищ

Гидростроительство, как мощный фактор воздействия на окружающую среду, может негативно влиять на различные элементы водных экосистем, вызывая их значительные перестройки (Авакян и др., 1979). Так, в рыбной части сообществ изменяются видовое разнообразие, структура ихтиоценозов и биологические параметры рыб. Многие исследователи под процессом формирования ихтиофауны водоемов понимают создание в них устойчивого видового состава. Но этот процесс довольно сложный, и должен рассматриваться как часть общего процесса образования устойчивой продуктивной экосистемы водохранилищ, элементы которых находятся в тесной взаимосвязи. Для наиболее хорошо изученных крупных водохранилищ нашей страны исследователи выделяют ряд характерных стадий формирования ихтиофауны и происходящие в них процессы. Если процесс не является направленным, то видовой состав рыб определяется исходным фондом организмов и степенью изменения факторов внешней среды при создании водохранилища. Чем сильнее они будут отличаться от прежних, тем меньше останется элементов исходной фауны (Гордеев, 1974).

Начальный этап формирования рыбного населения водохранилищ обычно связывают со временем заполнения водоемов. В этот период резко изменяются скорости водообмена, температурный и гидрохимический режимы, увеличиваются площади и объемы водных масс (Буторин, Фортунатов, 1976). Происходит увеличение биологической продуктивности образованных водоемов – так называемый «эффект подпора», который проявляется как валовое и удельное увеличение продукции всех водных организмов (Пирожников, 1971).

Гидростроительство нарушает пути миграции проходных видов рыб, что в первую очередь сказывается на осетровых и лососевых рыбах, также сельдевых и карповых, приводя к уменьшению таксономического разнообразия. В ихтиофауне начинают преобладать процессы замещения реофильного комплекса лимнофильным, открываются значительные возможности для повышения численности хищных рыб, выполняющих стабилизирующую роль в экосистеме (Стрельников и др., 1984; Сальников, 1991; Кузнецов, 1997). Необходимо отметить, что в водохранилищах со значительной проточностью (речного типа) реофильные виды рыб могут сохраняться на всей акватории, хотя и в меньшем количестве (Вышегородцев, 2003; Купчинский, Купчинская, 2006). Либо их стациальное распределение становится приуроченным к зоне максимального действия речного стока, то есть устьям рек, а само водохранилище используется как нагульная территория (Кириллов, 1979).

Увеличение площадей мелководий с затопленной растительностью, заполнение озер в поймах рек, а также низкая плотность исходных стад речных рыб приводят к образованию наиболее многочисленных поколений лимнофильных рыб эврибионтного комплекса (щука,

плотва, окунь) – происходит так называемый «эффект зарегулирования» (Кожевников, 1978). Эта группа рыб, как правило, отличается высокими скоростями роста, плодовитостью и повышенными значениями иных биологических показателей (Кузнецов, 1997). Иными словами, основу уловов в этот период составляют виды бореально-равнинного фаунистического комплекса, среди которых по показателям численности доминирующие положение занимает фитофильная группа рыб.

Спустя несколько лет после окончания стадии заполнения искусственных водоемов начинается второй этап – депрессия (Терещенко и др., 2004). Для нее характерна эрозия берегов и накопление слабо продуктивных илов в ложе водоемов, стабилизация уровня биогенных элементов на более низком уровне, что приводит к снижению показателей биомассы кормовых организмов. В наиболее крупных равнинных водохранилищах происходит отмирание затопленной растительности, а формирование новой затруднительно вследствие волновых и ледовых воздействий, а также периодического обсыхания и заливания литоральной зоны (Кузнецов, 1997). Сильное влияние начинает оказывать сезонное изменение уровня воды в водоемах. Так, например, в Воткинском и Камском водохранилищах в верхней части волжского каскада зимне-весенняя сработка воды привела к угнетению ранненерестующих видов рыб – щуки, плотвы, окуня и язя. В результате чего, нерестящийся в конце мая – начале июня лещ занял основное место в промысловой части сообщества рыб (Биология Воткинского водохранилища..., 1983).

Отсутствие растительности на большей части побережий, обширная зона прибоя, колебания уровня воды и недостаток мелководных участков в водохранилищах создают в целом неблагоприятные условия для размножения рыб. В конечном итоге, это приводит к ухудшению воспроизводства фитофильной группы и снижению общей численности хищных видов рыб (Вышегородцев, 2003; Терещенко и др., 2004). Разбалансированность водных экосистем инициирует микроэволюционный процесс, выражающийся в появлении разнокачественности, являющейся результатом внутривидовой дифференциации в период размножения. Л.А. Кудерский (1984) выделяет два уровня микроэволюционных процессов: межводохранилищный и внутриводохранилищный. По мнению автора, популяции некоторых видов рыб характеризуются разными экологическими и морфологическими особенностями: в первом случае в разных водохранилищах, а во втором случае, в одном, то есть происходит формирование различных локальных стад.

Зарегулирование стока для нужд транспорта и гидроэнергетики приводит к превращению крупных рек (например, бассейны рек Волга и Ангара) в цепь озеровидных водоемов, что интенсифицирует процесс расселения их ихтиофауны (Кудерский, 1969; Шаронов, 1971; Слышко и др., 2010). Комплексный характер эксплуатации водохранилищ

приводит к развитию сети рыбоводных хозяйств или осуществлению различных рыбохозяйственных мероприятий (интродукция и т.п.), которые также являются причиной увеличения разнообразия видового состава рыбной части сообществ водоемов (Понкратов, 2013).

Таким образом, на данном этапе формирования водохранилищ в фауне рыб продолжают преобладать виды бореально-равнинного фаунистического комплекса, однако их обилие несколько уменьшается. Происходит увеличение доли неаборигенных представителей ихтиофауны. При этом фитофильная группа по-прежнему доминирует, а обилие литофильных и псаммофильных групп снижается вследствие заиления нерестилищ.

Третий этап становления искусственных водоемов – это относительная стабилизация экосистем, когда их отдельные элементы приходят в некоторое равновесие. Тем не менее, заиление ложа и уменьшение объемов воды, связанное с обмелением, отрицательно сказывается на всей биоте водоемов. Многие зимовальные ямы мелеют настолько, что перестают быть местом зимовок рыб. Флуктуации численности происходят на значительно меньшем уровне, чем в предыдущие годы. В различных водоемах состояния временного равновесия видовые популяции достигают через 20-40 лет. Естественно, что воздействие человека может ускорить или замедлить этот процесс (Гордеев, 1974). По сравнению с предыдущей фазой, на этом этапе улучшается рост рыб, сокращается время полового созревания, повышается плодовитость, однако сохраняется достаточно широкий диапазон колебаний отдельных биологических показателей рыб. При общем снижении численности хищных рыб доля раносозревающих малоценных видов увеличивается (Кузнецов, 1997).

Новая ниша планктофагов зачастую осваивается слабо. Их доля в уловах существенна в некоторых водохранилищах волжского и днепровского каскадов (чехонь, синец, тюлька), а также Карелии и европейского Севера (ряпушка и корюшка). Как правило, развитие этих видов объясняется высокими показателями их численности в озерах, на базе которых были созданы водохранилища (Житенева и др., 1984). Слабо освоены планктофагами сибирские водохранилища. В. Г. Терещенко с соавторами (2004) описывал для Новосибирского водохранилища такую ситуацию, когда из-за отсутствия типично озерных видов рыб, осталась свободной зона пелагиали и пищевая ниша планктофагов. Вследствие этого в созданном водоеме произошла вспышка акклиматизированных видов рыб, в частности верховки («этап акклиматизантов»). Для водохранилищ волжского каскада некоторые исследователи отмечают увеличение доли понто-каспийских видов рыб (Кузнецов, 2002; Слышко и др., 2010).

В последние десятилетия ряд исследователей выделяют стадию дестабилизации экосистем водохранилищ в качестве завершающего этапа их формирования. Водохранилища как объекты интенсивного хозяйственного использования испытывают значительное

антропогенное влияние (загрязнение коммунальными и промышленными стоками, смывы удобрений и пестицидов с водосборной площади, нерациональный лов рыбы и т.д.). Аккумуляционный эффект приводит к увеличению эвтрофикации, загрязнению водоемов и в конечном итоге дестабилизации экосистем, что было отмечено для Куйбышевского водохранилища. В качестве особенностей можно выделить ухудшение качества вод, проявляющееся в увеличении содержания биогенов, солей тяжелых металлов и других соединений (Кузнецов, 1997). Часть содержащихся в воде веществ накапливается и в теле обитателей в ней гидробионтов, особенно рыб, поскольку те являются конечным звеном трофических цепей в водных экосистемах (Кузнецов, 1991). В результате увеличивается смертность от различных загрязнений, рост заболеваемости (Евланов и др., 1998), а также отклонения и нарушения в созревании половых клеток отдельных особей. То есть происходит ухудшение как качественного состава популяции, так и соотношения отдельных видов в составе ихтиофауны (Кузнецов, 1997).

К водоемам с наибольшей антропогенной нагрузкой можно отнести технологические пруды и водохранилища различных предприятий, вода которых задействована в технологических процессах, например, водоемы-охладители различных атомных и тепловых электростанций. Изучение влияния теплых вод на формирование ихтиофауны водоемов-охладителей предполагает проведение многолетних исследований. Понимание процессов становления рыбного населения таких водоемов вызывает затруднения, поскольку ход этих процессов под влиянием теплых вод определяется многими условиями (географическое положение водоема, его тип, форма, размеры и т.д.). При оценке воздействия сбросных вод на водоемы необходимо учитывать неодинаковую степень их подогрева, а также зональность распределения. Под влиянием подогретых вод изменяется содержание кислорода, химический состав воды, кормовая база рыб (Никаноров, 1977). С повышением температуры воды, но до известного предела (28-30°С), происходит ускорение таких процессов, как рост и половое созревание рыб, снижаются показатели упитанности. Также отмечено изменение меристических и пластических показателей у рыб, обитающих в зоне сильного температурного влияния (Татарко, 1968, 1977; Саппо, 1977).

Для направленного формирования ихтиофауны, более рационального использования кормовой базы и повышения рыбопродуктивности проводятся акклиматизационные или иные рыбоводные мероприятия (Иванов, 1988, Стерветник, 2003). Так, например, классическим объектом для акклиматизации является лещ. Вселение его в водохранилища Сибири полностью изменило характер промысла (Терещенко и др., 2004; Попов, 2012; Чугунова, Вышегородцев, 2012). Также промыслово-ценными вселенцами медленных вод являются судак, пелядь и

представители амурской фауны – карп (сазан), амуры и толстолобики. (Стрельников и др., 1984).

В то же время, акклиматизационные мероприятия могут иметь и негативные последствия. Так, интродуценты, вошедшие в состав доминантного комплекса видов, могут конкурировать с более ценными аборигенными представителями рыбного населения за кормовые ресурсы или нерестовый субстрат. Например, спектр питания леща в водоемах Сибири перекрывается с таковым у ряда видов сегов и осетра сибирского (Попков и др., 2008). Вселение судака в вологодские озера и вовсе отрицательно отразилась на популяциях ценных сеговых и корюшковых видов рыб, так как их молодь стала основным компонентом питания судака (Болотова и др., 2010). Также акклиматизационные и рыбоводные мероприятия потенциально опасны ввиду возможности непреднамеренной интродукции «нежелательных» элементов ихтиофауны (Алимов и др., 2004).

Таким образом, анализ литературы по формированию ихтиофауны водохранилищ позволяет выделить основные процессы, происходящие как в структуре ихтиофауны в целом, так и в отдельных популяциях рыб. Видовое разнообразие вновь образуемых водных объектов характеризуется следующими изменениями. На первом этапе формирования рыбного населения оно снижается из-за невозможности существования реофильной группы видов, а также проходных рыб. В дальнейшем происходит увеличение видового разнообразия за счет мигрирующих литофильных и акклиматизированных видов. При этом среди интродуцентов можно выделить как ценных в рыбохозяйственном отношении рыб, так и виды, обладающие нейтральными или негативными свойствами. В процессе развития ихтиофауны многих водохранилищ, основную ее часть начинают занимать мелкие короткоцикловые представители. Возможно, это свидетельствует о постепенном ухудшении условий обитания гидробионтов в водохранилищах, особенно комплексного назначения (Чугунова, Вышегородцев, 2012). Как правило, масштабы изменений находятся в обратной зависимости от величины водоема.

1.2. Пруды, карьеры и каналы

От водохранилищ следует отличать пруды. Последние создаются на небольших или временных водотоках, также имеют малые размеры (условно принятый объем – до 1 млн. м³) при отсутствии регламента их эксплуатации, что и является принципиальным отличием. В зависимости от происхождения пруды делятся на естественные и искусственные. Естественные пруды образуются либо путем заполнения водой впадины на поверхности земли, либо благодаря постепенному обмелению и зарастанию озера. Искусственные пруды могут иметь различное происхождение (Березина, 1963).

Раньше пруды строились, в основном, для решения задач сельского хозяйства (мельничные запруды) или чугунно-литейного производства, а также комплексного использования местного стока (Лопух, 2000). Позднее они стали сооружаться с целью рыборазведения, водоснабжения населенных пунктов, полива полей, водопоя скота и ряда других целей (Константинов, 1979). Пруды подразделяются на плотинные (обустроенные на реках и ручьях), копаные (как правило непроточные, питающиеся атмосферными осадками и грунтовыми водами) и наливные (наполняемые водой через специальные каналы из рек и ручьев). Во всех случаях это мелкие водоемы с небольшой площадью водного зеркала, часто спускаемые на зиму.

Вследствие мелководности вода в прудах сильно перемешивается ветром, взмучивание грунта резко снижает ее прозрачность, ограничивая проникновение солнечной радиации вглубь. Поэтому, несмотря на мелководность в летнее время температура у поверхности часто на несколько градусов выше, чем у дна. Из-за малой глубины подвержены быстрому зарастанию макрофитами (рогоз, тростник, ряска, телорез, водокрас). Взмучивание грунта резко усиливает процессы взаимодействия между ложем и водной толщей, увеличивая поступление в нее биогенов и других веществ из донных отложений. Дно быстро заиливается, что увеличивает трофность водоема (Константинов, 1979; Чертопруд, 2007).

Наиболее эффективный срок эксплуатации прудов – до 50 лет. После создания прудов, на первой стадии их развития, происходят разновременные процессы переформирования берегов и ложа. Устанавливается гидродинамическая связь между водоемами и грунтовыми водами. С первых лет наблюдается развитие сине-зеленых водорослей (цветение воды). Далее состояние водоемов переходит на вторую (озеровидную) – равновесную стадию экосистем (соответствует 20-40 годам для крупных водохранилищ). Процессы формирования ложа и берегов замедляются, пруды становятся похожи на озера. В то же время, увеличивается площадь их зарастания и при полном зарастании ложа начинается третья стадия развития прудов, с заменой водной растительности на водноболотную. Одновременно идут процессы заиления и обмеления водоемов. Однако при очистке ложа (мелиорация прудов) или реконструкции регулирующих сооружений возможен возврат прудов на более ранние стадии существования (Лопух, 2000).

Вследствие хорошего прогрева воды летом в прудах формируется тепловодная и нетребовательная к содержанию кислорода ихтиофауна (карась золотой, карп, растительноядные виды рыб, а иногда головешка-ротан). В средней полосе России пруды являются базой для выращивания товарной рыбы в рамках прудового рыбоводства. Оно основано на сооружении искусственных водоемов (прудов), подборе соответствующего состава ихтиофауны и кормлении рыб сбалансированными искусственными кормами. Пруды, как

правило, спускные, что позволяет полностью отлавливать выращенных рыб и облегчает уход за водоемами. Для товарного выращивания используются многочисленные породы карпа, форель, тостолобы, тилляпии, буффало и др. Выращивание может вестись как в режиме монокультуры (один выращиваемый вид рыб), так и поликультуры (совместное содержание нескольких видов). По способу организации различают полносистемные и неполносистемные прудовые хозяйства. В первых рыба выращивается от икринки до товарной продукции, во вторых проводятся только определенные этапы биотехники (т.е. выращивается либо посадочный материал, либо из него товарная рыба). По составу выращиваемых рыб выделяют тепловодные (каarp, толстолобик, тилляпия и др.) и холодноводные (радужная форель и др.) прудовые хозяйства (Мартышев, 1973).

Пруды могут давать урожай, выражающийся не только выращенной в нем рыбой, но и продукцией водоплавающей птицы и кормов для сельскохозяйственных животных. На них можно создать так называемый "агрогидробиоценоз", то есть комплекс "вода + рыба + птица + растительное сообщество". В среднем содержание уток увеличивает продуктивность прудов на 15-30 %. Высшие водные растения с плавающими листьями можно использовать в качестве кормовой добавки при кормлении жвачных животных. Если земельный участок находится на водосборной площади рыбоводного водоема, миграция в воду биогенных веществ, не усвоенных растениями, способствует увеличению первичной продукции, утилизируемой через пищевую цепь рыбой. При этом рыбоводство выступает как неотъемлемая часть интегрального агропроизводства в экосистеме, т.е. потребление чрезмерно развивающейся планктонной массы рыбой опосредовано утилизирует избыток органики в водоеме, одновременно улучшая качество воды. Эффективное использование этих возможностей позволяет перейти к многоотраслевому производству в специализированных пресноводных хозяйствах. В то же время сельскохозяйственные предприятия, в ведении которых находятся водоемы, смогут использовать их в рыбоводных целях (Козлов, 1991).

Карьерные водоемы представляют собой результат заполнения карьерных выемок, образованных открытой добычей нерудных полезных ископаемых грунтовыми водами, водами поверхностного стока и атмосферными осадками с целью рекультивации земель, нарушенных при добыче полезных ископаемых открытым способом (Хомич, 1984). Водохозяйственная рекультивация — одно из перспективных направлений восстановления нарушенных земель (Лопух, 2000). Происхождение и морфометрические показатели рекультивированных водных объектов зависят от характера разрабатываемых месторождений. Наиболее удобны для создания водоемов горные выработки глин, карбонатного сырья, песчано-гравийного материала с неглубоким залеганием грунтовых вод. Площади карьерных водоемов обычно не превышают 150 га, глубины варьируются в пределах 2-25 м. Характерными чертами таких водных объектов

являются ограниченные площади водосборов, невыработанность ложа и берегов, малая мощность донных отложений и еще не окончательно сформированные продукционные характеристики. Эти особенности приводят к неустойчивости таких систем по отношению к антропогенному воздействию. Их можно использовать в промышленных, сельскохозяйственных или рекреационных целях (Хомич, 1984). Известны различные схемы реализации рыбоводных мероприятий на водоемах карьерного типа (Мухачев и др., 2006).

Каналы это искусственные открытые русла правильного очертания, устроенные в открытой выемке и насыпи грунта или в полувыемке и полунасыпи. Сооружение каналов происходит в связи с перераспределением стока рек, для орошения, судоходства, транспорта питьевой воды и других целей. По назначению она подразделяются на энергетические, водопроводные, ирригационные, судоходные, лесосплавные, обводнительные, осушительные, рыбоводными и комплексного назначения (Гидротехнические сооружения, 1979; Смирнов, 1988). Так как вода, транспортируемая по каналам, может использоваться различными потребителями, она должна удовлетворять их не только в количественном отношении, но и по своему качеству. Так, в воде оросительных каналов важна концентрация некоторых ионов и их соотношение, в технических – общая минерализация и жесткость воды, в водопроводных – ее биологическая полноценность (Константинов, 1979). По устойчивости откосов и производственным условиям наиболее часто используются трапецеидальная и полигональная формы сечения. Как правило, слабопроточные, с крутыми бетонированными берегами, заливов не имеют. Флора в целом не развита, макрофауна бедна (Чертопруд, 2007).

В то же время каналы оросительной системы в какой-то степени напоминают инвертированные речные. В речной системе русло занимает самое нижнее положение, а придаточные водоемы располагаются выше. Наоборот, головной канал оросительной системы расположен выше других элементов. В главную реку впадают более мелкие, от головного канала берут начало ответвления, уносящие воду потребителям.

В головных частях оросительных каналов вода по своим характеристикам близка к исходной (речной или иной). В дальнейшем ее температура, прозрачность и химический состав меняются, и, соответственно, формируется свое специфическое население. На камнях береговых откосов развиваются литореофилы, на дне по мере удаления от головного участка и снижения скорости течения происходит смена псаммореофилов пелореофилами и пелофилами. Там, где вследствие замедления течения на дно выпадает большое количество взвешенного материала, у берегов появляется высшая водная растительность, еще более замедляющая течение (Константинов, 1979).

В фитопланктоне усиливается роль синезеленых, снижается значение диатомовых водорослей. Зоопланктон обычно становится богаче исходного, особенно за счет развития

фитофильного комплекса. В бентофауне наибольшее значение приобретают личинки хирономид и других двукрылых, ручейников, поденок, а также моллюски и черви. Обилие и структура населения откосов чрезвычайно различны в облицованных и необлицованных каналах, что в свою очередь определяет характер трансформации в них качества исходных вод (Оксиюк и др., 1974). В целом ведущим элементом гидрологического режима, определяющим тот или иной облик населения каналов, является скорость течения.

Таким образом, показано существующее разнообразие искусственных водных объектов, используемых в различных целях и обладающих спецификой экологических условий. Последние, в свою очередь, определяют особенности формирующегося рыбного населения нового водоема. Так в крупных водохранилищах в зону залиitia попадают участки магистральных русел рек и различные пойменные и озерные водоемы, что создает относительно богатый фонд из нескольких десятков видов для формирования структуры новых водоемов. При их длительном функционировании количество обитающих в них видов рыб увеличивается за счет представителей неаборигенной фауны.

Обзор литературы позволил выявить недостаточность знания о процессе формирования рыбного населения водохранилищ, создаваемых на малых реках, где изначальный фонд ихтиофауны состоит из малого количества видов (10-15), из которых только небольшая часть войдет в основу населения нового водоема. Изучение искусственных водных объектов с низким видовым разнообразием представляется актуальным с целью использования их в рыбоводной отрасли или для развития любительского и спортивного рыболовства.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены материалы, собранные в искусственных водных объектах различного назначения в течение вегетационных сезонов 2008-2015 годов (рис. 1). Были исследованы: Нювчимское (2011, 2013, 2014 гг.) и Кажимское (2014 г.) водохранилища, водоем-охладитель Печорской ГРЭС (2008-2010, 2013 гг.), а также пруды в дачном массиве возле г. Сыктывкара (2013-2015 гг.). Для сравнительного анализа морфологии некоторых видов рыб использован материал из пойменного озера и руслового участка р. Печора.

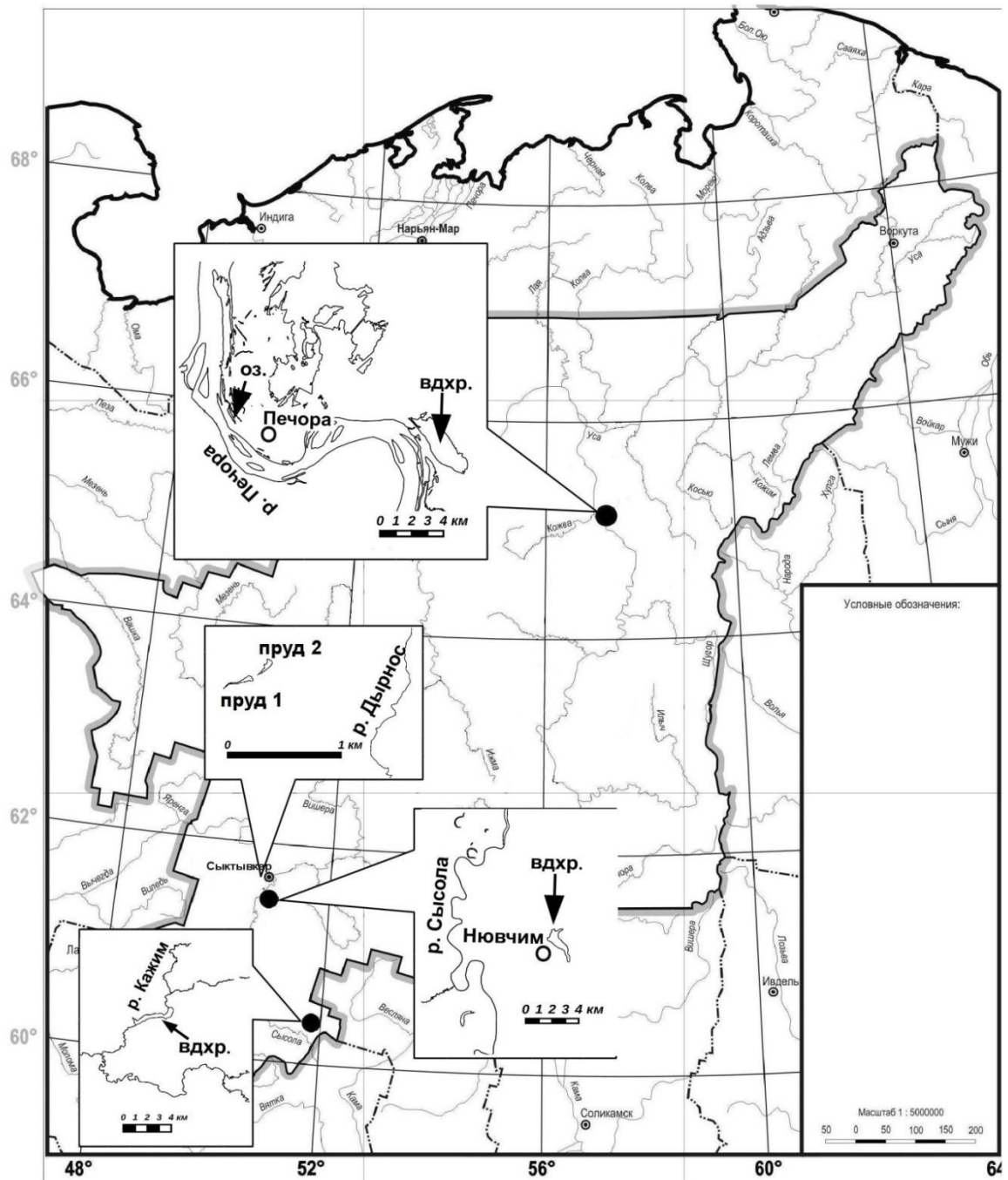


Рис. 1. Схема расположения исследованных водоемов на территории Республики Коми

В период экспедиционных работ в поверхностном слое воды были измерены температура, pH и концентрация растворенного кислорода (портативным анализатором “Multi 340i/ SET”, Германия). Прозрачность воды определена с помощью диска Секки. Химико-аналитические работы проведены в стационарных условиях по общепринятым методикам сотрудниками аккредитованной лаборатории аналитической химии «Экоаналит» института биологии Коми НЦ УрО РАН. Качество воды в водоемах оценивалось согласно ГОСТ 17.1.2.04-77.

Отбор проб зоопланктона и зообентоса проводили в сходные месяцы разных лет по общепринятым методам (Киселев, 1969; Методика..., 1975). Для получения разовой пробы зоопланктона 50–100 л воды процеживали через планктонную сеть Апштейна (газ № 70), полученный материал фиксировали 4 %-м раствором формалина. Отбор проб зообентоса на мягких грунтах осуществлялся дночерпателем Петерсена (с площадью 0,025 м²). На небольших глубинах и твердых грунтах (валунных, галечно-гравийных) использовали гидробиологический скребок с длиной лезвия 0,3 м. Пробы промывались через сито (газ № 43) и фиксировались 4 %-м раствором формалина.

Камеральную обработку гидробиологического материала проводили специалисты (зоопланктон - н.с. Кононовой О.Н., зообентос - с.н.с. Батуриной М. А., ст. лаб. - Рафиковой Ю. С.) в лаборатории ихтиологии и гидробиологии института биологии Коми НЦ УрО РАН. В соответствии с нормативно-методическими инструкциями (Методика..., 1975; Балущкина, Винберг, 1979; Методические указания..., 1987) определялись показатели численности (экз./м³) и биомассы (г/м³). На основе предоставленных количественных данных производилась оценка трофического статуса водоемов (по Китаев, 2007).

Отлов рыбы осуществляли ставными жаберными сетями (с ячейей от 18 до 45 мм), мальковой волокушей (длинной 10 м с ячейей 4 мм), поплавочной удочкой, различными ловушками, мелкоячеистой сетью-подъемником, а также электроловильным аппаратом «Bіowave II». Собранный ихтиологический материал фиксировался в 4 %-м растворе формалина. Таксономический статус рыб представлен в соответствии с такими монографиями, как: «Атлас пресноводных рыб России» (2002, 2003), «Рыбы России в системе мировой ихтиофауны» (Романов, 2010) и «Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока» (Сидоров, Решетников, 2014).

Биологический анализ проводили на фиксированном в формалине материале по методике, описанной И. Ф. Правдиным (1966). Исследовали размерно-весовой, возрастной и половой состав популяций анализируемых видов рыб, а также их линейный и весовой рост. У пойманных рыб измерялась промысловая длина тела в см (от вершины рыла до конца чешуйного покрова), взвешивалась масса тела (на электронных весах с точностью до 0,1 г),

визуально определялись пол и стадии зрелости гонад в баллах. Возраст определялся по чешуе, собранной с середины тела между спинным плавником и боковой линией. Радиус годовых колец измерялся окуляр-микрометром при помощи бинокля МБС-10 по переднему краю чешуи. В сложных случаях для уточнения возраста были использованы шлифы первого луча спинного или анального плавников, позвонков, жаберных крышек и отолитов. Расчет темпа роста проводился по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (Чугунова, 1959, Мина, 1973).

По схеме проведения полного морфологического анализа было обработано 648 экз. семи видов рыб. Однако, ввиду разноразмерности особей в выборках, разного срока сбора материала, разной скорости роста и прочих причин в работу вошла только меристическая группа признаков. Видовой список обработанного материала указан в таблице 2.

Таблица 2

Количество (в экз.) обработанного ихтиологического материала по методу полного морфологического анализа

Виды рыб	Обследованные водные объекты				
	Водохранилища			Прочие водоемы	
	Кажимское	Нювчимское	В-о ПГРЭС	Пруды в г. Сыктывкар	р. Печора
Верховка обыкновенная - <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	-	30	60	-	29
Уклейка - <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	60	-	-
Плотва - <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	30	30		-	-
Карп - <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	-	-	101	-	-
Ерш обыкновенный - <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	30	30	73	-	35
Окунь речной - <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	30	50	-	-	-
Ротан головешка - <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877	-	-	-	60	-
Итого:	90	140	294	60	64

Камеральная обработка материала проводилась в лабораторных условиях. Все промеры выполнены одним оператором штангенциркулем по общепринятой методике (Правдин, 1966) с точностью до 0,1 мм. Морфологический анализ включал 8-9 меристических признаков в зависимости от изучаемого вида рыб. В боковой линии подсчитывалось количество прободенных чешуй. Число жаберных тычинок определялось на наружной стороне первой жаберной дуги, учитывая, в том числе, рудиментарные и зачаточные тычинки. При определении количества позвонков уростиль считался как часть последнего позвонка. В

плавниках отдельно учитывались как ветвистые, так и не ветвистые лучи. В спинном и анальном плавниках последние 2 луча принимались за 1, так как они имеют общее основание (Правдин, 1966). Перед подсчетом количества лучей в плавниках и жаберных тычинок у рыб небольшого размера их предварительно окрашивали слабым водным раствором ализаринового красного (Якубовски, 1970).

В работе использованы методы вариационно-статистической оценки собранного материала (Плохинский, 1970; Ивантер, 1979; Лакин, 1980). Статистическая обработка данных и построение диаграмм, графиков проведены с использованием программного пакета Microsoft Excel 2007 и PAST v 3.0. Достоверность различий средних значений для двух выборок оценивали по критерию Стьюдента (при биномиальном или близком к нему типе распределения) или по критерию Манна-Уитни. Сравнение трех и более выборок осуществлялась посредством дисперсионного анализа (ANOVA) с применением апостериорного теста Тьюки.

При оценке питания камеральная обработка материалов проводилась по общепринятой методике (Методическое пособие..., 1974). Содержимое желудочно-кишечных трактов (жкт) и систематическая принадлежность беспозвоночных определялись при помощи бинокля МБС – 10 и доступных определителей (Мамаев, 1972; Определитель..., 1977). Для характеристики спектра питания использовали “индекс относительной значимости” (IR – index of relative significance), вычисляемый по формуле 1.

$$IR = (F_i P_i / \sum F_i P_i) \times 100 \%, \quad (1)$$

где: F_i – частота встречаемости каждого вида корма, P_i – доля по массе, i – меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов в пищевом комке) (Попова, Решетников, 2011).

При рассмотрении пищевых взаимоотношений анализировали степень пищевого сходства (СП) сравниваемых видов рыб (Шорыгин, 1952), а также индекс перекрывания пищевых ниш (C_λ) (Horn, 1966; Wallace, 1981), рассчитываемый по формуле 2.

$$C_\lambda = \frac{2 \sum x_i y_i}{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}, \quad (2)$$

где x_i и y_i – значения доли по массе отдельных компонентов в пищевых комках рыб, %. Индекс равен нулю при полном различии пищевых ниш и равен единице при полном их совпадении. Значение индекса $>0,6$ расценивается как биологически значимое перекрывание пищевых ниш.

Анализ генетического полиморфизма популяций верховки обыкновенной на территории Республики Коми проводили AFLP методом на базе ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Для оценки генетической дифференциации популяций верховки был проведен филогенетический анализ с использованием секвенирования участка кодирующего COI мтДНК (по 3 образца) и AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) анализа. Проанализировано 2 выборки из среднего течения р. Печора (по 15 образцов мышечной ткани рыб из в-о ПГРЭС и находящегося на удалении 15 км озера в пойме р. Печора). Из среднего течения р. Вычегда исследовано 6 образцов (водохранилище у пос. Нювчим, образованное на месте слияния рек Нювчим и Дендель – притоков 2-го порядка р. Вычегда). Расстояния между популяциями для матрицы географических дистанций были измерены по «дуге большого круга» по географическим координатам.

Тотальная ДНК была выделена с помощью набора FastDNA Spin Kit (QBioGene) согласно инструкциям производителя. Определение нуклеотидной последовательности амплифицированного участка мтДНК выполнено с использованием генетического анализатора ABI PRISM 310 (Applied Biosystems) с использованием праймеров Fish F1: 5'-TCAACCAACCAACAAGACATTGGCAC-3' и Fish R2: 5'-TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3' (Ward et al, 2005). Выравнивание и анализ нуклеотидных последовательностей проводили с использованием пакета программ MEGA 6.0 (Tamura, et al, 2013). Полученные последовательности всех исследуемых образцов зарегистрированы в базе данных GenBank (KP 794941-KP 794948) национального центра биотехнологической информации США (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>).

AFLP анализ проводили с использованием рестриктаз *EcoRI* и *MseI*, вместе с последовательностями адаптеров *EcoRI* и *MseI*. Смесь для реакции рестрикции-лигирования включала (на 10 реакций): 10 мкл T₄DNA Ligase buffer, 10 мкл NaCl (0,5 M), 5 мкл BSA (1 мг/мл), 10 мкл *MseI* adaptor, 10 мкл *EcoRI* adaptor и 10 мкл EnzymeMasterMix (на 10 реакций), состоящий из 1 мкл 10XT₄DNA Ligase buffer, 1 мкл NaCl (0,5 M), 5 мкл рестриктазы *EcoRI*, 1 мкл рестриктазы *MseI*, 0,5 мкл BSA (1 мг/мл), 0,5 мкл T₄DNA Ligase, 1 мкл воды без нуклеаз. Затем к 5,5 мкл смеси для реакции рестрикции-лигирования добавляли 5,5 мкл раствора ДНК (0,1 мкг/мкл) и инкубировали в течение 3 часов при 37° С. После чего проводили преселективную амплификацию (преамплификацию) с продуктом реакции рестрикции-лигирования, предварительно разбавленным в 5 раз буфером TE (20 ммоль TrisHCL, 0,1 ммоль EDTA, pH 8.0). Смесь для преселективной ПЦР включала: 2 мкл разбавленного продукта реакции рестрикции-лигирования, 0,5 мкл AFLP преселективной пары праймеров (Applied Biosystems) и 7,5 мкл AFLP CoreMix (Applied Biosystems). Условия реакции преамплификации:

72° C – 2 мин, 30 циклов (94° C – 20 с, 56° C – 30 с, 72° C – 2 мин) и 60° C – 30 мин. Затем проводили селективную амплификацию с продуктом реакции преамплификации, предварительно разбавленным в 5 раз буфером TE. Для реакции селективной амплификации использованы три комбинации праймеров: *EcoRI*-AAG (меченый)/*MseI*-CAA, *EcoRI*-AGG (меченый)/*MseI*-CAT и *EcoRI*-ACG (меченый)/*MseI*-CTT. Смесь для селективной ПЦР включала: 1,5 мкл разбавленного продукта преселективной амплификации, 0,5 мкл *EcoRI* флуоресцентно меченого праймера, содержащего на своем конце три селективных нуклеотида (Applied Biosystems), 0,5 мкл *MseI* праймера (Applied Biosystems) и 7,5 мкл AFLP CoreMix (Applied Biosystems). Условия реакции селективной амплификации: 94° C – 2 мин, 10 циклов (94° C – 20 с, 66° C (-1° C/цикл) – 30 с, 72° C – 2 мин), 20 (94° C – 20 с, 56° C – 30 с, 72° C – 2 мин) и 60° C – 30 мин. Далее проводили денатурацию продукта селективной амплификации с использованием формамида (Applied Biosystems) в течение 5 мин при 95° C. Реакционная смесь содержала 9,25 мкл формамида, 0,25 мкл стандарта GeneScan ROX 500 (Applied Biosystems) и 0,5 мкл продукта реакции селективной амплификации. Затем полученные образцы анализировали на генетическом анализаторе ABI PRISM 3500 (Applied Biosystems). Полученные хроматограммы были обработаны с использованием внутреннего стандарта в программе GeneMapper 5.0 (Applied Biosystems) для установления длин полученных фрагментов. После чего фрагменты, различающиеся по длине менее чем на одну пару нуклеотидов (п. н.), были объединены вручную. В анализ были включены фрагменты размером от 50 до 500 п. н. Наличие или отсутствие фрагментов кодировалось как «1» или «0», соответственно.

Статистический анализ данных AFLP проводился с использованием иерархической кластеризации методом Уорда на основе матрицы сходства, рассчитанной с использованием коэффициента Жаккара в программной среде R (R Core Team, 2014). Здесь же проверялась статистическая значимость гипотезы «Isolation by distance» с использованием теста Мантела (Mantel, 1967) для оценки корреляции между матрицами генетических и географических дистанций. Кластеризация на основе модели, описанной в работе (Pritchard et al., 2000) выполнялась с помощью программы STRUCTURE v. 2.3.4. В качестве исходных данных была использована бинарная матрица, содержащая сведения о 318 AFLP локусах 36 образцов *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843). В настройках программы было указано: не использовать данные о географическом происхождении образцов; применить «Admixture model» (модель, допускающую обмен генетической информацией между кластерами); количество итераций – 100 000. С такими настройками программа запускалась по 35 раз для каждого априорного значения числа кластеров (K) в диапазоне от 1 до 9. Остальные настройки были указаны в соответствии с рекомендациями авторов программы STRUCTURE для анализа доминантных

маркеров (Pritchard et al., 2010). Наиболее вероятное значение K (генетически однородные группы $\approx$ выборки из разных популяций) определялось методом, предложенным в работе G. Evanno et al. (2005). Для численной оценки однородности результатов, полученных при независимых запусках STRUCTURE, использовалась программа CLUMPP (Jakobsson, Rosenberg, 2007). Визуализация результатов расчета проводилась с помощью программы DISTRUCT (Rosenberg, 2003).

Всего собрано и обработано 38 гидрохимических и 85 гидробиологических проб и около 2,5 тыс. экз. для установления видового состава, из которых 648 экз. разных видов рыб использовано для полного биологического и морфологического анализа (табл. 3).

Таблица 3

Общее количество собранного материала

Направления исследований		Един. измерения	Кол-во, шт.	Всего
Гидрохимия		проба	38	38
Гидробиология	Зоопланктон	проба	30	85
	Зообентос	проба	55	
Ихтиофауна	Полный биоанализ	экз.	648	693
	Морфология	экз.	648	
	Питание	экз.	648	
	Пищевые отношения	экз.	648	
	Генетика	экз.	36 для AFLP и 9 для секвенирования	

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧАЕМЫХ ВОДОЕМОВ

3.1. Физико-географические условия районов исследования

Климатическая характеристика. Известно, что именно климат является важнейшим элементом окружающей среды, определяя направление эволюционного развития живой природы. Различные сочетания света, тепла и влаги оказывают глубокое воздействие на формирование растительного и животного мира, почв и рельефа, а также гидрологический режим водоемов. Они прямо или косвенно влияют на гидробионтов, определяя их экологическое состояние.

Климат рассматриваемой территории умеренно континентальный, суровый. Характеризуется неустойчивостью вследствие частых вторжений арктического воздуха и повышенной влажностью из-за большого количества болот и развитой речной сети. Большая протяженность территории республики с севера на юг и разнообразие физико-географических условий обуславливают существенную разницу в климате отдельных районов (Атлас Республики Коми, 1997).

Климат южной части Республики Коми (Койгородский и Сыктывдинский административные районы) характеризуется как умеренно-континентальный (табл. 4).

Таблица 4

Краткая климатическая характеристика районов расположения изучаемых водных объектов

Тип и название водных объектов	Климатический район	Краткая характеристика района
Водохранилище в пос. Кажим	Южный холмистый	Умеренно-холодная зима, теплое лето, сравнительно длинный безморозный период с повышенной нормой осадков (в южной части района) и довольно большими величинами испарения.
Водохранилище в пос. Нювчим и пруды в окрестностях г. Сыктывкара	Юго-западный равнинный	Умеренно-теплый район, с пониженными суммами температур за период активной вегетации (свыше 10 °С) и равномерным распределением осадков на большей части территории.
Водоем-охладитель Печорской ГРЭС	Приполярный равнинный	Длительная умеренно-суровая зима и прохладное лето, незначительное число жарких дней ($t > 15^{\circ}\text{C}$) и короткий безморозный период. Норма осадков снижена, малая величина испарения и сильное увлажнение территории.

Он определяется географическим положением, а именно большой удаленностью от морей и океанов, близостью обширного азиатского континента, циркуляцией атмосферных осадков и сезонными колебаниями количества солнечной радиации. Формирование климата происходит в условиях малого количества солнечной радиации зимой и повышенного летом, под воздействием интенсивного западного переноса воздушных масс. Вынос теплого морского воздуха, связанный с прохождением атлантических циклонов, и частые вторжения арктического воздуха придают погоде большую неустойчивость. Наличие обширных и многочисленных болот и густая речная сеть, обусловленные избыточным увлажнением, способствуют повышению влажности. Термический режим территории определяется солнечной радиацией, характером подстилающей поверхности и связанной с ними циркуляцией атмосферы. Вариации температуры связаны, как правило, с местными физико-географическими особенностями местности, и прежде всего рельефа (Атлас Республики Коми, 1997).

Зима на территории региона продолжительная и холодная. По мере продвижения к северо-востоку возрастает не только длительность холодного периода, но и его суровость (табл. 5). При вторжении арктических воздушных масс температура на севере и в центральных районах Республики Коми может понижаться до -55°C , а в южных до -45°C . Переход температуры воздуха через 10°C весной, что характеризует начало лета, происходит в третьей декаде мая, а переход температуры воздуха через 10°C осенью (конец лета) начинается во второй декаде сентября (Атлас Республики Коми, 1997).

Таблица 5

Средние температуры самого теплого и холодного месяцев в районах расположения
изучаемых гидрологических объектов

Средние показатели	Климатические районы Республики Коми		
	Южный холмистый	Юго-западный равнинный	Приполярный равнинный
Длительность холодного периода, сутки	170	180	220
Температура января, $^{\circ}\text{C}$	-15	-15,5	-18,5
Температура июля, $^{\circ}\text{C}$	свыше 16	свыше 16	15

Продолжительность лета в рассматриваемых районах увеличивается с севера на юг и составляет от 30-70 до 107 дней (табл. 6). Суммы температур выше 10°C изменяются от 1500°C на территории Койгородского района до 1000°C на территории Печорского. Средняя годовая амплитуда температуры воздуха составляет от 32 до 34°C (Атлас Коми АССР, 1964). Данные о температуре воздуха (рис. 2) и ее суммах (см. табл. 6) свидетельствуют о том, что на юге Республики Коми вегетационный период наиболее продолжителен. Благодаря этому происходит увеличение нагульного периода у рыб, обитающих в Нювчимском и Кажимском водохранилищах.

Таблица 6

Основные характеристики климатических районов, где расположены исследованные водоемы

Климатический район		Продолжительность периодов (в днях) со среднесуточной температурой воздуха выше:				Сумма температур выше:		
		0°	5°	10°	15°	0°	5°	10°
Южный холмистый (Прилузский)	до	195	155	107	55	2000	1900	1500
	от	190	150	105	50	1900	1850	1450
Юго-западный равнинный (Вычегодский)	до	190	150	105	50	1900	1850	1450
	от	180	135	90	30	1800	1800	1400
Приполярный равнинный (Среднепечорский)	до	165	120	75	5	1500	1300	1100
	от	125	90	30	0	1400	1200	1000

Температура воды, предоставленная с располагающихся в исследуемых водохранилищах рыбоводных хозяйств, довольно четко отражает ход температуры воздуха (рис. 2, 3).

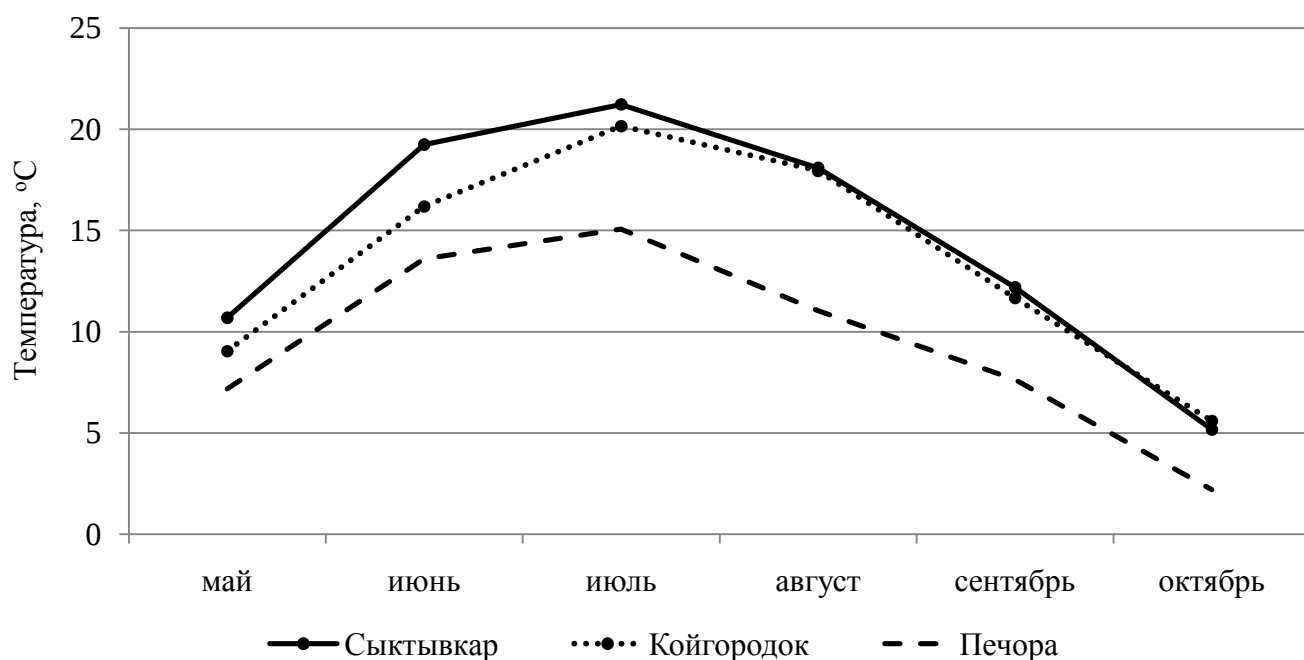


Рис. 2. Средняя температура воздуха, определяемая на наиболее близких к водохранилищам метеорологических постах, за 2010-2014 гг.

Однако водоем-охладитель ПГРЭС, куда осуществляется сброс горячих вод электростанции, характеризуется более продолжительным вегетационным периодом по сравнению с остальными исследованными водоемами (рис. 3).

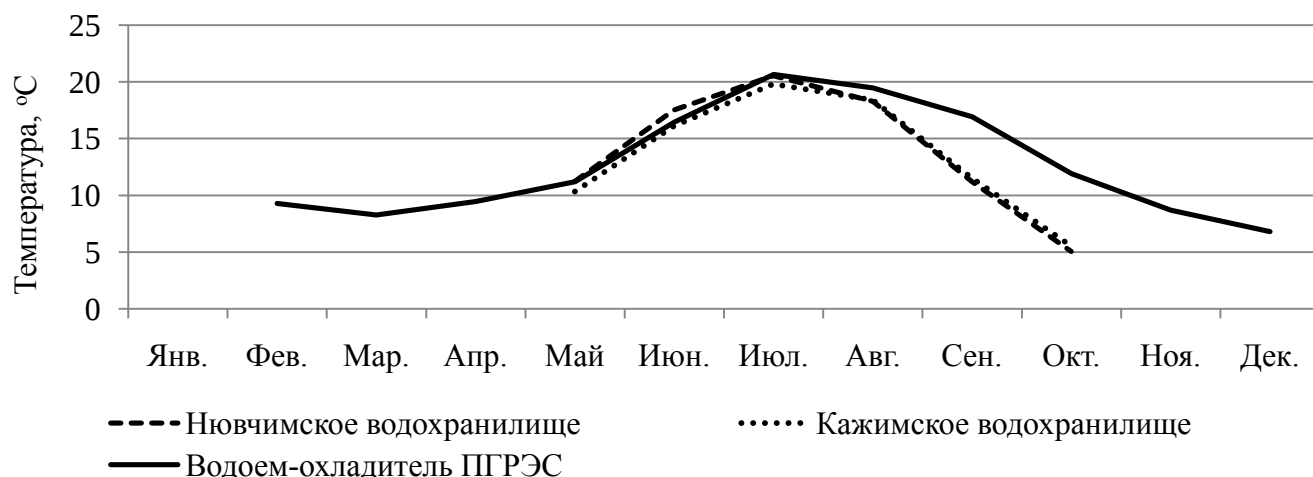


Рис. 3. Средняя температура воды (период с 2010 по 2014 гг.) возле садков рыбоводных хозяйств, расположенных в исследованных водоемах.

С другой стороны, специфической чертой такого термического режима является его нестабильность (рис. 4). Так, например, в 2009 г. был отмечен случай сброса воды, в результате которого температура в малой акватории водохранилища поднялась до 38°C , а концентрация растворенного кислорода снизилась до $4,5\text{ мг/дм}^3$, что вызывало массовую гибель крупных особей выращиваемых рыб (толстолобика).

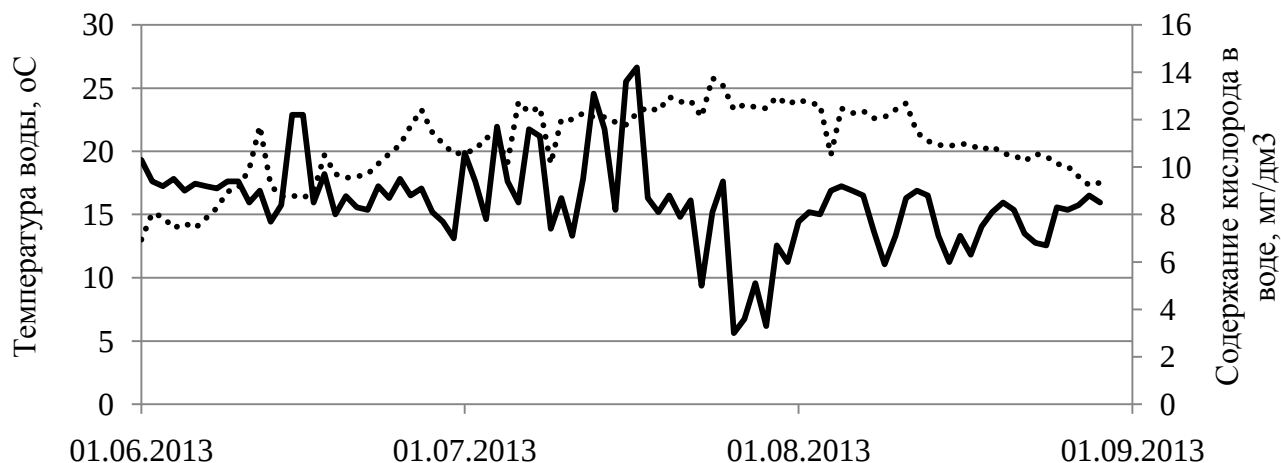


Рис. 4. Динамика температуры и концентрации кислорода за 2013 г. в водоеме-охладителе Печорской ГРЭС.

Тем не менее, количество растворенного кислорода, определяемое на рыбоводном хозяйстве, большую часть времени остается на относительно высоком уровне (см. рис. 5). По данным теплого 2013 г., в летний период концентрация растворенного в воде кислорода большую часть времени составляла не менее 7 мг/дм^3 . Некоторые авторы (Мордухай-

Болтовской, 1972; Никаноров, 1972) объясняют такое явление для водоемов-охладителей интенсивным перемешиванием воды по мере прохождения технологического цикла. В остальных исследованных искусственных водных объектах кислородный режим в летний период был несколько хуже (рис. 5, 6).

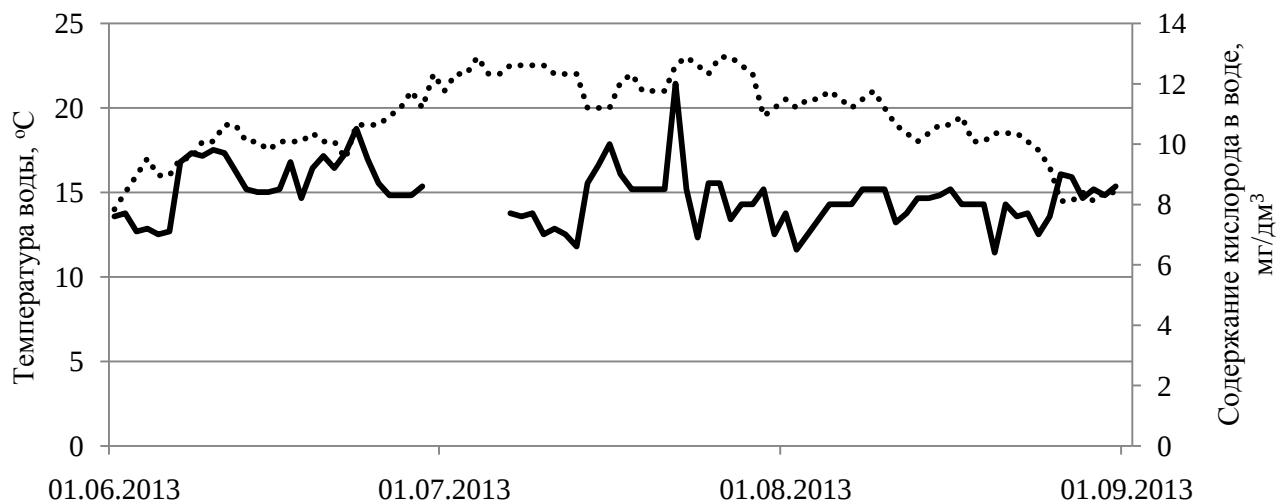


Рис. 5. Динамика температуры воды и концентрации кислорода за 2013 г. в Нювчимском водохранилище.

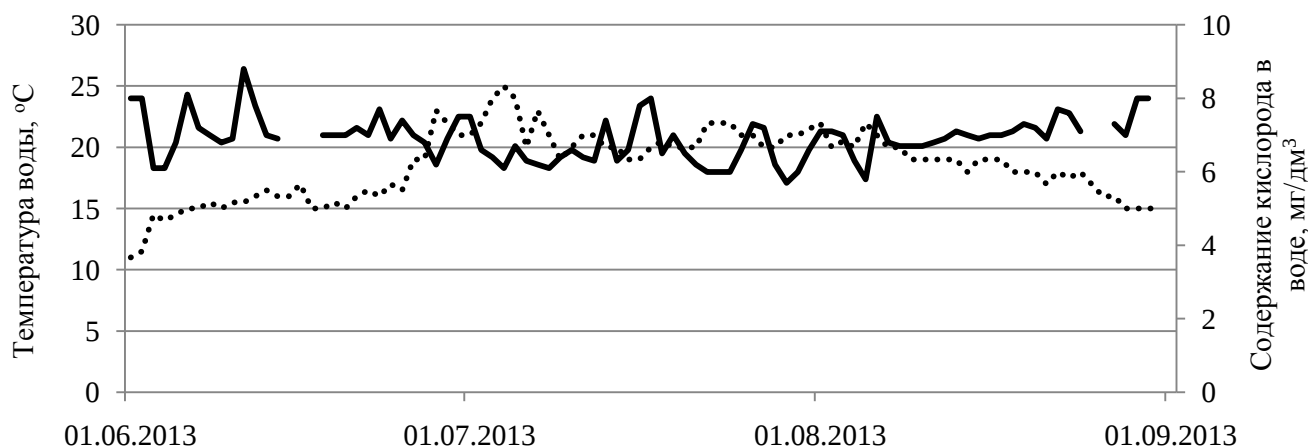


Рис. 6. Динамика температуры воды и концентрации кислорода за 2013 г. в Кажимском водохранилище.

Средняя продолжительность периода со снежным покровом — от 175 до 200 дней. Ледовые явления на реках и водоемах начинаются во второй-третьей декаде октября, а начало весеннего ледохода приходится на вторую половину апреля — середину мая. Средняя продолжительность периода с ледовыми явлениями составляет 180-220 дней. Суммарное испарение с суши, определенное как разница между атмосферными осадками и речным стоком,

изменяется от 550 мм до 280 мм. Градиент увеличения указанных выше показателей направлен с юга на северо-восток республики (Атлас по климату..., 1997).

3.2. Исследуемые водоемы

В соответствии с задачами исследования были выбраны: Нювчимское и Кажимское водохранилища, водоем-охладитель Печорской ГРЭС, а также пруды в дачном массиве г. Сыктывкара. Первые два водоема (русловые водохранилища) созданы в середине 18 в. перекрытием русла их основных водотоков – рек Нювчим и Кажим. Прямого соединения водоема-охладителя с рекой нет, вода в него поступает через насосную станцию на берегу р. Печора, а сбрасывается через небольшой водоотводящий канал (наливное водохранилище). У дачных прудов (карьеры) связь с водотоком (р. Дырнос – приток 1-го порядка р. Сысола) временная односторонняя (только в весенний период).

3.2.1. Общее описание и гидрология

Кажимское водохранилище (русловое речное) расположено на юге Республики Коми на р. Кажим (бассейн р. Сысола), у пос. Кажим Койгородского района, в 240 км от г. Сыктывкара (рис. 7). Оно было построено и задействовано в 1758 г. для нужд чугунолитейного завода. В дальнейшем во время лесосплава служило для регулирования воды в р. Сысола. Общая длина плотины составляет 1,2 км, наибольшая длина водоема - 4,5 км, ширина до 0,5 км, глубина до 6,3 м. Площадь водной поверхности около 200 га.

Дно водохранилища повсеместно твердое, песчаное, вблизи притоков изредка встречаются илы мощностью до 10-20 см. Степень зарастания водной растительностью (осока, кубышка, рдест) до реконструкции плотины составляла не более 8 % акватории (Захаров, 2007), после реконструкции и поднятия уровня воды на 1 м – 5 % (Кадастр особо..., 2014). В 2014 г. завершены работы по замене деревянного водосброса на монолитное железобетонное сооружение, осуществлен пуск воды по новому руслу, старое водосбросное сооружение демонтировано, тело плотины реконструировано на протяженности 1,12 км, были проведены работы по устройству водоспуска (Госдоклад о состоянии..., 2013).

На территории Кажимского водохранилища функционирует (с 2010 г) холодноводное садковое форелевое хозяйство ООО «Кажим». Садковые площади хозяйства составляют 2570 м², где выращивается около 200 т разновозрастной форели в год (Госдоклад о состоянии..., 2012).



Рис. 7. Карта-схема Кажимского водохранилища.

Нювчимское водохранилище (русловое речное) расположено в южной части Республики Коми на реке Нювчим у пос. Нювчим Сыктывдинского района. Оно было возведено в середине 18 века для нужд чугунолитейного завода. В 1977 г. по причине полного износа конструкций водосброс был разобран и водохранилище спущено. После восстановления в 1998 г. фактическая площадь водохранилища составляет при НПУ 100,00 – 1,19 км², при ФПУ 101,0 – 1,72 км², (172 га). Объем воды в водохранилище при НПУ 100,0 – 2,37 млн. м³, при ФПУ 101,0 – 3,88 млн. м³. Наибольшая его длина составила 3,4 км, ширина до 0,5 км, глубина до 7 м. Водохранилище является проточным водоемом, в которое впадают реки Нювчим и Дендель, вытекает р. Нювчим (рис. 8).



Рис. 8. Карта-схема Нювчимского водохранилища.

На территории Нювчимского водохранилища (с 2006 г.) расположено холодноводное садковое форелевое хозяйство ООО «Нювчим», где ежегодно выращивается до 80 т разновозрастной форели (Госдоклад о состоянии..., 2012).

Водоём-охладитель Печорской ГРЭС (водохранилище наливного типа) создан искусственно в правобережье р. Печора в 1984 г. Вблизи города Печора были залиты два небольших озера и прилегающие заболоченные лесные участки, где предварительно были спилены деревья и намыт песок с примесью глины. Площадь водоёма составила 574 га. Он вытянут с запада на восток, продольная ось около 5 км, максимальная ширина до 1,5 км. Средняя глубина в пределах 5 метров, максимальная составляет около 14 м. Береговая линия водоема практически неизрезанна, один из берегов – южный, укреплен бетонными плитами. Общий объем около 30 млн. м³ (рис. 9).

Водоем-охладитель имеет оборотное водоснабжение, потери воды происходят за счет фильтрации и транспирации. Подпитка необходимого объема производится из р. Печора и продолжается до 10 месяцев в году. Температура воды на водосбросе и малой акватории охладителя изменяется от 12-15 °С зимой до 30-35 °С летом, а льдом покрывается не более 30% площади.

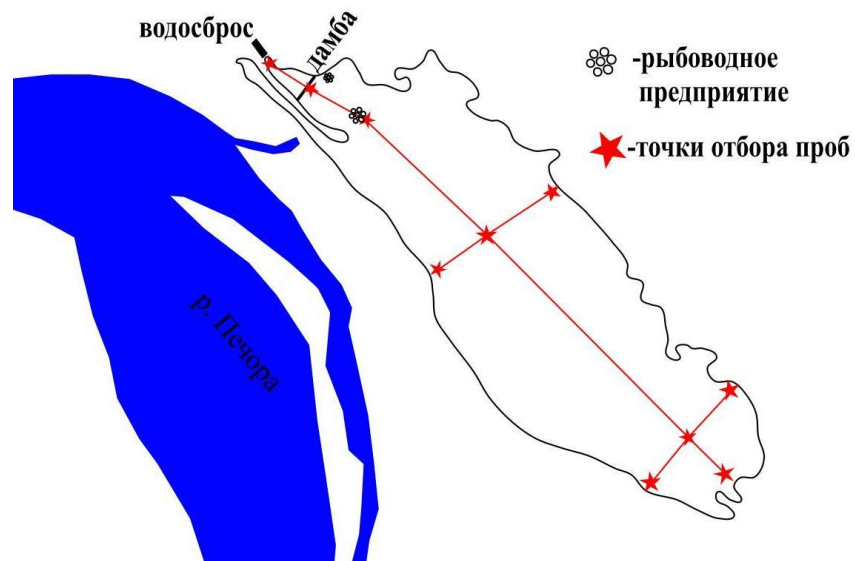


Рис. 9. Карта-схема водоема-охладителя ПГРЭС.

На территории водохранилища в 80-90 х гг. прошлого столетия располагалось крупнейшее в РК рыбоводное предприятие АО «Рыбосадковое хозяйство». В основе рыбоводных технологий лежало использование теплых вод от гидроэлектростанции и круглогодичное выращивание рыбы. Оно имело 5 линий на 575 садков с общей площадью 6912 м² и плановой мощностью 450 т карпа, 100 т форели и 30 т бестера. Общее количество производимой рыбы в конце 1980-х годов достигало 300 т. В конце 1990-х годов предприятие

было закрыто. С 2010 г. там располагается рыболовное хозяйство ООО «Аквакомплекс», занимающееся товарным выращиванием сибирского осетра, стерляди и радужной форели.

Пруды в дачном обществе «Строитель» в г. Сыктывкар. Пруд № 1 имеет вытянутую форму, поскольку образован при помощи землеуглубительных работ в русле ручья. Его длина составляет около 300 м, площадь водного зеркала примерно 6 га. Грунт песчаный с наилком. Пруд № 2 имеет овальную форму, длину порядка 100 м и площадь зеркала около 3 га. По-видимому, в весенний период данные водоемы соединяются протокой с р. Дырнос являющейся притоком р. Вычегда. В летний период поверхность пруда № 2 может полностью покрываться малой ряской (рис. 10).

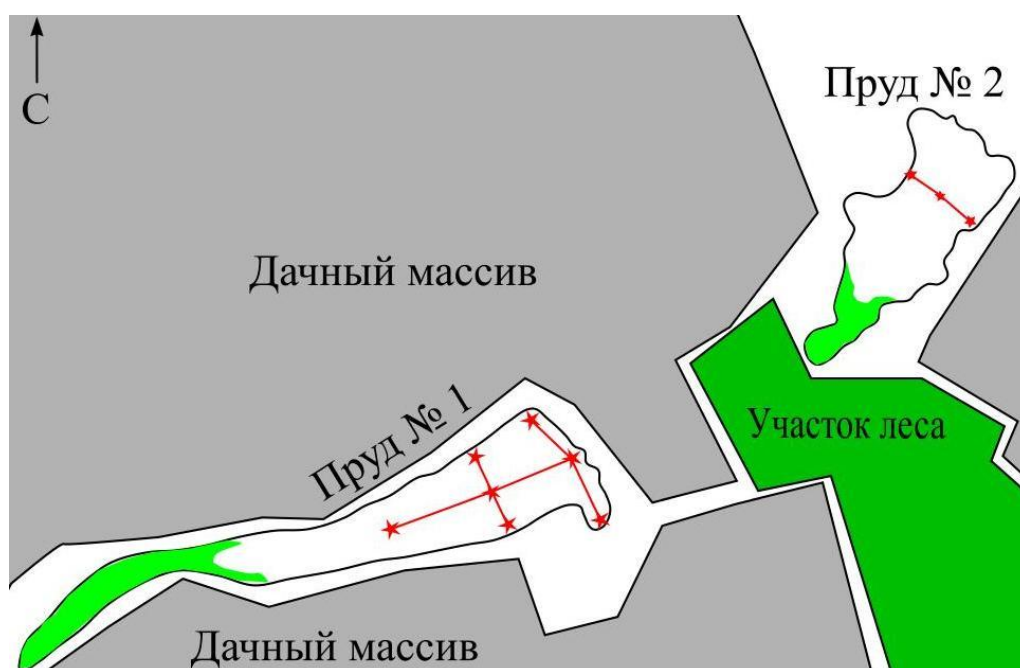


Рис. 10. Карта-схема прудов № 1 и № 2 в районе г. Сыктывкар.

3.2.2. Гидрохимическая характеристика и трофический статус исследованных водных объектов

Вода в Кажимском водохранилище относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу с низкой общей минерализацией, составляющей $45,4 \text{ мг/дм}^3$. Содержание гидрокарбонатов в ионном составе вод выше ($22,7\text{--}32,2 \text{ мг/дм}^3$), чем сульфатов ($2,1\text{--}2,5 \text{ мг/дм}^3$), также отмечаются очень низкие концентрации хлоридов: $<0,05 \text{ мг/дм}^3$ (табл. 7). Вода желтоватого цвета, отличается повышенной цветностью ($153^\circ\text{--}183^\circ$) с прозрачностью $0,7\text{--}0,8 \text{ м}$, при средних глубинах $2\text{--}3 \text{ м}$ (тах $5,5 \text{ м}$). В период исследований (лето 2013 г.) газовый режим в водоеме был

Таблица 7

Основные показатели химического состава воды исследованных водоемов

Определяемый показатель		Нювчимское водохранилище	р. Нювчим	р. Дендель	Кажимское водохранилище	Пруды дачного общества	Водоем-охладитель ПГРЭС	р. Печора
рН	рН	7,33	7,41	7,52	–	–	8,4	–
	±Δ	0,10	0,10	0,10	–	–	–	–
Удельная электропроводность, мкСм/см	æ	180,14	244,50	306,00	–	336,25	88,80	–
	±Δ	18,00	12,00	15,00	–	17,00	9,00	–
Взвешенные вещества, мг/дм ³	ρ	–	–	–	87,57	16,00	<5	<5
	±Δ	–	–	–	7,00	4,00	–	–
Цветность, градусы	X	55,00	42,00	34,00	172,14	65,75	39,80	32,77
	±Δ	4,86	4,00	4,00	8,00	5,00	4,00	4,08
Перманганатная окисляемость, мг/дм ³	ρ	–	–	–	18,39	13,98	6,16	–
	±Δ	–	–	–	1,81	1,38	0,60	–
ХПК. мг/дм ³	ρ	30,57	19,00	25,00	36,29	41,25	26,80	18,88
	±U	9,29	5,50	7,00	10,71	12,25	8,00	5,78
БПК ₅ . мг/дм ³	ρ	–	–	–	1,93	–	–	–
	±Δ	–	–	–	0,26	–	–	–
НСО ₃ ⁻ . мг/дм ³	ρ	75,23	115,45	157,00	26,00	176,50	61,96	66,92
	±Δ	2,70	2,85	3,00	2,41	3,00	2,60	2,62
СГ, мг/дм ³	ρ	<0,50	<0,50	<0,50	<0,50	18,80	1,96	0,96
	±Δ	–	–	–	–	1,40	0,30	0,23
РО ₄ ³⁻ , мг/дм ³	ρ	<0,03	0,05	0,06	0,06	0,52	<0,030	0,09
	±Δ	–	0,01	0,01	0,01	0,06	–	0,01

Примечание: превышение ПДК выделено заливкой.

Определяемый показатель		Нювчимское водохранилище	р. Нювчим	р. Дендель	Кажимское водохранилище	Пруды дачного общества	Водоем-охладитель ПГРЭС	р. Печора
P_{общ} , мг/дм ³	ρ	–	–	–	–	0,18	<0,010	0,03
	±U	–	–	–	–	0,06	–	0,01
SO₄²⁻ , мг/дм ³	ρ	2,10	2,60	<2,0	2,36	9,20	6,66	3,66
	±Δ	0,80	0,80	–	0,80	1,20	0,90	0,80
N-NH₄⁺ , мг/дм ³	ρ	<0,020	<0,020	<0,020	0,04		<0,020	<0,020
	±Δ	–	–	–	0,01		–	–
NO₃⁻ , мг/дм ³	ρ	<0,044	<0,044	<0,044	<0,044	1,50	0,31	<0,044
	±Δ	–	–	–	–	0,40	0,10	–
Ca , мг/дм ³	ρ	12,71	17,40	25,00	5,10	41,00	9,10	10,86
	±U	2,03	2,75	4,00	0,81	6,50	1,46	1,75
Mg , мг/дм ³	ρ	2,91	3,85	6,10	1,38	7,05	2,54	2,38
	±U	0,43	0,55	0,90	0,21	1,05	0,40	0,35
Na , мг/дм ³	ρ	3,09	4,00	4,60	2,30	14,98	3,60	2,59
	±U	0,49	0,60	0,70	0,33	2,25	0,52	0,39
K , мг/дм ³	ρ	0,40	0,45	0,73	0,35	9,63	0,79	0,36
	±U	0,08	0,11	0,17	0,08	1,55	0,19	0,09
Fe , мг/дм ³	ρ	0,03	0,10	0,05	1,02	0,02	0,02	0,03
	±U	0,01	0,02	0,01	0,15		0,01	0,01
Mn , мкг/дм ³	ρ	<1,0	1,30	<1,0	19,14	2,03	2,70	<1,0
	±U	–	0,40	–	6,00	0,67	0,80	–

Примечание: превышение ПДК выделено заливкой.

Определяемый показатель		Нювчимское водохранилище	р. Нювчим	р. Дендель	Кажимское водохранилище	Пруды дачного общества	Водоем-охладитель ПГРЭС	р. Печора
Zn, мкг/дм ³	ρ	<5,0	<5,0	<5,0	–	–	3,03	<5,0
	±U	–	–	–	–	–	1,03	–
Pb, мкг/дм ³	ρ	–	–	–	–	–	<2,0	–
	±U	–	–	–	–	–	–	–
Cd, мкг/дм ³	ρ	–	–	–	–	0,15	<0,20	–
	±U	–	–	–	–	0,06	–	–
Cu, мкг/дм ³	ρ	4,20	3,00	2,30	2,09	1,68	7,10	2,67
	±U	1,66	1,30	1,00	0,87	0,73	2,84	1,12
Нефтепродукты, мг/дм ³	ρ	–	–	–	–	0,009	0,007	0,014
	±U	–	–	–	–	0,005	0,004	0,005
Фенол, мкг/дм ³	ρ	–	–	–	–	3,23	<0,50	<0,50
	±Δ	–	–	–	–	0,58	–	–

Примечание: превышение ПДК выделено заливкой.

благоприятный. Активная реакция воды была слабокислой или близка к нейтральной (6,5-7,1). В водоеме зафиксировано значительное повышение концентрации взвешенных веществ (77-105 мг/дм³).

Химическое потребление кислорода (ХПК) и перманганатной окисляемости (ПО) превышают установленные ПДК в 2-3 раза. В поверхностных водах, дренирующих заболоченные и покрытые лесом территории, содержится значительное количество гумусовых веществ. Вымытые из болот и лесной подстилки, они поступают в реки, что выражается в увеличении ПО и цветности содержащих их вод (Хохлова, 1979). Как правило, с гумусовыми соединениями также ассоциированы железо, марганец и медь. В водах Кажимского водохранилища наблюдалось превышение ПДК для концентраций марганца (1-4 ПДК) и железа (9-12 ПДК). К водосборной площади Кажимского и Нювчимского водохранилищ относятся территории с железистыми подзолами и подзолисто-болотными иллювиально-гумусовыми почвами с запасами железа и серного колчедана (Атлас Коми АССР, 1964). Также в болотах пойм рек Кажим, Нювчим и Дендель распространены дерновые и болотные железные руды (Производительные силы..., 1955).

Микроэлементный состав донных отложений для большинства элементов соответствовал региональным фоновым показателям (Атлас почв..., 2010). Однако, содержание значительного количества железа (59000-65000 мг/кг) также свидетельствует о сильном влиянии болотных вод на процесс формирования химического состава вод Кажимского водохранилища (табл. 8).

Особо следует отметить, что на период исследований существенных отличий гидрохимических показателей в зоне садков рыбоводного хозяйства и на контрольных участках водоема не наблюдалось. Качество воды в водохранилище оценивается как «загрязненные воды», по большинству показателей водохранилище можно отнести к β -мезосапробным водоемам.

Вода Нювчимского водохранилища относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу с невысокой минерализацией – 102,4 мг/дм³. Прозрачность в период исследования (лето 2013 г.) составляла в среднем 1,4 м, цвет желтовато-зеленый. Верхние слои воды прогревались до 18,6 ° -24 ° С (в среднем 23,2 °), на глубине температура составляла в среднем 21,6 ° С. Газовый состав вод в летний период характеризовался нормальным содержанием растворенного кислорода у поверхности 6,4-8,3 мг/дм³, и некоторым его дефицитом на глубине 3,9-6,1 мг/дм³. Активная реакция среды слабощелочная – в среднем 8,3 (7,4-9,1) у поверхности, наибольшие значения отмечались в зарослях прибрежных растений. У дна средние значения рН колебались в пределах 7,2-8,0.

Химическое потребление кислорода (ХПК) и перманганатной окисляемости (ПО) превышают установленные ПДК в 2-3 раза, что свидетельствует о наличии органических веществ в воде. Содержание биогенов в поверхностных и придонных слоях водохранилища (аммонийного азота, нитритов, фосфатов) не превышало ПДК, установленных для рыбохозяйственных объектов.

Таблица 8

Химический состав донных отложений исследованных водохранилищ Республики Коми

Определяемый показатель	Водохранилище		
	Кажимское	Нювчимское	ПГРЭС
Cu, мг/кг	22,5	12,4	16,9
Pb, мг/кг	22,5	9,1	1,7
Cd, мг/кг	0,4	0,7	<0,1
Zn, мг/кг	134,5	89,8	17,5
Ni, мг/кг	76,0	26,8	9,4
Co, мг/кг	40,0	11,0	2,2
Mn, мг/кг	1250,0	1130,0	170,0
Cr, мг/кг	72,5	31,5	11,9
Fe, мг/кг	62000,0	43500,0	6566,7
Al, мг/кг	51500,0	32250,0	14666,7
Ca, мг/кг	7000,0	7575,0	2900,0
Mg, мг/кг	8050,0	3350,0	1123,3
K, мг/кг	7450,0	7850,0	5266,7
P, мг/кг	1650,0	1932,5	333,3
S, мг/кг	2000,0	1257,5	303,3
Si, мг/кг	17150,0	8100,0	4646,7
As, мг/кг	6,8	14,5	3,8
Hg, мкг/кг	210,0	98,3	11,3
N, %	0,7	0,6	0,1
C, %	9,2	7,8	0,7
Органическое вещество, %	>15,0	>15,0	1,3
pH (вод,)	5,4	5,7	6,1
pH (сол,)	4,4	5,2	5,6
æ, мкСм/см	75,5	121,3	51,8
HCO₃⁻, мг/кг	920,0	497,5	116,7
CO₃²⁻, мг/кг	<40,0	<40,0	<40,0
Cl⁻, мг/кг	23,0	17,0	7,9
SO₄²⁻, мг/кг	810,0	562,5	<240,0
Ca (в.в.), мг/кг	430,0	313,5	106,7
Mg (в.в.), мг/кг	94,5	65,0	<36,0
K (в.в.), мг/кг	72,0	27,0	<20,0
Na (в.в.), мг/кг	75,5	26,9	<10,0
N-NO₂, мг/кг	0,2	0,1	0,1
PO₄³⁻, мг/кг	4950,0	5400,0	656,7
N-NH₄⁺, мг/кг	181,5	70,1	19,7
N-NO₃⁻, мг/кг	<1,0	<1,0	<1,0
Na (обм.), ммоль/100 г	<0,5	<0,5	<0,5

Микроэлементный состав донных отложений для большинства элементов соответствовал региональным фоновым показателям (Атлас почв..., 2010). Как и в Кажимском водохранилище содержание большого количества железа (33000 до 56000 мг/кг) в донных отложениях свидетельствует о сильном влиянии болотных вод на процесс формирования химического состава вод водохранилища (см. табл. 8).

Качество воды оценивается как «чистые воды», по большинству показателей водохранилище можно отнести к олигосапробным водоемам.

Химический состав воды водоема-охладителя Печорской ГРЭС определяется интенсивностью водообмена с главным источником водоснабжения (р. Печора), а также составом сбросных вод с агрегатов электростанции. Также в питании велика роль талых и дождевых вод. Воды р. Печора в среднем течении относятся к среднеминерализованным (до 380 мг/дм³) гидрокарбонатного класса с амплитудой активной реакции от нейтральной до слабощелочной (Состояние изученности..., 1997).

В период исследования (июль 2013 г.) вода водоема-охладителя ПГРЭС относилась к гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевому типу с невысокой минерализацией - 86,6 мг/дм³. Активная реакция среды в малой акватории была слабощелочной (рН у водосброса – 7,9, 0,5 км от водосброса – 8, 1 км от водосброса – 7,95). Возможно, это результат различных технологических процессов, применяемых на Печорской ГРЭС. Увеличение рН в удаленной части водоема до 8,1-8,5, а в середине до 8,8-9,1 может происходить в результате зарастания части ложа водного объекта макрофитами или развития водорослей (Курбатова и др, 2013). Хорошая прогреваемость верхнего слоя воды в период отбора проб ($t_{\text{воды}} = 22,5^{\circ}\text{--}23,6^{\circ}\text{C}$) и отсутствие течения могли способствовать этим процессам (наблюдалось небольшое цветение). Температура воды в верхних слоях была не однородна по площади водохранилища. Наибольшие показатели отмечены в 10 м от водосброса – 30° C, по середине струеразбивающей дамбы – 26° C. На остальной акватории температура верхнего слоя воды изменялась от 17,2° до 23,6° C. Превышение по различным ионам и микроэлементам в воде отмечено только для цинка (2,7-3,4 ПДК) и меди (5,7-8 ПДК).

Отмечена низкая концентрация микроэлементов в составе донных отложений в водоеме-охладителе ПГРЭС по сравнению с водохранилищами юга республики Коми. В качестве основной причины этого можно предположить относительно небольшой возраст (около 30 лет) той части ложа водоема, где производился отбор проб грунта. Также при создании водохранилища наблюдается переустройство профиля надводной и подводной частей берега нового водоема. Происходит оно за счет волновой абразии, обвальных, осыпных, оползневых, просадочных эрозионных процессов, а также аккумуляция размытых и обрушившихся пород и переноса наносов вдоль берега течениями. Данные процессы приводят к образованию

вторичных грунтов в береговой зоне и ложе водохранилища, отличающихся обедненным химическим составом (Буторин, 1984а).

Качество воды оценивается как «чистые воды», по большинству показателей водохранилище можно отнести к олигосапробным водоемам.

Вода в прудах дачного общества «Строитель» в г. Сыктывкар по гидрохимическим показателям (см. табл. 7) относится к гидрокарбонатно-кальциевому классу 1 типа с повышенным содержанием ионов натрия и калия. Отмечена наибольшая (из всех исследованных нами водоемов) величина минерализации (пруд № 1 - 260 мг/л и пруд № 2 - 300 мг/л соответственно), а также повышенное содержание фосфатов (3,5 ПДК для мезотрофного водоема). Видимо, эти особенности являются следствием применения на дачных участках, относящихся к водосборной площади прудов, различных удобрений, что ускоряет процесс естественного эвтрофирования водоема.

По показателям для оценки качества воды данные пруды относятся к разным классам, от ксеносапробов до полисапробов.

Наблюдения за состоянием фауны водных беспозвоночных, проводились на Кажимском водохранилище летом 2007, 2008 и 2013 гг.. В результате в структуре бентофауны было отмечено изменение комплекса доминирующих по биомассе групп. В 2007 г. это были личинки хирономид и малощетинковые черви. В 2013 г. преобладали личинки хирономид и моллюски (Захаров, 2014). По данным наблюдений, отмечена тенденция увеличения количественных показателей развития зоопланктона в водоеме (см. табл. 9).

Таблица 9

Количественные показатели развития водных беспозвоночных в Кажимском водохранилище

	Показатель	Годы		
		2007 г.	2008 г.	2013 г.
Бентос	Средняя численность, тыс.экз./м ²	3,8±1,3	8,3±3,7	12,4±5,7
	Средняя биомасса, г/м ²	0,9±0,3	5,4±3,5	3,7±1,5
	Трофность	Ультраолиготрофный	β-мезотрофный	α-мезотрофный
Планктон	Средняя численность, тыс.экз./м ³	31,7 ± 13,6	46,8 ± 17,9	309,7 ± 64,8
	Средняя биомасса, г/м ³	0,9 ± 0,7	1,8 ± 1,7	3,0 ± 0,6
	Трофность	Олиготрофный	α -мезотрофный	β -мезотрофный

В 2013 г. в нижней части водохранилища (зона расположения садков) был обнаружен представитель паразитических веслоногих ракообразных *Ergasilus* sp., численность которого здесь достигала 80 экз./м³ (Захаров, 2014). Известно, что высокая плотность посадки рыб, характерная для рыбоводных хозяйств (относительно плотности рыб в естественном водоеме), является благоприятным фактором для развития фауны их экто и эндопаразитов (Ванятинский

и др., 1979). Судя по всему, организация рыбоводного хозяйства способствовала увеличению численности представителя рода *Ergasilus* sp..

Трофический статус (по Китаев, 2007) Кажимского водохранилища, основанный на количественных показателях развития зоопланктона и зообентоса (табл. 9), изменялся от ультраолиготрофного до β -мезотрофного. В качестве основных причин, можно предположить как межгодовую динамику так и влияние садкового хозяйства на трофность водоема.

Наблюдения за состоянием фауны водных беспозвоночных, проводились на Нювчимском водохранилище летом 2013 и 2014 гг. Средняя численность общего зообентоса за оба года составила $12,2 \pm 4,6$ тыс. экз./м² при биомассе $7,1 \pm 2,1$ г/м². Комплекс доминирующих по биомассе групп представлен моллюсками (57,3 %) и личинками хирономид (23,6 %). Максимальные показатели биомассы (от 3,3 до 22,4 г/м²) отмечены в заливах со сторон впадения р. Нювчим и р. Дендель, минимальные (от 0,3 до 5,9 г/м²) в открытой части водоема (Васильева, Батурина, 2015).

Исследование планктонных организмов в водохранилище было проведено в летний период 2013 гг. Средняя численность зоопланктона в водохранилище составила $194,4 \pm 31,5$ тыс. экз./м³, биомасса – $1,3 \pm 0,3$ г/м³. Достоверных отличий в количественном распределении зоопланктеров по акватории водохранилища не выявлено. Однако на участке со стороны впадения р. Нювчим биомасса была выше, за счет развития фитофильных видов, обитающих в развитых здесь зарослях высших водных растений (Захаров, 2014). По количественным показателям развития планктона и бентоса трофический статус водоёма оценивается как α -мезотрофный (Батурина и др., 2015).

В водоеме-охладителе Печорской ГРЭС, по результатам исследования 2013 г., средняя численность общего зообентоса составила $80,6 \pm 43,0$ тыс. экз./м² при биомассе $1,3 \pm 0,5$ г/м² (табл. 10). Доминирующую роль в структуре населения зообентоса по общим показателям играют ракообразные (Copepoda и Cladocera $\approx 83,7$ % по численности и 53,1 % по биомассе). К субдоминантой группе по показателям биомассы относятся олигохеты (20,4 %) и личинки хирономид (19,9).

Распределение донной фауны по водоему имеет неравномерный характер. При сравнении 6 точек отбора проб из продольного разреза водохранилища установлен градиент увеличения биомассы бентоса по мере удаления от водосброса (от 0,04 г/м² у водосброса до 0,98 г/м² в 50 м от берега максимально удаленной части). На численно-весовые характеристики донных беспозвоночных основное влияние оказывает тип грунта. В малой акватории где расположен водосброс и струеразбивающая дамба ложе водоема отсыпано гравием, а берега укреплены железобетонными плитами. Судя по всему, активное развитие макробентических

групп на таком субстрате не возможно, что определило низкие величины численно-весовых показателей донных беспозвоночных в пробах на участке малой акватории.

Таблица 10

Средняя численность (N , тыс.экз./м²) и средняя биомасса (Bm , г/м²) зообентоса и зоопланктона в водоеме-охладителе Печорской ГРЭС

	Бентос		Планктон	
Показатель	N , тыс.экз./м ²	Bm , г/м ²	N , тыс.экз./м ³	Bm , г/м ³
Среднее значение	80,6±43	1,3±0,5	83,1±19,1	0,4±0,1
Трофность	Олиготрофный		Ультраолиготрофный	

По количественным показателям развития организмов зоопланктона трофический статус водоёма оценивается как ультраолиготрофный, зообентоса как олиготрофный. Низкие величины показателей биомассы могут объясняться влиянием комплекса факторов. В качестве основных можно указать искусственное строение части ложа и одамбированность (обкладка железобетонными плитами) левого берега водохранилища, абразия правого берега с переоткладкой грунта вдольбереговыми течениями, специфический температурный и гидрохимический режимы.

В прудах дачного общества г. Сыктывкар за период исследования в 2012 г. обнаружено 9 таксономических групп донных беспозвоночных. Средняя численность зообентоса в пруд № 1 / пруд № 2 составила 33±10,6 / 68,5±32,3 тыс. экз./м², при биомассе 3,8±1,5 / 0,9±0,3 г/м² соответственно. Доминирующее положение в структуре населения зообентоса в пруду № 1 по биомассе занимают личинки хирономид (36,9 %), ракообразные (35 %) и олигохеты (19,1 %), а в пруду № 2 ракообразные (70 %) и личинки хирономид (25 %). Средняя биомасса зоопланктона варьировала от 5 г/м³ в пруду № 1 до 29,4 г/м³ в пруду № 2.

По количественным показателям развития зообентоса трофический статус пруда № 1 оценивается как α-мезотрофный, пруда № 2 как ультраолиготрофный. Однако по количественным показателям развития зоопланктона трофический статус пруда № 1 оценивается как β-мезотрофный, пруда № 2 как политрофный.

Пруд № 2 (по сравнению с прудом № 1) характеризуется меньшими размерами и глубиной, 10-15 % береговой линии затянута сплавиной. Практически весь летний период водная поверхность покрыта ряской малой. Судя по всему, в придонный слой водоема поступает большое количество ряски и опада надводных растений, что приводит к резкому ухудшению кислородных условий и снижению величин биомассы бентоса.

Таким образом, ведущую роль в формирование гидрохимического состава Нювчимского и Кажимского водохранилищ, расположенных в одной географической зоне, играют болотные

и лесные массивы в поймах питающих их рек. Указанные водохранилища, характеризующиеся разным периодом существования, обладают сходным трофическим статусом.

Водоем-охладитель Печорской ГРЭС отличается низкой трофностью, ввиду слабого развития организмов макробентоса в водоеме, что может являться следствием как специфики внутриводоемных процессов, так и особенностей термического и гидрохимического режимов. В прудах дачного общества в районе г. Сыктывкара наблюдается процесс эвтрофирования, приводящий к ухудшению экологических условий для донной фауны водоема.

3.2.3. Факторы антропогенного воздействия

Ихтиофауна Нювчимского и Кажимского водохранилищ включает ряд видов рыб, постоянно присутствующих в уловах рыбаков-любителей, это – щука, плотва, ерш и окунь. Численность их невысока и сопоставима с таковой в водоемах, расположенных на урбанизированных территориях. Химический состав исследованных водохранилищ юга РК характеризуется некоторой специфичностью, тем не менее, является удовлетворительным для рыбохозяйственных водоемов. Они также обладают от умеренного до среднего классами трофности, что не позволяет однозначно подтвердить факт влияния садкового рыбоводного хозяйства на процесс естественного эвтрофирования водоемов. Таким образом, главными факторами, лимитирующими численность рыб в водохранилищах, являются высокий пресс несанкционированного любительского рыболовства и нестабильный гидрологический режим в период весеннего половодья, когда наблюдается размножение весеннее-нерестующих фитофильных видов рыб (щука, плотва, окунь). Состояние указанных видов рыб характеризуется следующими негативными признаками: преобладание в контрольных уловах рыб младших возрастов (3-5 лет) и отсутствие особей предельного (старшего) возраста.

Антропогенное воздействие на водоем-охладитель ПГРЭС характеризуется большей интенсивностью и выражено рядом факторов. Во-первых, сброс теплых вод повышает температуру воды, в малой акватории и прилегающей к ней зоне охлаждения. Температурный фактор, являясь одним из основных для процесса формирования ихтиофауны в водоемах-охладителях, может напрямую воздействовать, как на структуру рыбного населения искусственного водоема, так и на особенности популяций слагающих ее видов (Татарко, 1968, 1977; Никаноров, 1977; Саппо, 1977; Голованов, 2012). Кроме того, существует опосредованный механизм влияния заключающийся в усилении действия токсичных веществ и изменении уровня рН и O_2 в процессе летнего «цветения» воды, что также оказывает негативное влияние на всю биоту водохранилищ (Лукьяненко, 1987). Во-вторых, данный водоем используется для садкового выращивания рыбы, при котором не редки случаи аварий

или нарушений технологий транспортировки и выращивания рыбоводной продукции. Как результат, рыбное население таких водоемов может пополняться культивируемыми или случайно интродуцированными видами рыб. В-третьих, водоем расположен в 3 км от г. Печора, что обуславливает наличие нерегулируемого рыболовства, степень которого возрастает в периоды аварий на садковом хозяйстве.

В прудах дачного общества идет активный процесс эвтрофирования, так как водосборная площадь состоит из дачных участков. Зарастающие берега и отмирающая в большом количестве масса ряски обеспечивают поступление большого количества растительного опада, ухудшающего кислородный режим водоема. В таких условиях возможно существование лишь узкоспециализированных видов рыб, таких как золотой карась или ротан-головешка.

ГЛАВА 4. ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

При анализе процессов, происходящих в водных экосистемах под воздействием природных и антропогенных факторов, необходимо знание региональных ихтиофаун, а именно процесса формирования видового состава рыб, закономерностей их распространения, экологии и биологических особенностей. В условиях длительного ухудшения среды обитания проблема инвентаризации рыбного населения становится особо актуальной, а информация о составе ихтиофауны может быть использована при разработке общероссийских и региональных программ по изучению и сохранению биологического разнообразия (Решетников, Шатуновский, 1997; Соколов, Решетников, 1997). Кроме того, уточненные данные по составу ихтиофауны водных объектов, включая и водоемы антропогенного происхождения в различных регионах (разработка региональных каталогов рыб), являются основой для составления полного списка рыб в континентальных водоемах России (Новоселов, 2000, 2010).

4.1. Структура рыбной части сообщества исследованных водоемов

Видовое разнообразие. По результатам работ, проведенных в различное время в исследованных нами водоемах Республики Коми, было выявлено 23 вида рыб, представленных как аборигенными, так и чужеродными (вселенными) рыбами, относящимися к 11 семействам). В составе ихтиофауны 14 видов являются нативными, 9 появились в результате саморасселения, направленной и спонтанной интродукции и рыбоводных работ (табл. 11). Из них 2 вида относятся к типично озерным рыбам (озерный гольян, и европейская корюшка). Еще 4 проводят часть жизненного цикла или постоянно обитают в реках (европейский хариус, речной гольян, усатый голец и пескарь). Самая большая группа – 10 видов являются озерно-речными и включают в основном широко распространенных рыб (сиг, щука, елец, плотва, уклейка, верховка обыкновенная, налим, окунь, ерш и налим).

Также в составе рыбной части сообщества отмечено 6 видов (стерлядь, сибирский осетр, бестер, радужная форель, карп и толстолобик) которые появились в составе ихтиофауны водохранилищ как объекты рыборазведения. Вселенный в пруд дачного массива (рыбаками-любителями или аквариумистами) головешка-ротан не только не имеет рыбохозяйственной ценности, но является нежелательным видом с большим инвазийным потенциалом (Решетников, 2001, 2009; Касьянов, Горошкова, 2012).

Состав ихтиофауны исследованных водоемов

Семейства и виды рыб	Наши данные (2008-2014 гг.)	Данные отчетов НИР и опросов рыбаков
I. Сем. ACIPENSERIDAE – осетровые:		
1. <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	-	+*(P)
2. <i>A. baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр	-	+*(P)
3. <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) х <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – бестер (белуга х стерлядь)	-	+ (P)
II. Сем. CYPRINIDAE – карповые:		
4. <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758) – уклейка	+(И)	-
5. <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758) – пескарь	-	+
6. <i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) – верховка обыкновенная	+(С)	-
7. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	-	+
8. <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – елец	-	+
9. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas, 1814) – голянь озерный	+	-
10. <i>Ph. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – голянь обыкновенный	+	-
11. <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	+	-
12. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – карп	+(P)	-
13. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – толстолобик белый	-	+(P)
III. Сем. BALITORIDAE – балиториновые		
14. <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758) – голец усатый	+	-
IV. Сем. ESOCIDAE – щуковые		
15. <i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758) – щука обыкновенная	+	-
V. Сем. OSMERIDAE – корюшковые		
16. <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) – корюшка европейская	+	-
VI. Сем. SALMONIDAE – лососевые		
17. <i>Parasalmo mykiss</i> Walbaum, 1792 – радужная форель	-	+(P)
VII. Сем. COREGONIDAE – сиговые		
18. <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758) – сиг	-	+
VIII. Сем. THYMALLIDAE – хариусовые		
19. <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758) – хариус европейский	-	+
IX. Сем. LOTIDAE – налимовые		
20. <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758) – налим	+	-
X. Сем. PERCIDAE – окуневые		
21. <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758) – ерш обыкновенный	+	-
22. <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – окунь речной	+	+
XI. Сем. ODONTOBUTIDAE – головешковые		
23. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка-ротан	+(И)	-
Общее число видов, в т.ч.:		23
• Аборигенные		14
• Вселенцы		9

Примечание: * - опросные данные; (+) – вид встречается; (-) – вид не отмечен; С – саморасселившиеся виды; И – интродуцированные виды; Р – объекты рыборазведения.

Систематика и таксономический статус. Современная ихтиофауна малых водохранилищ на территории Республики Коми представлена 11 семействами, среди которых по количеству видов доминирует семейство карповых. В него входят 10 видов (уклейка, верховка обыкновенная, озерный и обыкновенный гольяны, язь, елец, плотва, пескарь, а также разводимые карп и белый толстолобик), что составляет 43,5 % от всего состава ихтиофауны (рис. 11).

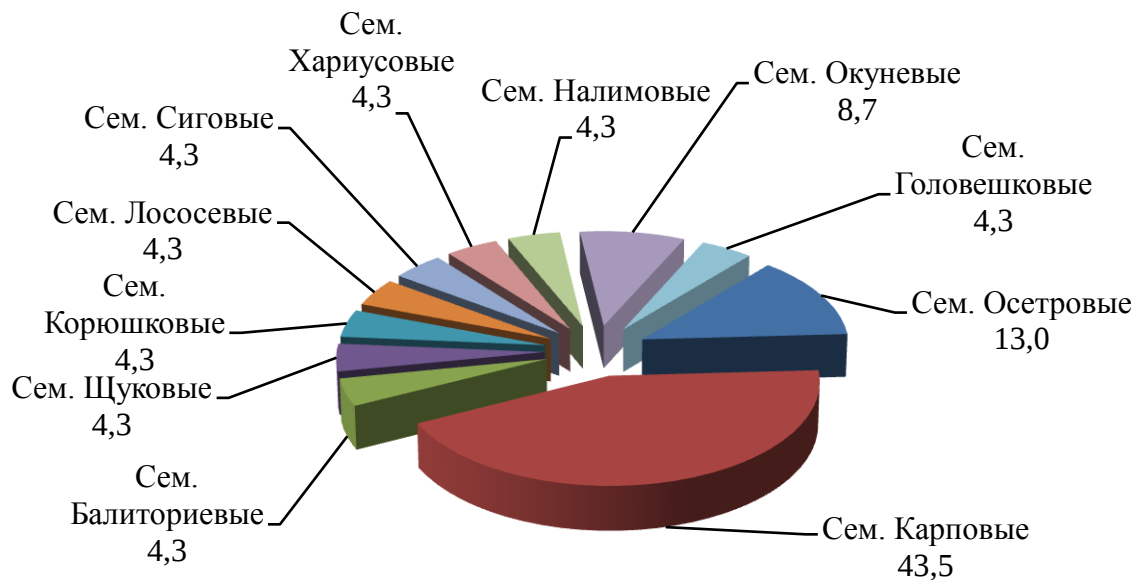


Рис. 11. Доля рыб (в %) разных систематических групп в составе ихтиофауны водохранилищ Республики Коми.

Три вида (или 13,0%) включает семейство осетровых – стерлядь, сибирский осетр (ленской популяции) и бестер, два вида (8,7%) семейство окуневых – речной окунь и ерш обыкновенный. По одному виду (по 4,4%) входит в семейства лососевых (форель радужная), сиговых (сиг), хариусовых (европейский хариус), корюшковых (европейская корюшка-снеток), щуковых (щука), балиториевых (голец усатый), налимовых (налим) и головешковых (головешка-ротан).

Принадлежность к фаунистическим комплексам. Всех рыб, обитающих в исследуемых водоемах, по классификации Г.В. Никольского (1956, 1980) можно отнести к 6 пресноводным фаунистическим комплексам (рис. 12). В видовом отношении наибольшее число пресноводных видов (9 или 39,1%) относится к бореальному равнинному комплексу. Составляющие его виды приспособлены к условиям обитания как в лотических так и лентических водных экосистемах бореальной зоны. Они не отличаются высокими требованиями к экологическим условиям (содержание кислорода в воде, температура, нерестовый субстрат), что обусловило

доминирование представителей бореального равнинного фаунистического комплекса в исследованных нами водных объектах. Он представлен сибирским осетром, щукой, язем, ельцом, пескарем, озерным гольяном, плотвой, ершом и окунем. В значительно меньшем количестве (4 вида или 17,5%) представлен бореальный предгорный фаунистический комплекс. Он включает форель радужную, европейского хариуса, речного гольяна и усатого гольца. Данные виды не адаптированы к условиям обитания озер и водохранилищ, поэтому встречаются лишь единично. По 3 вида (13%) входят в арктический пресноводный (сиг, европейская корюшка-снеток и налим), и древний верхнетретичный (стерлядь, бестер, карп). По 2 вида (8,7%) – в понтокаспийский пресноводный (уклейка, верховка обыкновенная) и автохтонный китайский равнинный (белый толстолобик и головешка-ротан) фаунистические комплексы.

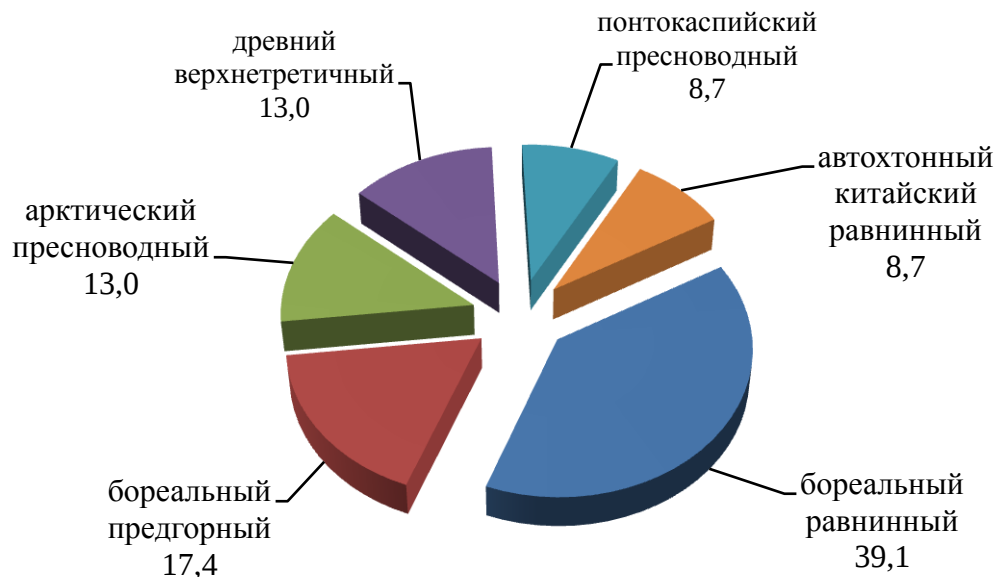


Рис. 12. Доля (в %) разных фаунистических комплексов в составе ихтиофауны водохранилищ Республики Коми.

Характер питания. По преимущественному характеру питания все виды, обитающие в малых водохранилищах и других техногенных водоемах РК, отнесены нами к 6 группам: виды с узкоспециализированным питанием воздушными насекомыми и водной растительностью (фитопланктоном), зоопланктоном и зообентосом, хищники и эврифаги (включая виды со смешанным питанием двумя основными видами корма) (рис. 13). В то же время следует иметь в виду, что деление ихтиофауны на вышеуказанные группы достаточно условно и характеризует лишь общие пищевые предпочтения. Фактически пищевые спектры практически всех видов

рыб выходят за рамки доминирующих групп кормовых объектов. Так, мелкие формы зоопланктона потребляет молодь практически всех видов рыб на ранних этапах онтогенеза.

Воздушными насекомыми как основным видом корма питается только одна верховка обыкновенная, что составляет лишь 4,4 % от всех рыб. Также один вид (когда-то выращиваемый на рыбоводных хозяйствах белый толстолобик) является по характеру питания типичным фитопланктофагом. Двумя видами (8,7 %) в составе ихтиофауны представлена группа зоопланктофагов – это уклейка и европейская корюшка-снеток. Преимущественно бентосным питанием характеризуются 6 видов (или 25,9 %): объекты рыбоводства сибирский осетр, стерлядь, бестер, а также сиг, пескарь и ерш. Хищное питание имеют 4 вида рыб (17,4 % от всей ихтиофауны водоемов): форель радужная и часть туводных хищных рыб (щука, налим, окунь).

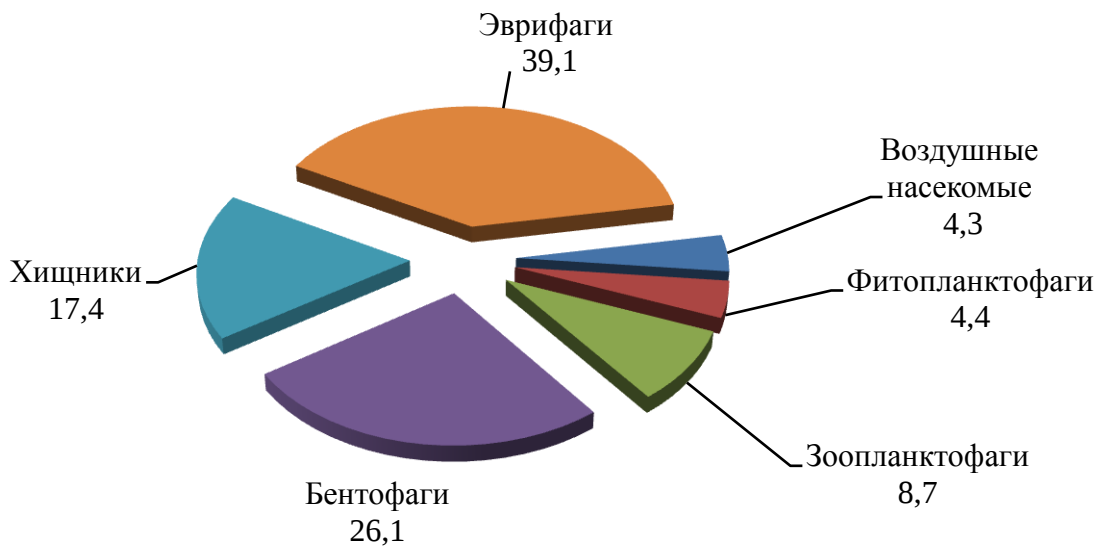


Рис. 13. Доля рыб (в %) с разным характером питания в водохранилищах Республики Коми.

Эврифаги составляют самую многочисленную группу из 9 видов (39,1 %), куда нами отнесены и рыбы со смешанным характером питания (см. рис. 13). Как правило, они имеют широкий пищевой спектр с преимущественным потреблением того или иного вида корма. Пресноводные рыбы-эврифаги представлены в основном карповыми (плотва, язь, елец, обыкновенный и озерный гольяны, разводимый карп), а также усатым гольцом, европейским хариусом и завезенным головешкой-ротаном.

Характер воспроизводства и время нереста. По характеру размножения (тип нерестилищ и способ откладки икры) подавляющее большинство рыб в исследованных водоемах на территории РК относятся к видам, использующим для откладки икры определенный субстрат (лито-, псаммофилы и другие донные субстраты, фито- и пелагофилы).

Вследствие особенностей гидрологического режима водохранилища характеризуются разнообразными условиями (речными, озерными и даже болотными), что предоставляет возможность для освоения его различными экологическими группами растений (Экзерцев, Лисицина, 1984). Как результат, в исследованных водных объектах наибольшим количеством видов – 11 (или 47,8 %) представлены фитофилы (рис. 14), т.е. рыбы, предпочитающие откладывать икру на растительный субстрат (залитая водная растительность, корневища или отмершие растения). К ним в основном относятся карповые рыбы – уклейка, верховка, язь, елец, плотва, озерный гольян, а также выращиваемые карп и белый толстолобик. По одному виду включают семейства щуковых (щука), окуневых (окунь) и балиториевых (усатый голец).

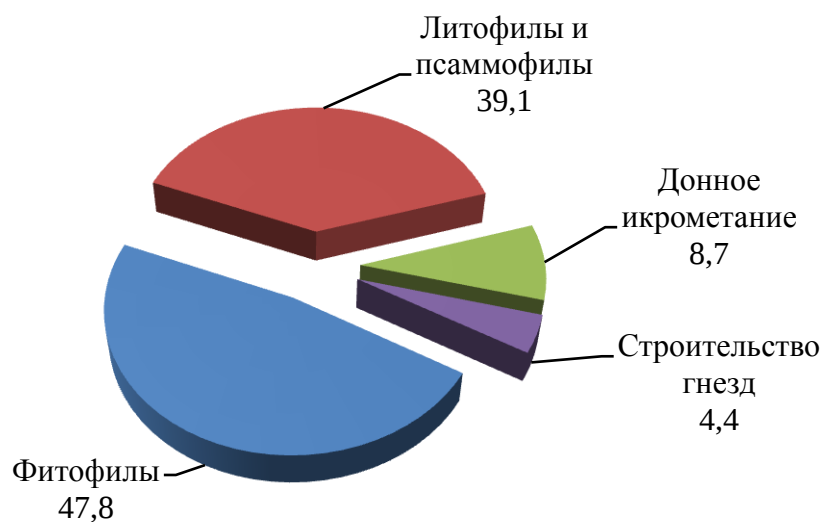


Рис. 14. Доля рыб (в %) с разным характером естественного воспроизводства в водохранилищах Республики Коми.

Группа рыб, нерестящихся на каменистых (литофилы) и песчаных (псаммофилы) участках дна, включают 9 видов (39,1 %). В нее входят сибирский осетр, стерлядь, бестер, сиг, европейский хариус, обыкновенный гольян, пескарь, европейская корюшка, а также ерш. Виды рыб, откладывающие донную икру независимо от типа грунта, характеризуются лишь 2 видами (8,7 %), а именно налимом и головешкой-ротаном. Радужная форель – единственный вид (4,4 %), биология которого предполагает устройство для откладки икры гнезда разной степени сложности, проявляя элементы заботы о потомстве (см. рис. 14).

По времени естественного воспроизводства (см. табл. 12) лишь по одному виду (по 4,4 %) нерестятся осенью (сиг) и зимой (налим). Подавляющее же большинство рыб (9 видов или 41,0 %) откладывают икру весной. В эту группу входят осетровые (сибирский осетр, стерлядь, бестер), радужная форель, европейский хариус, а также плотва, елец, щука и окунь. Такое же количество видов воспроизводится поздней весной и в начале лета. В основном это карповые

(язь, верховка, обыкновенный и озерный голяны, пескарь), а также европейская корюшка, усатый голец, ерш и головешка-ротан. У трех видов (13,0%) карповых рыб (уклейка, белый толстолобик и карп), икрометание происходит исключительно в летние месяцы.

Таблица 12

Распределение видов рыб в искусственных водоемах по времени нереста

Период размножения	Виды рыб	п, видов	%
Весна	Радужная форель, сибирский осетр, стерлядь, бестер, европейский хариус, щука, плотва, елец, окунь	9	39,1
Поздняя весна – начало лета	Европейская корюшка (снеток), верховка, пескарь, язь, обыкновенный голян, озерный голян, усатый голец, ерш, головешка-ротан	9	39,1
Лето	Уклейка, белый толстолобик, карп	3	13,0
Осень	Сиг	1	4,4
Зима	Налим	1	4,4
Всего:		23	100

4.2. Динамика структуры рыбной части сообщества исследованных водоемов

При обследовании ихтиофауны образованных водохранилищ выявлено увеличение видового разнообразия (23 вида рыб за все время существования водохранилищ) в процессе их формирования по сравнению с исходной речной (15 видов). Оно возросло за счет появления в составе ихтиофауны объектов рыборазведения (сибирский осетр, стерлядь, бестер, радужная форель, карп и белый толстолобик), а также саморасселившейся верховки и интродуцированной уклейки, не отмеченных в списке рыб базовых водоемов (реки и пойменное озеро).

Исходная видовая структура ихтиофауны Кажимской и Нювчимской речных систем довольно схожа и включает 14 видов рыб (см. табл. 13). Это можно объяснить их общим географическим положением, и как следствие, схожестью экологических условий (гидрохимический состав и трофность вод).

По результатам нашего исследования из состава рыбной части сообщества выпали сиг, хариус, пескарь, язь, обыкновенные голяны и подкаменщик. Основная причина – изменение условий обитания в водоемах в сторону лимнического (озерного) типа (замедление скорости течения, понижение концентрации O_2 в воде, заиление нерестилищ и т. д.). Это общая тенденция для ихтиофауны любого водохранилища, однако, соотношение различных по экологии видов рыб может существенно отличаться в каждом конкретном случае. Также описаны случаи, когда реофилы могут сохраняться на речных участках или в водохранилищах

Таблица 13

Динамика видового состава уловов рыбной части сообщества исследованных водохранилищ и формирующих их водоемов

Виды рыб	Базовые водоемы			Водохранилища						
	р. Нювчим	р. Кажим	Озеро в пойме р. Печора	Кажимское		Нювчимское		Печорской ГРЭС		
				2000 г.	2014 г.	2000 г.	2011- 2013 гг.	1984- 1990 гг.	1990- 1997 гг.	2008 – 2013 гг.
1. Бестер	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
2. Стерлядь	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
3. Сибирский осетр	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
4. Радужная форель	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-
5. Сиг	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-
6. Хариус	+	+	+	-	-	+	-	+	+	-
7. Корюшка	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+
8. Щука	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
9. Толстолобик белый	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
10. Карп	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
11. Верховка обыкновенная	?	-	?	-	-	-	+	-	-	+
12. Уклейка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
13. Гольян обыкновенный	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+
14. Гольян озерный	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
15. Язь	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
16. Елец	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-

Виды рыб	Базовые водоемы			Водохранилища						
	р. Нювчим	р. Кажим	Озеро в пойме р. Печора	Кажимское		Нювчимское		Печорской ГРЭС		
				2000 г.	2014 г.	2000 г.	2011- 2013 гг.	1984- 1990 гг.	1990- 1997 гг.	2008 – 2010 гг.
17. Плотва	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
18. Пескаръ	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19. Голец усатый	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+
20. Налим	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-
21. Ерш обыкновенный	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
22. Окунь речной	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
23. Подкаменщик обыкновенный	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-
Всего видов:	11	12	11	7	5	10	7	9	12	11
	13			8		12		19		
	15			22						

Примечание: * – виды, встречаемые редко, ? – факт наличия не установлен.

со значительной проточностью (Вышегородцев, 2003; Купчинский, Купчинская, 2006; Стрельников и др., 1984).

В 70-80-х гг. прошлого века доминирующим промысловым видом уловов в Кажимском водохранилище была щука, составлявшая порядка 80 % от ежегодного вылова. С уменьшением количества рыбозаготовительных организаций в 1991 г. и сокращением облавливаемой площади водоема до 10 га официальный улов сократился с 6-7 ц до 0,5 ц в год. В дальнейшем водоем стал использоваться только рыбаками-любителями, суммарный улов которых, по экспертным оценкам за 1992 г., составил около 10 ц или 4,1 кг/га (Захаров, 2001).

В результате колебаний уровней воды в 1980-2000 гг. гидробиологический режим водоема отличался нестабильностью, что отразилось на численности и состоянии популяций рыб. В 2000 г. основу весенне-летних сетных уловов в Кажимском водохранилище составили ерш, окунь и плотва (табл. 14). Щука, налим, елец и голец усатый встречались в составе уловов достаточно редко. В настоящее время Кажимское водохранилище, возраст которого насчитывает более 250 лет, по классификации Л. А. Жакова (1984) представляет собой типичный окунево-плотвичный водоем с устоявшейся структурой рыбного населения.

Таблица 14

Структура уловов рыб в Нювчимском и Кажимском водохранилищах
(доля видов в %)

Вид рыб	Водохранилище					
	Кажимское		Нювчимское			
	Сетные уловы		Сетные уловы		Неводные уловы	
	2000 г.	2014 г.	2000 г.	2013 г.	2000 г.	2011 г.
1. Окунь	40,0	51,4	0,5	39,6	-	10,8
2. Плотва	35,0	43,2	8,0	56,6	89,1	2,8
3. Ерш	22,0	-	6,0	-	8,0	61,5
4. Щука	3,0	5,4	0,5	3,8	-	10,1
5. Налим	-	-	85,0	-	0,2	0,3
6. Верховка	-	-	-	-	-	15,0
7. Усатый голец	-	-	-	-	1,5	-
8. Обыкновенный голянь	-	-	-	-	0,4	-
9. Пескарь	-	-	-	-	0,4	-
10. Обыкновенный подкаменщик	-	-	-	-	0,4	-

Гидрологический режим Нювчимского водохранилища, как уже говорилось выше, был восстановлен в 1998 г. Основу уловов в этот период формирования водоема должны были бы составлять виды бореально-равнинного фаунистического комплекса с доминирующей

фитофильной группой рыб (Терещенко, 2004). Однако по результатам исследования в 2000 г. оказалось, что явное доминирующее положение по отношению к остальным промысловым видам рыб водохранилища, занял налим (см. табл. 14). По всей видимости, ложе водохранилища, сформированное в руслах рек Нювчим и Дендель, наиболее полно соответствовало видовым требованиям налима к качеству нерестилищ, в результате чего он получил преимущество по воспроизводству для последующего увеличения численности и расселения по водоему. Этому также могли способствовать такие факторы, как заполнение водоема в осенний, преднерестовый для налима период, а также низкая численность других видов рыб, которые могли бы уничтожить часть его отложенной икры. Высокая плодовитость и раннее половое созревание (на 2-3 году жизни), также могли сыграть немаловажную роль в процессе успешного освоения территории вновь созданного водоема. В то же время контрольный лов прибрежных мелководных участков, проведенный закидным мальковым неводом с ячейей в приводе 4 мм, показал наличие скоплений молоди плотвы (см. табл.14), что свидетельствует об успешном нересте и фитофильной группы рыб (Захаров, 2001).

По опросным и экспертным данным, в зимний период 1999-2000 гг. потребительским ловом было изъято из водоема около 80-100 ц рыбы, в основном налима. При площади водохранилища, равной 180 га рыбопродуктивность составила порядка 50 кг/га. В результате повторных исследований, проведенных нами, было выявлено изменение не только соотношения отдельных видов, но и видовой структуры в целом (см. табл. 14). Значительный рыболовный пресс практически полностью уничтожил популяцию налима, а подавляющую часть сетных уловов составили окунь и плотва.

В непромысловой части рыбного населения доминирующее положение по численности занял ерш, поскольку он, хотя и характеризуется широкой экологической нишей, редко включается в рацион питания хищных рыб. Возможно, на состав и структуру неводных уловов повлияло и стациальное (биотопическое) распределение рыб в водохранилище. При контрольных обловах невод применялся нами как на биотопах с развитой подводной растительностью, так и на песчаных участках глубиной до 1,5 м, лишенных водной растительности, где ерш может образовывать небольшие скопления. Примечательно появление в составе ихтиофауны такого вида, как верховка, которая не была отмечена при исследовании рек, на базе которых сформировано водохранилище. До недавнего времени в РК она была отмечена лишь в некоторых водоемах бассейна р. Вычегда. Например, в озере Синдор, являющимся остатком большого приледникового водоема, существовавшего в период четвертичных оледенений на европейском Северо-востоке, а также реки Летка и Кобра (Зверева и др., 1955; Атлас..., 2002). Из-за её ограниченного распространения Л.С. Берг предположил, что этот вид относительно недавно проник в Северодвинский бассейн по системе каналов,

связывающих его с волго-камским. В последующем она была отмечена в некоторых малых реках (притоках 1 и 2 порядков), а также озерах-старицах верхнего и среднего течения р. Вычегда (Рафиков, 2012), что позволило расширить представления о ее распространении на территории юга РК.

Таким образом, характер сукцессий рыбной части сообществ изученных водохранилищ заключается в выпадении из состава ихтиофауны группы видов, относящихся к арктическому пресноводному и бореальному предгорному фаунистическим комплексам, что соответствует общеизвестным тенденциям. Несмотря на успешный нерест налима, на современном этапе рыбная часть сообщества Нювчимского водохранилища сходна с таковой Кажимского, где доминирующими видами промысловой части являются окунь и плотва. По всей видимости, процесс становления рыбного населения Нювчимского водохранилища, спустя 15 лет после восстановления гидрологического режима, приближается к третьей стадии, когда видовая структура уже практически сформирована, и в дальнейшем происходят лишь колебания численных характеристик популяций обитающих здесь видов.

Другой отличительной особенностью малых водохранилищ является отсутствие негативного воздействия волн на водную и прибрежную растительность, что свойственно второй стадии формирования рыбного населения крупных водохранилищ. Благоприятными факторами для развития водной флоры исследованных водоемов является небольшая глубина и, как следствие, хорошая прогреваемость, а также отсутствие или малая скорость течения воды в них. В Кажимском водохранилище площадь зарастания высшей водной растительностью составляла 15 % (Захаров, 2001), но после реконструкции и поднятия уровня воды в 2013 г. на 1 м уменьшилась всего до 5 % (Кадастр..., 2014). В Нювчимском водохранилище гидрофиты занимают до 30 % площади водоема. Для последнего предполагается и дальнейшее зарастание, поскольку оно мелководное и обладает изогнутой береговой линией (Захаров, 2001). При сохранении достаточного обилия нерестового субстрата для фитофильной группы рыб их численность будет зависеть от кормовой базы водоема и промысловой нагрузки на него.

Современное рыбное население водоема-охладителя Печорской ГРЭС сформировалось как на основе видов, обитавших в озерах, использованных при его создании, так и на основе рыб, относящихся к р. Печора, а именно: сига, хариуса, щуки, корюшки, гольяна обыкновенного и озерного, плотвы, гольца усатого, ерша, окуня и налима (см. табл. 13).

В 90-х годах прошлого столетия существовавшая на тот период организация «КОМИРЫБПРОМ» зарыбляла данный водоем молодью карпа и пеляди. Еще раньше, в период с 1986 по 1998 гг., его акватория использовалась для садкового рыбоводства. В результате аварий и нарушений технологического режима на рыбоводном хозяйстве, рыбная часть сообщества пополнилась бестером, радужной форелью, карпом и толстолобиком. Тем не менее,

вселенцы не играли существенной роли в сообществе рыб, где доминирующими видами оставались ерш и плотва. Так, по данным сетных (ячея 30-36 мм) уловов массовым видом являлся окунь, вторым по численности – плотва. В неводных уловах (ячея 10 мм) в массе вылавливались ерш и плотва, составляющие по численности более 95 %. Таким образом, водоем-охладитель ПГРЭС представлял собой вполне типичный окунево-плотвичный водоем с включением ряда видов вселенцев (Бознак, Захаров, 2009).

В наших сборах 2008-2010 гг., а также 2013 г. преобладали относительно теплолюбивые виды (каrp, уклейка, верховка), тогда как обладающие широкой экологической пластичностью рыбы (ерш, обыкновенный и озерный голяны, усатый голец) характеризовались меньшей численностью. Холодолобная корюшка-снеток и вовсе встречается только в восточной части водоема. По опросным данным, периодически отмечаются сибирский осетр, стерлядь и форель радужная, попадающие в водоем из садков рыбоводного предприятия.

В настоящее время доминирующим видом промысловой ихтиофауны является карп (см. табл. 15). При этом отловленные особи заметно различаются по характеру чешуйного покрова. Зеркальная форма данного вида встречается значительно реже чешуйчатой. Также отмечались гибриды этих форм. В зарослях прибрежной литорали (ячея сети 20 мм) разновозрастная молодь карпа составляла значительную часть уловов, тогда как на открытых участках (ячея сети 30-45 мм) другие виды рыб и вовсе перестают встречаться (табл. 15). На данный момент он широко распространен в водохранилище, что свидетельствует об образовании устойчивой группировки, численность которой поддерживается за счет естественного воспроизводства (Рафиков, 2014).

Контрольный лов на прибрежных мелководных участках мальковым тягловым неводом с ячеей 4 мм показал, что непромысловая часть рыбного населения состоит преимущественно (до 80%) из уклейки и верховки.

Таблица 15

Структура уловов рыб водоема-охладителя Печорской ГРЭС (доля в %)

Вид рыб	Сетные уловы		Неводные уловы
	Участки облова литоральной зоны		
	прибрежные	открытой воды	
Уклеика	-	-	61
Верховка обыкновенная	-	-	18
Карп	64	100	
Обыкновенный ерш	36	-	18
Усатый голец	-	-	4

По основной гипотезе о появлении уклейки, верховки и карпа в водоеме, уклейка могла появиться в результате непреднамеренной интродукции при завозе посадочного материала (молодь бестера и карпа) на функционировавшее в 1990-х годах рыбноводное предприятие. Верховка по результатам исследования морфологической (Бознак, Рафиков, 2009) и генетической структуры популяций (Рафиков и др., 2015), а также более широкой географии находок в Печорском районе, относится нами к аборигенной группе рыб.

Все представители рыбного населения водоема-охладителя характеризуются либо порционным типом нереста (уклейка, верховка, карп, ерш), либо нерестуют ранней весной (корюшка), что свидетельствует о критичности этапа размножения или раннего развития для единовременно нерестующих весной рыб. Ряд авторов (Халатян 1971, 1972; Саппо, 1977; Филон, 1977) прямо указывают на нарушения воспроизводительной системы и временной сдвиг наступления отдельных стадий зрелости у плотвы, окуня и щуки, обитающих в зоне влияния теплых вод различных ГРЭС. В. Г. Терещенко (2005) также описывал ситуацию, когда при хроническом тепловом загрязнении произошло выпадение из рыбного населения единовременно нерестующих видов рыб. Основной причиной этого является, подтвержденное исследованиями, несовпадение сроков развития молоди рыб и зоопланктона, которым питается молодь.

Возможно, в условиях замкнутого водоема-охладителя температура в жаркие летние периоды долгое время сохраняет высокое значение (30° - 32° C). Такая температура создает неприемлемые условия для большей части рыбного населения и гидробионтов (Никаноров, 1977). Например, последнее зафиксированное критическое превышение температуры в июле 2007 г. до 38° C и падение концентрации O_2 до $4,5 \text{ мг/мд}^3$ вызвало массовую гибель крупных (до 25 кг) особей толстолобика.

Таким образом, формирование современной ихтиофауны исследованных водных объектов носило ненаправленный характер. Процессы сукцессии рыбной части сообщества заключались в выпадении группы видов, относящихся к арктическому пресноводному и бореальному предгорному фаунистическим комплексам, что соответствует общепринятым тенденциям (Кузнецов, 1997; Терещенко, 2004, 2005 и др.). Несмотря на успешный нерест налима, современная рыбная часть сообщества Нювчимского водохранилища соответствует таковой Кажимского, где доминирующими видами промысловой части являются окунь, плотва и ерш. Ихтиофауна водоема-охладителя Печорской ГРЭС до успешного развития вселенцев также имела окунево-плотвичный тип. По всей видимости, такой тип будет характерен и для третьей стадии формирования рыбного населения любого малого водохранилища на территории европейского Северо-Востока. Отсутствие типичных видов рыб бенто- и

планктофагов приводит к частичному освоению кормовой базы, что снижает общую рыбную продукцию искусственных водоемов.

При хроническом тепловом воздействии численность видов, входящих в ядро рыбной части сообщества водохранилищ (щука, плотва, окунь), также характеризуется минимальными значениями, либо они исчезают вовсе. Это создает предпосылки для формирования теплолюбивого рыбного населения мирного типа с более высокими продукционными характеристиками.

В настоящее время исследованные водохранилища используются рыбаками любителями, а также специализированными рыбоводными хозяйствами для садкового выращивания рыбы. При этом нередки и случаи аварийных выпусков рыбы в акваторию водохранилищ, в результате чего рыбная часть их сообществ пополняется разводимыми на хозяйствах видами, однако определяющей роли в формировании состава ихтиофауны они не играют. С другой стороны, такие события интенсифицируют интерес рыбаков-любителей к ассортименту вылавливаемой рыбы, что дополнительно усиливает нерегулируемый рыболовный пресс на водоемы.

Пруды в дачном массиве возле г. Сыктывкара образованы в результате расчистки и углубления некогда протекавшего ручья. В последующем они использовались в рекреационных целях, однако после прекращения мелиоративных некоторые берега покрылись сплавидами, а поверхность водоема № 2 в летний период может практически полностью (до 100 %) затягиваться ряской малой. Нативной ихтиофауны они не имели, поэтому некоторые из местных дачников (по данным опросов) систематически зарыбляли их молодью карася золотого с последующим обловом их как удочками, так и ставными сетями. В конце 1990-х годов, в водоем № 1 был вселен головешка-ротан (Бознак, 2004), который в последующем распространился и в водоем № 2. После успешной адаптации к местным условиям, этот вид образовал моновидовой ихтиоценоз.

4.3. Искусственные водоемы как источники биологических инвазий

Известно, что рыбохозяйственные объекты – это потенциальные источники для различных инвазийных видов водных беспозвоночных, рыб и их паразитов. Под «биологической инвазией» в общем смысле понимают появление и воздействие чужеродных видов на сообщества и экосистемы. Существует ряд расширенных определений, предлагаемых различными исследователями (Реймерс, 1988; Williamson, 1996 и др., Дгебуадзе, 2001; Панов, 2002), однако в общем виде (Алимов и др., 2004) к инвазиям относят миграцию и вселение видов в результате:

- естественного расширения ареала;
- перемещения из-за флуктуаций численности и климатических изменений (в том числе экстраординарных климатических и геологических явлений);
- антропогенных изменений абиотических факторов окружающей среды;
- преднамеренной интродукции и реинтродукции значимых видов, а также случайного вселения (с балластными водами, посадочным материалом, багажом и т.п.).

Все представленные в нашей работе водохранилища используются для садкового выращивания рыбы. Случаи нарушения технологий рыбоводного процесса или аварий на производстве являются довольно частым явлением. Так, сильный ветер и образующиеся волны в осенний период приводит к систематическим повреждениям садков в водоеме-охладителе Печорской ГРЭС. Также, по разным причинам, происходят: обрывы дели и прочие поломки садков рыбоводных хозяйств Нювчимского и Кажимского водохранилищ. В результате такие объекты выращивания, как стерлядь, сибирский осетр, радужная форель и карп пополняют рыбное население указанных водоемов (табл. 16).

Таблица 16

Неаборигенные виды рыб в исследованных искусственных водоемах Республики Коми

Семейство	Вид	Образование устойчивой популяции	Водоем
<i>Acipenseridae</i>	Бестер (белуга х стерлядь) – <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) х <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	–	в-о ПГРЭС
	Стерлядь – <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	–	в-о ПГРЭС
	Сибирский осетр – <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869	–	в-о ПГРЭС
<i>Salmonidae</i>	Радужная форель (микижа) – <i>Parasalmo mykiss</i> Walbaum, 1792	–	Нювчимское и Кажимское водохранилища, в-о ПГРЭС
<i>Cyprinidae</i>	Уклейка – <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+	в-о ПГРЭС
	Карп – <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	–	Нювчимское водохранилище
		+	в-о ПГРЭС
	Толстолобик белый – <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	–	в-о ПГРЭС
<i>Eleotrididae</i>	Головешка-ротан – <i>Perccottus glenii</i> Dubowski, 1877	+	пруды в г. Сыктывкар

Однако натурализации данных видов не произошло, за исключением карпа в водоеме-охладителе ПГРЭС (Рафиков, 2014). Необходимо отметить, что ввиду сильного прессинга рыбаков-любителей, попавшие из садков в водоем рыбы, как правило, быстро вылавливаются. Также существует механизм непреднамеренной интродукции, когда представители чужеродной ихтиофауны попадают в водоем вместе с рыбопосадочным материалом рыбоводных хозяйств. Так, на протяжении прошлого века расселялись: верховка обыкновенная (Терещенко и др., 2004; Zieba, 2010; Болотова и др., 2010; Корляков, 2010; Интересова, 2012, Попов, 2012, Понкратов, 2013), уклейка, головешка-ротан (Еловенко, 1985; Новоселов и др., 2005; Новоселов, 2007а, б; Решетников, 2009) и другие виды рыб.

В результате непреднамеренной интродукции и акклиматизационных мероприятий в водоеме-охладителе электростанции образовались локальные самоподдерживающиеся группировки верховки *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), уклейки *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и карпа *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. В то же время более широкая география находок верховки в Печорском районе, а также соответствие ряда счетных признаков (количество позвонков, поперечных рядов чешуй и чешуй в боковой линии) общей географической закономерности изменения этих показателей, свидетельствуют об ее длительном обитании в изучаемом районе (Бознак, Рафиков, 2009).

Для определения механизма происхождения верховки среднего течения р. Печора нами было проведено молекулярно-генетическое исследование рыб из некоторых водоемов. Анализ последовательностей участка мтДНК, кодирующего субъединицу 1 фермента цитохромоксидазы, выявил абсолютную идентичность их нуклеотидного состава. По-видимому, в случае непреднамеренной интродукции верховки (инвазийный механизм) с посадочным материалом на рыбоводное хозяйство ПГРЭС мы бы наблюдали некоторый нуклеотидный полиморфизм гена COI у исследованных рыб. Отсутствие изменчивости данного гена в популяциях верховки из разных речных бассейнов РК может указывать на быстрое расселение указанного вида рыб. Учитывая высокую степень консервативности ген-кодирующей последовательности, можно предположить, что происходило оно несколько тысячелетий назад.

Реки северного склона Русской равнины (Печора, Вычегда) на всем своем протяжении располагаются в области покрытия льдами максимального оледенения. Радиация верховки на территории европейского северо-востока России могла происходить в период отступления льдов максимального оледенения. Участок среднего течения р. Печора в то время был представлен тремя крупными озерами (Троицко-Печорское, Лебяжское и Усинское). По существующим предположениям, до формирования Камо-Печоро-Вычегодских водоразделов, часть стока этих озер было направлено в р. Кама (р. Вель - приток р. Печора рассматривается как верховье

Пракамы). Верховье р. Печора, развивавшееся изолированно со времен доледникового, в отдельные периоды также имело сток в Каму по долинам рек Нем, Вычегда и Северная Кельтма (Зверева, 1969). По данным Г. В. Никольского (1943), в теплые фазы послеледникового представители понто-каспийского фаунистического комплекса (теплолюбивые виды рыб, адаптированные к жизни в реках Понто-Каспия) могли иметь более широкое распространение в бассейне Ледовитого океана, однако вследствие изменения условий, численность их значительно сократилась.

При работе с исследуемым материалом с помощью трех комбинации селективных праймеров удалось получить 318 AFLP маркеров длиной от 50 до 500 п.н. Определенные с помощью программы GenAEx v. 6.501 популяционные показатели представлены в таблице 17.

Таблица 17

Результаты AFLP-анализа исследованных образцов, полученные с помощью программы GenAEx v. 6.501

Место отбора		Озеро пойменное	Водоем-охладитель ПГРЭС	Водохранилище Нювчимское
№ выборки		1	2	3
Координаты	широта	65,132	65,115	61,391
	долгота	57,072	57,353	50,765
% полиморфных локусов		36,16	82,08	53,14
Информационный индекс Шеннона		0,14±0,013	0,28±0,013	0,25±0,015
Число эффективных аллелей		1,15±0,016	1,28±0,019	1,26±0,018
Ожидаемая гетерозиготность	смещенная (H_e)	0,09±0,009	0,17±0,010	0,16±0,010
	несмещенная (uH_e)	0,09±0,009	0,18±0,010	0,18±0,011
Генетическое расстояние Нея	выборки сравнения	1-2	2-3	1-3
	показатель	0,040	0,045	0,118

На основании анализа всех частот аллелей AFLP-локусов 36 проанализированных образцов *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) из 3 разноудаленных местообитаний была построена дендрограмма (рис. 15). При кластеризации выделилось несколько групп исследованных особей. Генетически наиболее дифференцируемыми оказались образцы генетических проб из Нювчимского водохранилища (бассейн р. Вычегда) и озера в пойме р. Печора, географическое расстояние между которыми составляет порядка 520 км. Большая часть особей из водоема-охладителя ПГРЭС кластеризовалась совместно с таковыми из пойменного озера р. Печора, образовав 2 клады, и несколько образцов вошли в вычегдскую кладу. Тем не менее, дискриминантный анализ главных компонент, проведенный с бинарными данными AFLP анализа в программной среде R, показал четкую обособленность исследуемых популяций, относящихся к разным речным бассейнам (рис. 16).

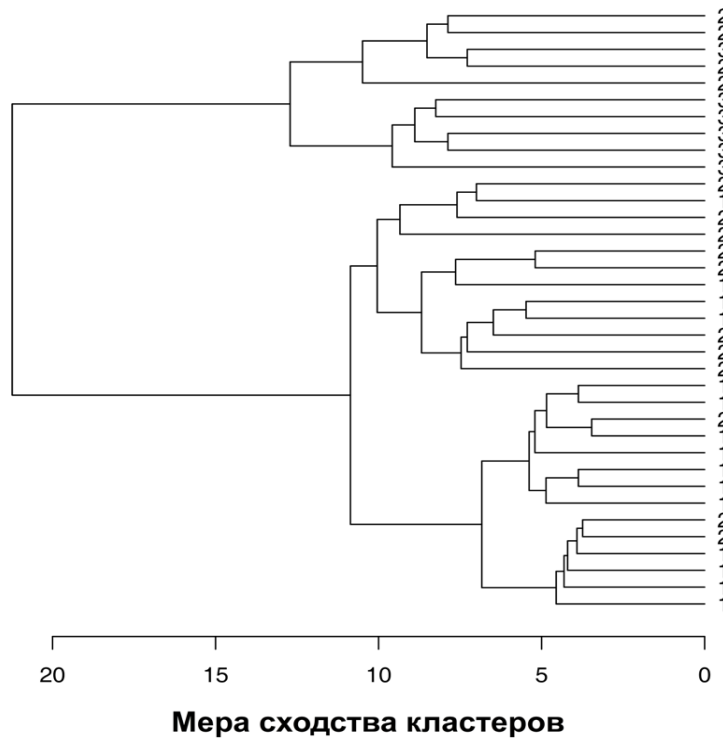


Рис. 15. Дендрограмма сходства образцов *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), построенная на основе данных AFLP анализа (матрица сходства рассчитана с использованием эвклидова расстояния, иерархическая кластеризация выполнена с использованием метода Уорда). Происхождение образцов: 1 – озеро пойменное (р. Печора), 2 – водоем-охладитель Печорской ГРЭС, 3 – водохранилище Нювчимское (р. Нювчим, бассейн р. Сысола).

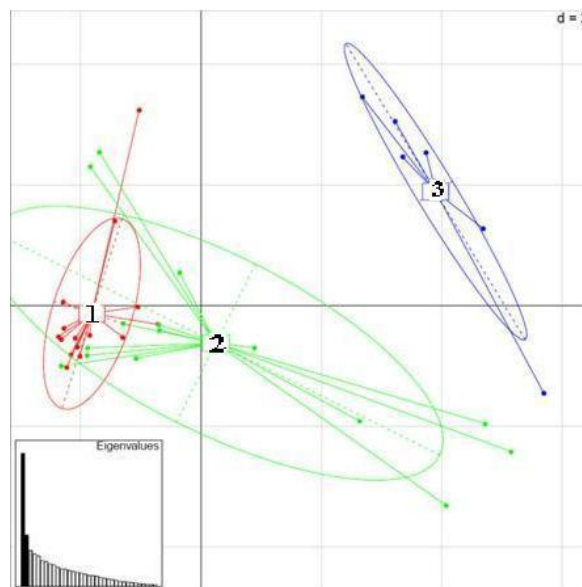


Рис. 16. Визуализация результатов анализа AFLP-маркеров *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) из трех водоемов Республики Коми методом DAPC (Discriminant Analysis of Principal Components). 1 – озеро пойменное (р. Печора), 2 – водоем-охладитель Печорской ГРЭС, 3 – водохранилище Нювчимское (р. Нювчим, бассейн р. Сысола).

С использованием алгоритма, описанного в работе G. Evanno et al. определили наиболее вероятное число кластеров (K), равное 3. Это значит, что из проанализированных 36 образцов по данным AFLP анализа было выделено 3 ДНК-группы, обладающих генетическим своеобразием (рис. 17).

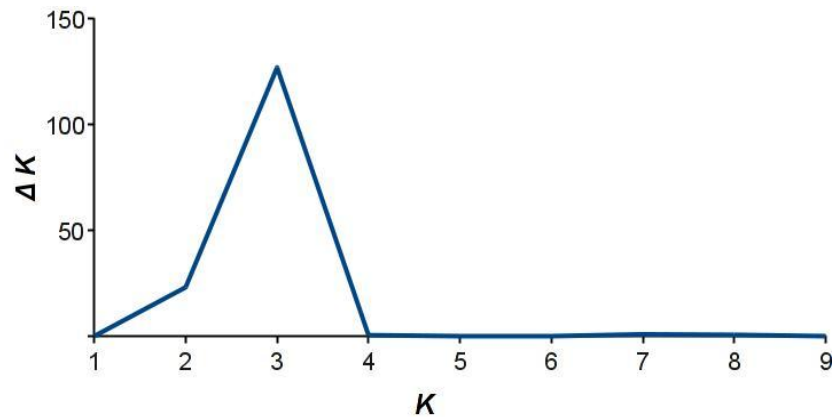


Рис. 17. Определение наиболее вероятного числа кластеров по величине ΔK .

Результаты байесовского анализа в программе «STRUCTURE», основанного на составе AFLP-локусов, также свидетельствуют о высокой вероятности разделения исследованных рыб из пойменного озера (р. Печора) и Нювчимского водохранилища (рис. 18). Часть особей, отобранных из в-о ПГРЭС (10 экз.) могут быть классифицированы как «печорские», остальные (5 экз.) как «вычегодские».

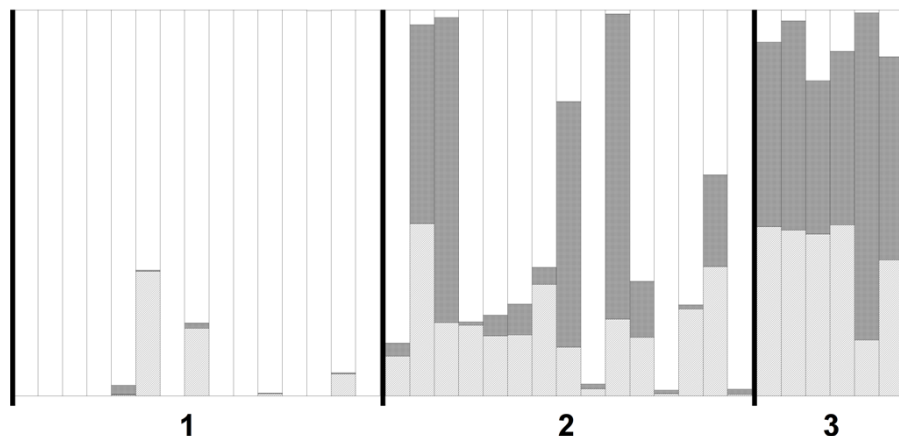


Рис. 18. Результаты байесовского анализа с помощью программы «STRUCTURE v. 2.34» состава AFLP-локусов 36 образцов *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) различного географического происхождения. Ось абсцисс – образцы и код их географического происхождения (1 – озеро пойменное р. Печора, 2 – водоем-охладитель ПГРЭС, 3 – водохранилище Нювчимское. Ось ординат – вероятность (%) кластеризации исследуемых образцов на группы по составу AFLP-локусов. Для подготовки рисунка использована усредненная Q-матрица, полученная с помощью программы «CLUMPP v. 1.1.2».

Основными факторами, влияющими на генетическую структуру популяций, являются генетический дрейф, поток генов и естественный отбор (Алтухов, 2003). Для водоема-охладителя ПГРЭС установлен факт интродукции и образования устойчивых группировок уклейки и карпа. Вместе с указанными видами в этот водоем могла попасть и верховка. Однако в случае исключительно инвазийного происхождения данного вида генетическое разнообразие изучаемого материала было бы очень низким вследствие проявления «эффекта основателя». Возможно, изменение генетической структуры вызвано привнесением дополнительного генетического материала к уже существующей популяции.

Водоем-охладитель Печорской ГРЭС характеризуется непостоянным гидрохимическим и термическим режимами, зависящими от технологических процессов электростанции (Бознак, Захаров, 2009). Влияние измененного температурного и химического режимов проявляется на различных уровнях организации: от дефектов развития у отдельных особей разных видов рыб до исчезновения типичных видов (щука, плотва, окунь) из структуры рыбной части сообщества в целом (Рафиков, 2013, 2014). Устранение прямого действия отбора (прессинг хищника) при оптимальных (для верховки) температурных параметрах среды также может способствовать изменению генетического разнообразия популяций рыб.

Генетическая выборочность при небольших объемах проанализированного материала в популяционном анализе также может повлиять на результаты исследования. Так, например, значительная доля (81 %) молекулярной дисперсии (AMOVA), приходится на внутрипопуляционную генетическую изменчивость проанализированных особей, что свидетельствует о значительной разнородности исследованного генетического материала. О явной гетерогенности проанализированного материала также свидетельствуют минимальные значения показателей полиморфизма рыб из пойменного озера и их статистически значимые отличия от остальных групп по таким показателям, как ожидаемая гетерозиготность (H_e и uH_e), число эффективных аллелей (N_e) и информационный индекс Шеннона (I) (см. таблицу 17). Данный водоем расположен в пойме р. Печора и большую часть года соединяется с ней протокой, а при весеннем половодье и вовсе заливается водами реки. Возможно, его заселение произошло относительно недавно небольшим числом экземпляров верховки, что могло бы объяснить низкое генетическое разнообразие данной группировки (эффект основателя).

Удобной количественной характеристикой при сравнении популяций являются величина генетического расстояния между ними, причем чаще всего используется стандартное (Nei , 1987) генетическое расстояние (Вейр, 1995). Стандартное генетическое расстояние между проанализированными группами (Nei Distance) варьировало от 0,04 до 0,118. Дистанция между выборками из печорского бассейна была наименьшей, что объясняется незначительным физическим расстоянием и свидетельствует о более близкой связи между данными

группировками. Степень идентичности исследованных популяций из бассейнов рек Печора и Вычегда меньше, чем в пределах печорского, что свидетельствует о длительном отсутствии обмена генетической информацией между популяциями вследствие давней изоляции речных бассейнов.

В пользу гипотезы о длительном обитании *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) в водоемах бассейна р. Печора также свидетельствует и результат теста Мантела, оценивающего корреляцию между матрицами генетических и географических дистанций (999 повторов; коэффициент корреляции между матрицами – 0,5, p-value: 0,001).

Таким образом, данные секвенирования участка мтДНК кодирующего субъединицу 1 фермента цитохромоксидазы, свидетельствуют о едином механизме происхождения популяций исследованных рыб. Анализ полиморфизма длин амплифицированных фрагментов (AFLP) позволяет сказать, что проанализированные выборки генетических проб верховки характеризуются явным генетическим своеобразием. Уровень изменчивости генетических и морфологических признаков *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), наблюдаемый при продвижении на северо-восток Республики Коми, по-видимому, отражает процесс ее саморасселения и адаптации к условиям внешней среды. Корреляция между матрицами генетических и географических расстояний также говорит в пользу предложенной нами гипотезы.

Ихтиологические исследования в бассейне р. Печоры были сосредоточены на промыслово-ценных видах рыб (Соловкина, 1975; Состояние изученности..., 1997, Пономарев, Сидоров, 2002), что и явилось причиной некоторой недоисследованности ихтиофауны среднего течения р. Печора, несмотря на имеющиеся сведения о его «древнеозерном» происхождении. Возможно, изучение рыбного населения придаточной системы данного речного участка позволит расширить представления о процессах формирования ихтиофауны бассейна р. Печоры.

ГЛАВА 5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОЕМОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

Известно, что структура популяции специфична для вида и его отдельных стад. Она является видовым и популяционным свойством, отражающим характер взаимосвязей вида со средой, и обладает известной стабильностью. В то же время, поскольку вид существует в непрерывно меняющихся условиях, структура популяции также меняется в определенных пределах, адаптивно отвечая на изменение условий жизни (Северцов, 1941; Никольский, 1974). В конкретном выражении структура вида или отдельных его популяций в разных точках ареала представлена соотношением возрастных и размерных групп, характером и сроками наступления половой зрелости, соотношением половозрелой и неполовозрелой части популяций, а также соотношением полов, как в целом, так и по отдельным возрастным группам и стадиям зрелости половых продуктов. Она включает основные биологические параметры рыб (размерно-весовой, возрастной и половой состав, соотношение полов, темп линейного и весового роста).

5.1. Биология наиболее распространенных видов рыб исследованных искусственных водоемов

Уклейка. Относится к отряду карпообразных (Cypriniformes Berg, 1940), семейству карповых (Cyprinidae Bonaparte, 1832). В России обитает в бассейнах Балтийского и юго-западной части Белого, Черного и Азовского морей до р. Кубани, ряде рек Каспийского моря (Атлас..., 2003). Широко распространена практически во всех крупных речных бассейнах Архангельской области, за исключением бассейна р. Печора (Новоселов, 2007б). По образу жизни стайная озерно-речная рыба, известная среди местного населения как "верховодка" или "верхоплавка". Держится стайками в верхних слоях воды. Небольшая рыбка, достигающая длины до 23 см и веса не более 60 г. Имеет удлинённое тело, покрытое крупной, легко спадающей чешуей, с верхним ртом и большими глазами. Между анальным и брюшным плавниками расположен киль, не покрытый чешуей. Окраска тела блестящая, серебристая, спина с зеленоватым отливом.

Созревает в возрасте 2-3 лет при длине 7-8 см. Плодовитость от 3 до 10 тыс. икринок. Нерест поздний - в начале июля при прогреве воды свыше 18-20°C, икрометание растянутое, порционное. Клейкая желтоватая икра откладывается на прибрежную растительность на глубине 0,1-0,6 м. Инкубационный период короткий, 75-80 часов. Молодь питается водорослями и зарослевым зоопланктоном, взрослые особи в озерах потребляют зоопланктон, в

реках – водных личинок насекомых, воздушных насекомых в стадии imago, икру рыб. Промыслового значения не имеет, является кормовым объектом для хищных видов рыб (Атлас..., 2003). В бассейне р. Печора отмечена нами впервые, хотя в водоеме – охладителе ПГРЭС этот вид является массовым в обеих его частях.

В целом по водоему средняя длина уклейки в обобщенной выборке составила 9,5 см (при колебании крайних значений от 6,6 см до 13,6 см), средняя масса – 10,9 г (при колебании крайних значений от 3,3 г до 29,0 г). При этом линейно-весовые показатели уклейки в тепловодной и холодноводной частях водоема-охладителя Печорской ГРЭС существенно отличаются (табл. 18).

Таблица 18

Основные биологические показатели уклейки из тепловодной и холодноводной частей водоема-охладителя ПГРЭС

№ п/п	Показатели	Акватория водохранилища		
		Тепловодная часть	Холодноводная часть	В целом по водоему
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	6,6 – 10,4 8,3	8,3 – 13,6 10,6	6,6 – 13,6 9,5
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	3,3 – 15,4 7,7	6,2 – 29,0 14,0	3,3 – 29,0 11
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	1 – 3 2,6	2 – 4 3	1 – 4 2,8
4.	<u>Соотношение полов, (σ:ϕ)</u> σ , % ϕ , %	1,0 : 2,0 33,3 66,7	1,0 : 6,5 13,0 87,0	1,0 : 3,2 23,7 76,3
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	II - IV	III - VI	II - VI
6.	Количество экз., n	30	30	60

Выборка уклейки из холодноводной части водоема характеризуется большим количеством крупных особей, что определило ее более высокие размерно-весовые показатели (табл. 19).

В качестве возможных причин можно указать как разное время сбора материала (вторая половина июня – тепловодная часть, вторая половина июля – холодноводная), так и различия в кормовой базе данных участков. Разная расчетная скорость роста исследуемых выборок уклейки также может свидетельствовать в пользу формирования более благоприятных кормовых условий в удаленной (холодноводной) части водоема.

Таблица 19

Возрастная структура уклеи из разных акваторий водоема-охладителя ПГРЭС (%%)

Показатели	2+	3+	4+	Σ
Тепловодная часть				
Средняя длина, см	7,9	9,0		
Средний вес, г	6,4	9,4		
Выборка, п экз.	18	26		44
%%	40,9	59,1		100
Средний возраст, лет	2,5			
Холодноводная часть				
Средняя длина, см	9,6	10,6	12,4	
Средний вес, г	10,4	13,8	23,0	
Выборка, п экз.	12	12	6	30
%%	40	40	20	100
Средний возраст, лет	2,8			

Численные показатели линейного и весового роста (средние значения длины и веса по конкретным возрастным группам) уклеи представлены на рисунках 19 и 20.

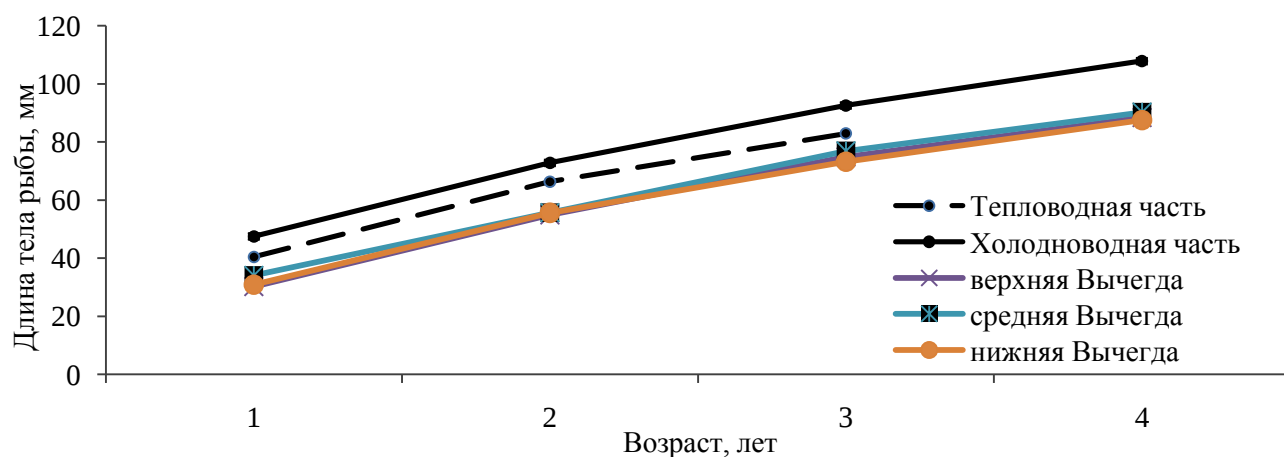


Рис. 19. Темп роста уклеи из водоема – охладителя ПГРЭС и р. Вычегда.

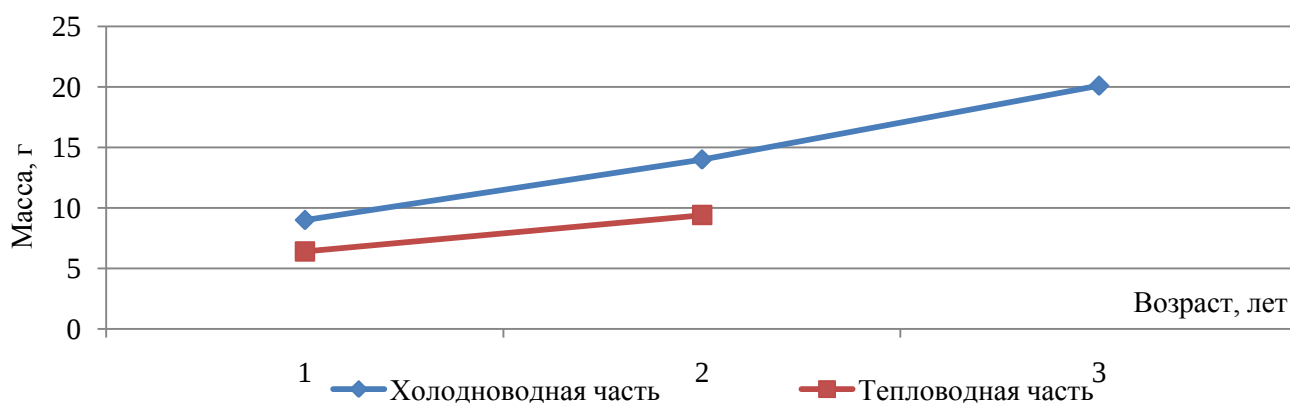


Рис. 20. Весовой рост уклеи из водоема – охладителя ПГРЭС.

При сравнении с данными по росту уклейки из разных участков р. Вычегда (Калинина, 2005) выборки из водоема-охладителя характеризуются наиболее высокими показателями. По-видимому, более благоприятный температурный режим увеличивает период нагула рыб в водохранилище, а также улучшает развитие основного корма уклейки – зоопланктона, значение которого в кормовой базе лентических водоемов и без того выше, чем лотических.

Возрастная структура популяции уклейки по обобщенной выборке была представлена возрастными группами от 2+ лет до 5+ лет. При этом более коротким возрастным рядом (от 2+ до 4+ лет) характеризовалась выборка, собранная в тепловодной части водоема-охладителя. По процентному соотношению возрастных групп здесь доминировали 2+ и 3+ летние особи (46% и 54% соответственно). Возрастная структура сборов уклейки из холодноводной части водоема была несколько разнообразнее и характеризовалась большей представленностью четырех- и пятилетних особей (рис. 21).

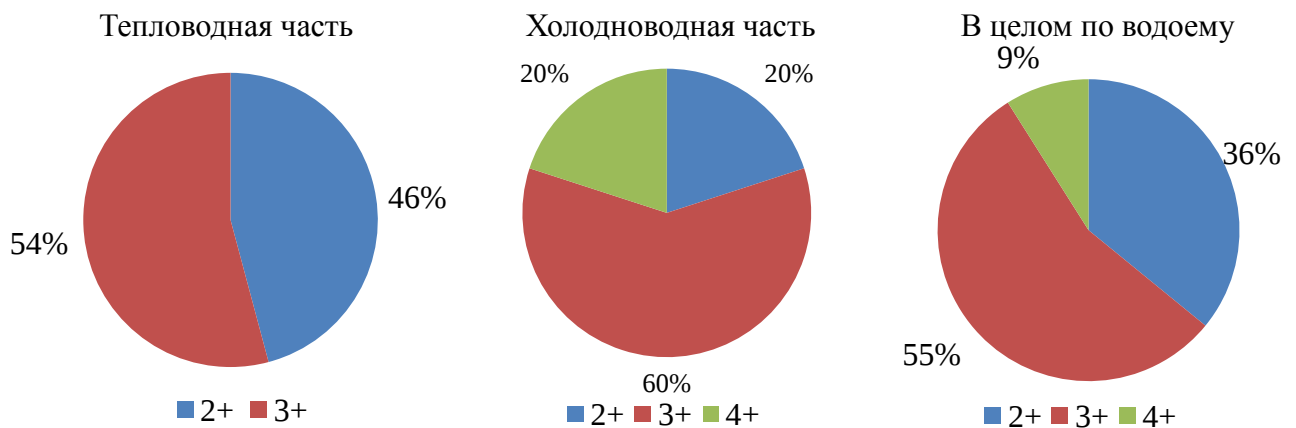


Рис. 21. Возрастная структура уклейки водоема-охладителя ПГРЭС.

Средний возраст уклейки в целом по водоему составил 2,8 лет, изменяясь от 2,6 лет в его тепловодной части до 3,0 лет в холодноводной (см. табл. 18).

Соотношение полов ($\sigma^7:\text{♀}$) в период отбора проб (летний вегетационный период) характеризовалось более чем трехкратным преобладанием самок (76,3%) над самцами (23,7%), что составляло в целом по водоему 1,0:3,2. При этом соотношение полов в разных частях водоема также существенно отличалось. В тепловодной его части количество самок лишь в два раза (66,7%) превышало количество самцов (33,3%). В то же время в холодноводной части водохранилища самки (87,0%) существенно преобладали над самцами (13,0%) (см. табл. 19).

Анализ собранного материала показал, что все отловленные особи находились в различных стадиях зрелости гонад (см. табл. 18), из которых доминирующей являлась преднерестовая четвертая (рис. 22).

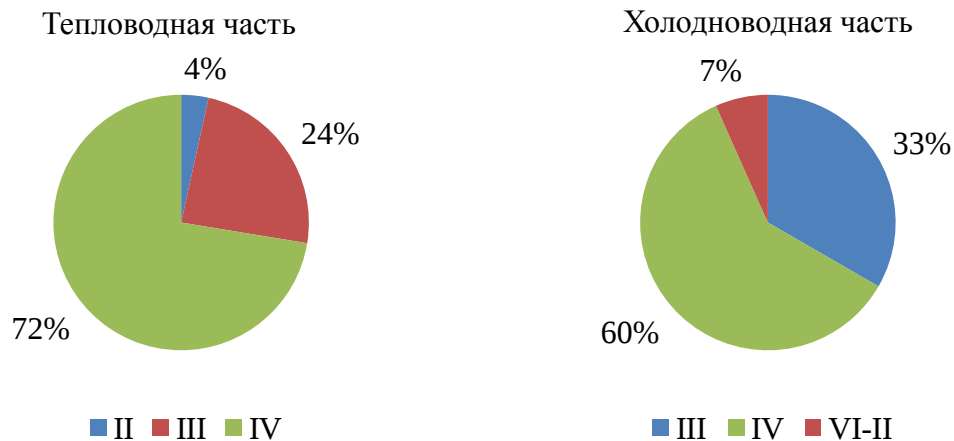


Рис. 22. Стадии зрелости уклейки водоема-охладителя ПГРЭС.

Однако следует отметить, что среди рыб из удаленной от водосброса части водоема было отмечено несколько экземпляров уклейки с VI (послевыбойной) стадией. Это свидетельствует о соответствии со сроком нереста для бассейна р. Вычегда, где этот вид нерестится в конце июня – начале июля (Животный мир..., 1972).

Верховка обыкновенная. Относится к отряду карпообразных (Cypriniformes Berg, 1940), семейству карповых (Cyprinidae Bonaparte, 1832). В северных водоемах встречается довольно редко – ареал ее распространения в пределах Архангельской области ограничен Онежским и Двинским бассейнами, где она обитает лишь в одном озере Плесецкого района и двух озерах Шенкурского. Отмечались случаи поимки ее в р. Ижме Двинского бассейна. Имеет местное название "овсянка" (Новоселов, 2007в). Маленькая стайная рыбка серебристого цвета с темной спиной, имеющая вдоль боков тела блестящую голубую полосу. Тело покрыто относительно крупной, легко спадающей чешуей. Боковая линия не полная, не доходит до хвоста. Рот верхний, анальный плавник длиннее спинного и начинается под ним.

Предпочитает тихие старицы и заводи рек, а также озера с мягким илистым дном. Держится преимущественно у самой поверхности воды. Живет до 6-7 лет, достигая длины 8-10 см и массы тела 15-20 г. Созревает в возрасте 2 лет при длине около 4 см. Характеризуется порционным нерестом, который начинается при температуре воды не ниже 15°C и длится около 2 месяцев. Откладывает очень мелкую бесцветную икру на водную растительность и различные предметы. Инкубационный период не превышает 5-7 дней. Питается преимущественно воздушными насекомыми. Промыслового значения не имеет (Атлас..., 2003).

Размерно-весовые характеристики выборок верховки в изучаемых водоемах схожи (табл. 20). Исключение составляет лишь сбор из пойменного озера, где материал отбирался двумя

способами: 25% общего объема (наиболее крупные особи) были отловлены поплавочной удочкой, остальные 75 % (наименее крупные) – мелкоячейной сетью-подъемником.

Таблица 20

Основные биологические показатели верховки из тепловодной и холодноводной частей водоема-охладителя ПГРЭС, озера в пойме р. Печора и Нювчимского водохранилища

№ п/п	Показатели	Водоем-охладитель ПГРЭС		Озеро в пойме р. Печора	Нювчимское водохранилище
		Тепловодная часть	Холодноводная часть		
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	5,4 – 6,8 6,1	5,9 – 6,9 6,5	3,8 – 8,8 4,8	4,7 – 6,4 5,1
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	1,9 – 3,9 3	3,1 – 4,8 3,9	0,8 – 7,2 1,8	1,5 – 4,2 2,2
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	2 – 3 2,5	2 – 3 2,7	1 – 4 1,4	1 – 3 2
4.	<u>Соотн. полов, (♂ : ♀)</u> ♂, % ♀, %	1,0 : 4,0 20 80	1,0 : 1,0 50 50	1,0 : 1,0 49 51	1,0 : 6,7 13 87
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	III - V	III - IV	III - V	III - IV
6.	Количество экз., n	30	30	30	30

Величина колебаний рассматриваемых параметров в этой группе оказалась заметно выше. Возрастная структура исследованных выборок отличается по составу слагающих ее групп (табл. 21) по причине использования столь разных орудий лова.

Таблица 21

Возрастная структура верховки из разных исследованных водоемов (%%)

Показатели	1+	2+	3+	4+	Σ
Тепловодная часть водоема-охладителя ПГРЭС					
Средняя длина, см		5,9	6,4		
Средний вес, г		3,0	3,1		
Выборка, п экз.		16	13		29
%%		55,2	47,8		100
Средний возраст, лет	2,5				
Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС					
Средняя длина, см		6,1	6,6		
Средний вес, г		3,4	4,1		
Выборка, п экз.		9	21		30
%%		30,0	70,0		100
Средний возраст, лет	2,7				

Продолжение таблицы 21

Показатели	1+	2+	3+	4+	Σ
Озеро в пойме р. Печора					
Средняя длина, см	4,1	6,4	7,0	8,8	
Средний вес, г	1,0	3,0	4,1	7,2	
Выборка, п экз.	30	3	5	1	39
%%	76,9	7,7	12,8	2,6	100
Средний возраст, лет	1,4				
Нювчимское водохранилище					
Средняя длина, см		5,0	6,2		
Средний вес, г		2,0	4,0		
Выборка, п экз.		25	5		30
%%		83,3	16,7		100
Средний возраст, лет	2,1				

Рост рассматриваемых групп верховки можно охарактеризовать как практически прямолинейный, а его скорость у разных популяций принципиально не различается (рис. 23).

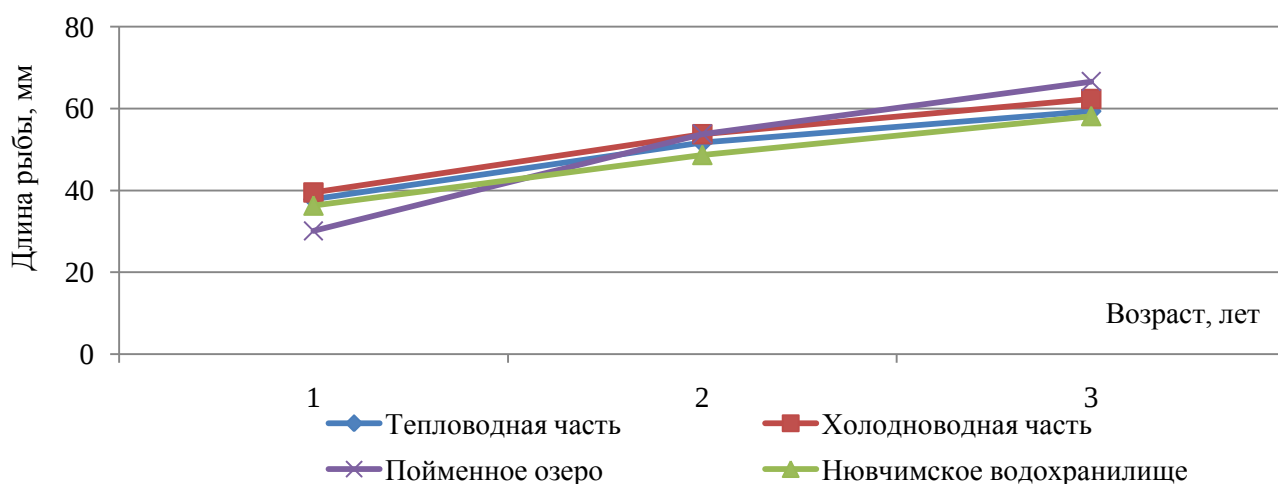


Рис. 23. Темп роста верховки обыкновенной в исследованных водоемах.

Однако анализ собранных материалов показал, что в течение первого года жизни рыбы в пойменном озере р. Печора несколько отстают, а на третьем году опережают остальных по темпу линейного роста (рис. 24).

Различия в скорости линейного роста могут свидетельствовать о различных условиях обитания верховки в исследованных водоемах бассейна р. Печора. При влиянии термальных вод электростанции на биоту водоема-охладителя ПГРЭС временные границы биологических процессов обитающих в нем животных могут существенно сдвигаться. Так, например, более быстрый темп роста верховки водохранилища может являться следствием увеличения периода нагула. Однако различия в кормовой базе изучаемых водоемов по-иному сказываются на поздних этапах развития рыб. Замедление скорости роста верховки водоема-охладителя

ПГРЭС, видимо, является следствием отсутствия оптимальных кормовых объектов либо их малыми численными характеристиками.

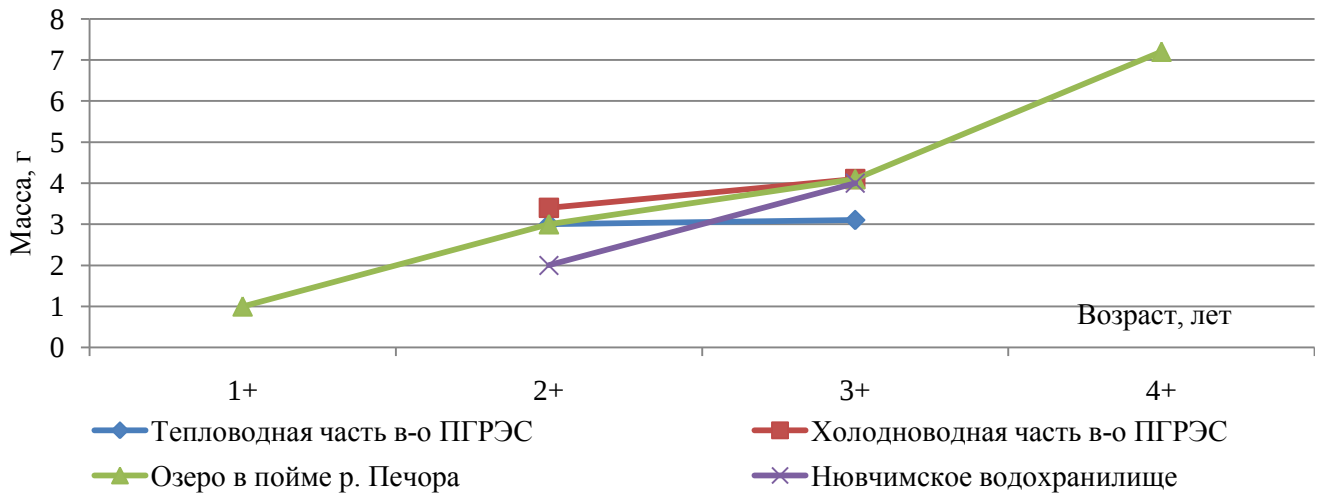


Рис. 24. Весовой рост верховки обыкновенной в исследованных водоемах.

Возрастная структура обобщенной выборки верховки была представлена возрастными группами от 1+ до 4+ лет. Наибольшим разнообразием отличался возрастной состав выборки верховки из пойменного озера, что также может являться следствием применения разных орудий лова (рис. 25). В Ньючимском водохранилище доминирующей группой в период отбора проб являлись особи в возрасте 2+ лет, а в водоеме-охладителе ПГРЭС – особи 2+ и 3+ летнего возраста.

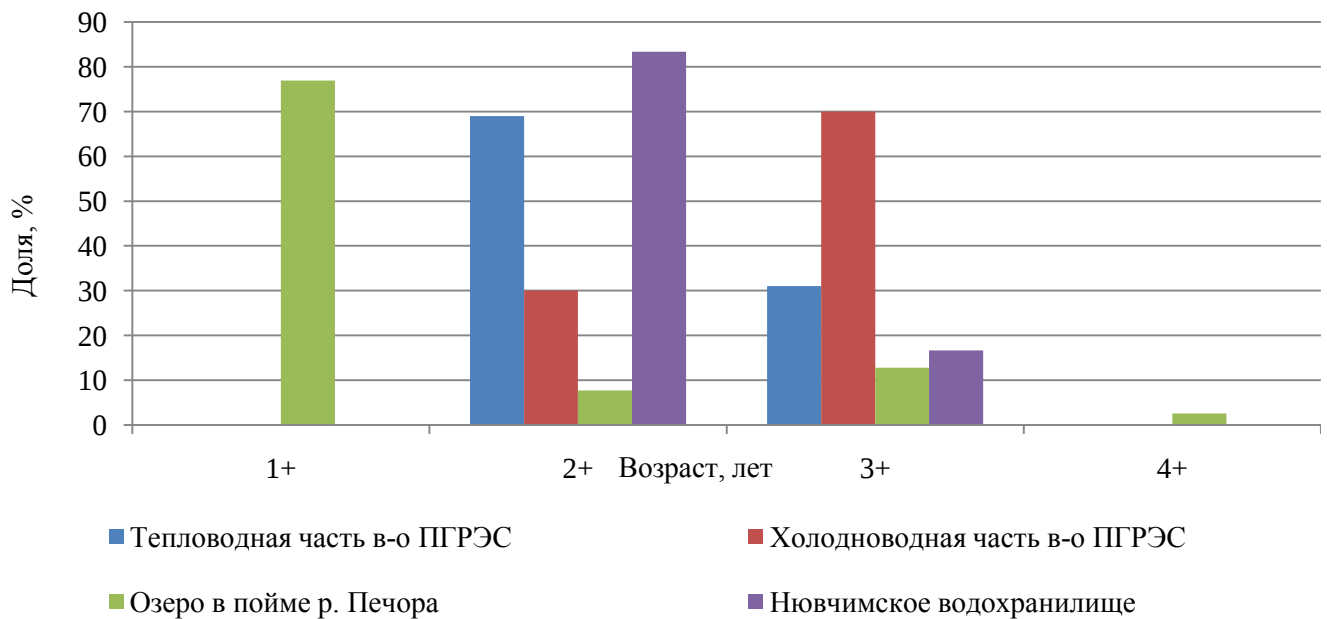


Рис. 25. Возрастная структура верховки исследованных водоемов.

Отсутствие щуки и окуня в составе ихтиофауны водохранилища электростанции устраняет давление хищничества, что, в свою очередь, может оказывать влияние на возрастную структуру популяции верховки. С другой стороны, не исключено влияние на полученные результаты и случайного распределения выборок. Средний возраст верховки в целом по водоему составил 2,8 лет, в тепловодной его части – 2,5 лет, в холодноводной – 2,7 года (см. табл. 20, 21).

Соотношение полов ($\sigma:\phi$) в период отбора проб (летне-осенний вегетационный период) в холодноводной части водоема-охладителя ПГРЭС и озера в пойме р. Печора не отличалось и составляло 1:1. В тепловодной части водоема-охладителя ПГРЭС и Нювчимском водохранилище доля самок заметно преобладала над долей самцов (1,0:4,0 и 1,0:6,7 соответственно) (см. табл. 20).

Поскольку материал отобран в летние месяцы, доля особей с четвертой стадией зрелости гонад в выборках была несколько выше (рис. 26). Некоторые из них были более близки к пятой стадии, но непосредственно нерестящихся или посленерестовых особей отмечено не было.

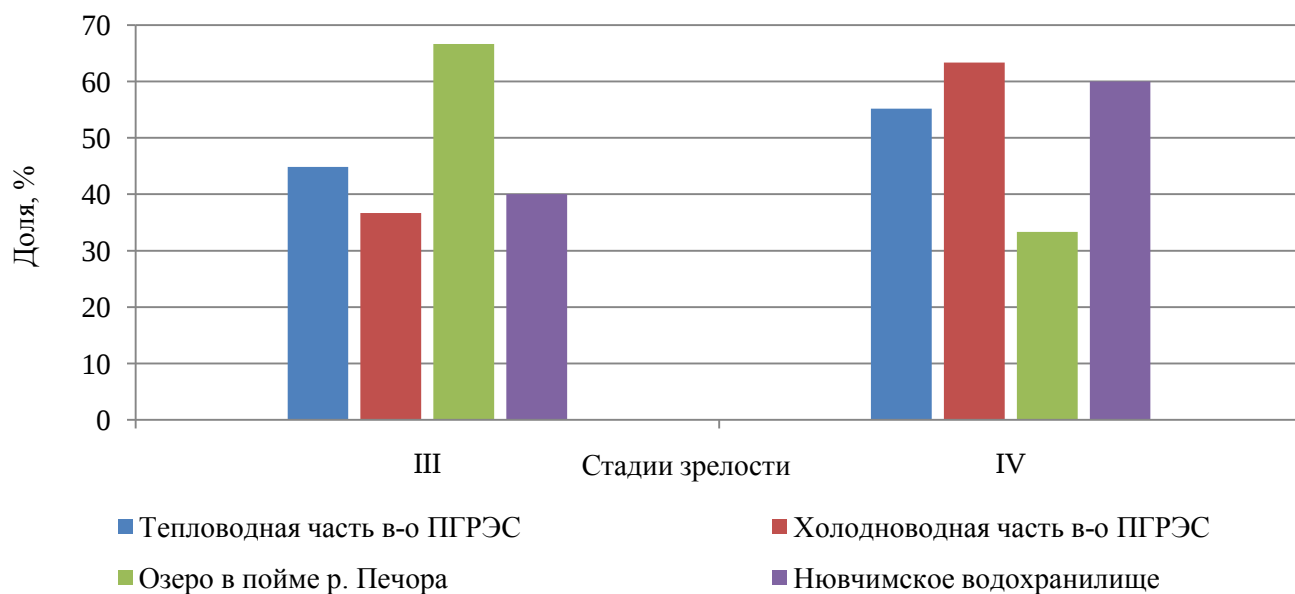


Рис. 26. Стадии зрелости верховки из исследованных водных объектов.

Исключение составляет лишь выборка из озера, находящегося в пойме р. Печора, что является результатом применения мелкоячеистой сети-подъемника, обладающей наименьшей размерной избирательностью отлавливаемых рыб. Как результат, наибольшая часть отловленных особей была представлена неполовозрелой двухлетней (1+) возрастной категорией.

Плотва. Относится к отряду карпообразных (Cypriniformes Berg, 1940), семейству карповых (Cyprinidae Bonaparte, 1832). Евроазиатский вид с широким ареалом. В водоемах европейского Северо-Востока России представлен подвидом *R. r. rutilus* (L.) - обыкновенной плотвой. Озерно-речная стайная рыба, называемая «сорогой» или «серушкой» (Козьмин, Новоселов, 2007а). Имеет невысокое, сдавленное с боков тело, покрытое относительно крупной чешуей. Цвет спины темный с голубым или зеленоватым отливом, бока и брюшко серебристые. Цвет брюшных, анального и хвостового плавников изменяется от оранжевого до красного цвета.

Предпочитает водоемы со слабым течением или вовсе без него, богатые растительностью. Размеры плотвы в основном невелики, обычно не более 25 см и 200 г. Созревает в возрасте 3-5 лет при длине тела 12-15 см. Плодовитость плотвы изменяется в широких пределах от 5 до 100 тыс. икринок. Нерестится весной (первая, реже вторая половина мая) в прибрежной зоне озер и на разливах с прошлогодней растительностью, при температуре воды 8-10° С. Икра клейкая, бледно-желтого цвета, развивается в течение 10-14 дней. Выклюнувшиеся личинки через 2-3 дня переходят на активное питание. Плотва всеядна, значительное место в ее рационе занимает водная растительность. Совершает небольшие кормовые миграции в местах обитания. По причине небольшого пищевой ценности, не обладает высоким промысловым значением, повсеместно является объектом спортивно-любительского рыболовства (Атлас..., 2003). Плотва обитает в Нювчимском и Кажимском водохранилищах с момента их образования и составляет значительную часть уловов.

При примерно одинаковых средних значениях размерных показателей выборок средний вес особей плотвы из Нювчимского водохранилища выше, по сравнению с таковой из Кажимского (средняя длина и масса 14 см и 78,9 г против 13,2 см и 54,6 г соответственно) (табл. 22).

Анализ возрастной структуры исследуемых выборок свидетельствует о существенных различиях. Так, возраст доминирующей группы особей в уловах рыб из Кажимского водохранилища - 5+, а Нювчимского - 3+. Наиболее интересным является тот факт, что 3+ особи из Нювчимского водохранилища обладают более высокими размерно-весовыми характеристиками, нежели 5+ из Кажимского (табл. 23).

Основной причиной является значительное ускорение их линейного роста (акселерация), что приводит к снижению среднего возраста исследуемой популяции плотвы. В качестве гипотезы, объясняющей данное явление, можно предположить сильное зарастание прибрежной зоны Нювчимского водохранилища. Как известно, подводная растительность является убежищем для многих видов зоопланктона и субстратом для развития особой – эпифитной фауны (Jepessen et al., 1997).

Таблица 22

Основные биологические показатели плотвы Кажимского и Нювчимского водохранилищ

№ п/п	Показатели	Водохранилище	
		Кажимское	Нювчимское
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	9,3 – 15,7 13,2	6,9 – 18,5 14
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	15 – 85,1 54,6	6 – 144,7 78,9
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	2 – 5 4,2	2 – 4 2,8
4.	<u>Соотношение полов, (σ : ϕ)</u> σ , % ϕ , %	1,0 : 11,0 8,3 91,7	1,0 : 1,3 43,8 56,2
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	III	III
6.	Количество экз., n	30	30

С другой стороны, исследователи (Поддубный, 1966; Столбунов, 2005) для волжских водохранилищ упоминают две формы плотвы: прибрежную (эпифитная) и пелагическую (моллюсковоядная). Причем на этапах депрессии и стабилизации процесса формирования рыбного населения наилучшим темпом роста характеризовалась плотва речных водохранилищ, где основу ее питания составляли моллюски (Иванова и др., 1978).

Таблица 23

Возрастная структура плотвы из Кажимского и Нювчимского водохранилищ (%%)

Показатели	2+	3+	4+	5+	Σ
Кажимское водохранилище					
Средняя длина, см	9,4	10,8	13,6	14,5	
Средний вес, г	17	24,4	54,5	69,8	
Выборка, п экз.	2	5	6	17	30
%%	8,0	17,0	21,0	54,0	100
Средний возраст, лет	4,2				
Нювчимское водохранилище					
Средняя длина, см	7,1	16,0	18,5	-	
Средний вес, г	7,1	99	144,7	-	
Выборка, п экз.	8	21	1	-	30
%%	25,0	69,0	6,0	-	100
Средний возраст, лет	2,8				

По данным гидробиологических исследований 2013 и 2014 г., в бентосном населении Нювчимского водохранилища доминирующей группой также являются моллюски, составляя от 50 до 90% от общей биомассы бентоса (Васильева, Батурина, 2015). Тем не менее, анализ

уловов и особенностей питания плотвы (преобладание кладоцер и водорослей) свидетельствует о том, что основной нагульной стадией является зарослевая литораль водоема.

Численные показатели линейного и весового роста (средние значения длины и веса по конкретным возрастным группам) плотвы представлены на рисунках 27 и 28.

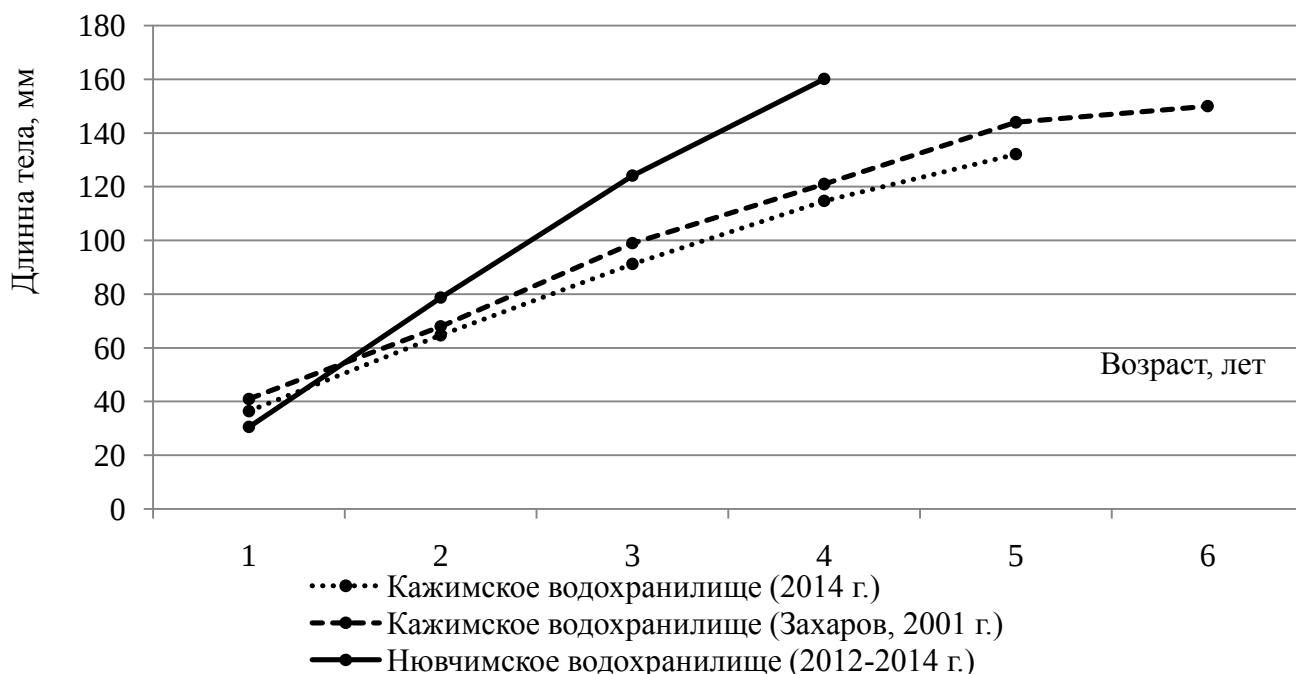


Рис. 27. Темп роста плотвы Кажимского и Нювчимского водохранилищ.

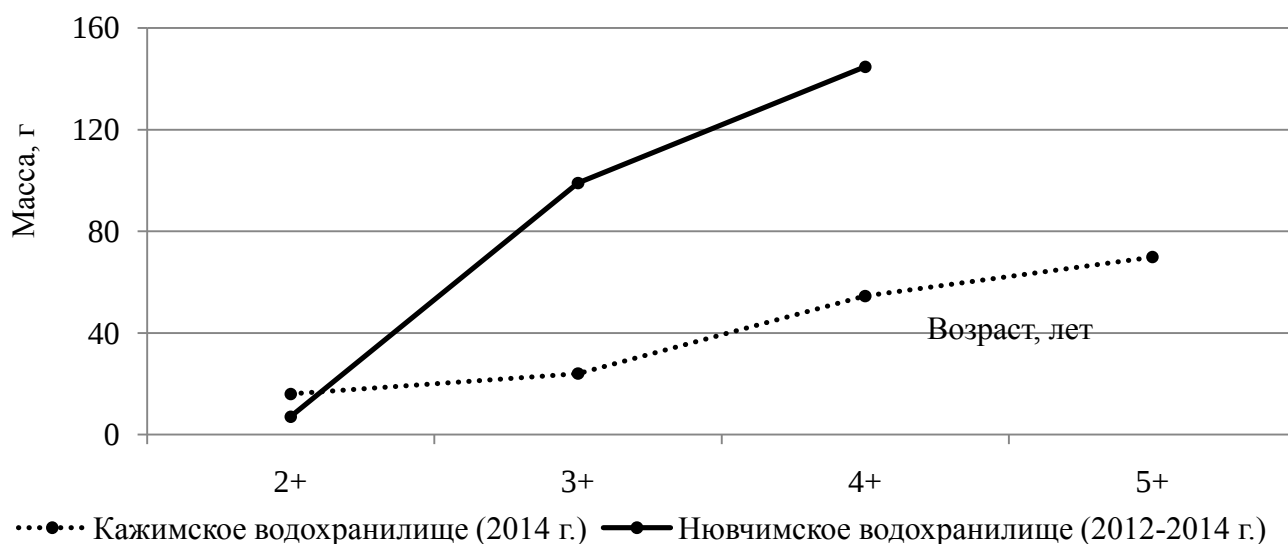


Рис. 28. Весовой рост плотвы Кажимского и Нювчимского водохранилищ.

Проведено сравнение наших данных по темпу роста плотвы Кажимского водохранилища с более ранними работами (рис. 27). Обнаружено снижение скорости роста плотвы Кажимского водохранилища по сравнению с более ранними работами (Захаров, 2007). Небольшие

расхождения могут быть как следствием межгодовой динамики внешних условий, в том числе кормовой базы водоема, так и погрешностью разных операторов при определении возраста рыб.

Весовой рост также характеризуется высокой скоростью (см. рис. 28). Возможно, ускорение ростовых характеристик плотвы данного водоема объясняется особенностями условий питания.

Возрастная структура популяции плотвы по обобщенной выборке представлена возрастными группами от 1+ лет до 5+ лет (рис. 29). По процентному соотношению в Кажимском водохранилище доминируют 5+, а в Нювчимском 3+ летние особи (54% и 69% соответственно). Однако ввиду высокой скорости линейного и весового роста 3+ летние особи из Нювчимского водохранилища в среднем крупнее 5+ летних рыб из Кажимского (15,9 см против 14,4 см соответственно). Средний возраст плотвы в Кажимском водохранилище составил 4,8 лет, а в Нювчимском 2,8 лет (см. табл. 23).

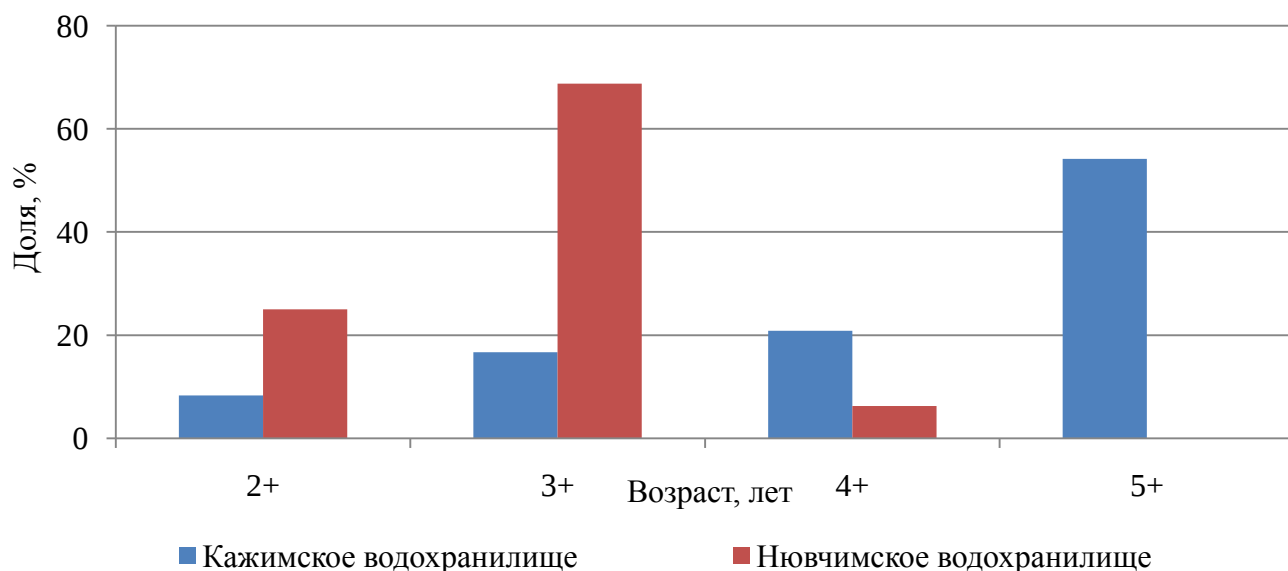


Рис. 29. Возрастная структура плотвы исследованных водохранилищ.

Соотношение полов ($\text{♂}:\text{♀}$) у плотвы изучаемых водных объектов в период отбора проб достаточно сильно различалось. Так, в Нювчимском водохранилище количество самок (56,2 %) лишь незначительно преобладало над количеством самцов (43,8%), тогда как в Кажимском водохранилище подавляющее большинство отловленных особей (91,7 %) представлено самками. Как правило, преобладание самок увеличивает воспроизводительный потенциал популяции и является ответом на воздействие ряда неблагоприятных факторов. В качестве основной причины можно предположить нестабильный гидрологический режим в период нереста весенне-нерестующей группы рыб. Однако для Рыбинского водохранилища

указывается (Поддубный, 1966) иная причина – более быстрое созревание (на год раньше) и, как следствие, повышенная смертность самцов плотвы.

Поскольку пробы отбирались в летний вегетационный период (позднее нерестового периода), гонады всех отловленных экземпляров плотвы находились на третьей стадии зрелости.

Карп. Относится к отряду (Cypriniformes Berg, 1940), семейству карповых (Cyprinidae Bonaparte, 1832). Искусственное разведение в прудах на территории нашей страны имеет давнюю историю. Однако, несмотря на это, его естественный ареал разорван на азиатскую и европейскую части, где в пределах последней его естественный ареал не включает водоемы и водотоки всего северо-востока. Тем не менее в среднем течении р. Печора, а именно водоемоохладителе Печорской ГРЭС (65° с.ш., 58° в.д.), произошла успешная натурализация данного вида, численность которого поддерживается исключительно за счет естественного воспроизводства.

Тело карпа покрыто крупной темно желтой плотно сидящей чешуей. Рот нижний, сильно выдвижной с образованием хоботка. В углах рта помещаются две пары коротких усиков. Спинной плавник очень длинный, а анальный короткий, оба с зазубренным первым лучом. Достигает длины более 100 см и массы до 32 кг.

Выборки карпа из различных частей водохранилища сильно отличаются по своим размерным характеристикам (табл. 24). В целом же по водоему средняя длина отобранных особей составила - 18 см (при колебаниях крайних значений от 6,8 до 50 см), средний вес - 285,6 г (при колебаниях крайних значений от 7 до 2414 г). Отловлены они были в разные периоды: сбор материала проводился в тепловодной части во второй половине июня 2008 г., в холодноводной части во второй половине июля 2009 г., в срединной части – во второй половине июня 2013 г.

В тепловодной части нами была отловлена лишь неполовозрелая молодь карпа, характеризующаяся минимальными размерно-возрастными характеристиками. Соотношение полов не определено, поскольку только несколько особей имели вторую стадию зрелости, остальные были ювенальными, чьи гонады еще не дифференцировались визуалью по половой принадлежности. Берега водоема здесь укреплены железобетонными плитами, а дно ложа отсыпано гравием. Такой субстрат нехарактерен для нерестово-выростных угодий данного вида рыб. Возможно, что молодь карпа мигрирует сюда из срединной или удаленной частей водоема.

Таблица 24

Основные биологические показатели карпа из тепловодной, холодноводной и срединной частей водоема-охладителя ПГРЭС

№ п/п	Показатели	Водоем-охладитель ПГРЭС			
		Тепловодная часть	Срединная часть	Холодноводная часть	В целом по водоему
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	6,8 – 15,1 8,9	26,0 – 50,0 33,1	14,6 – 24,3 19,8	6,8 – 50,0 18,0
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	7 – 126,9 23,7	500 – 2414 844,5	102,9 – 455,5 241,8	7 – 2414 285,6
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	1 – 2 1,03	5 – 9 5,8	2 – 3 2,9	1 – 9
4.	<u>Соотношение полов, (σ : ϕ)</u> σ , % ϕ , %	–	3,0:1,0 75 25	1,0 : 1,3 42,9 57,1	–
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	II	III – V	II – III	II – V
6.	Кол-во экз., n	46	24	31	101

Возрастная структура популяции карпа по обобщенной выборке была представлена возрастными группами от 1+ лет до 9+ лет (рис. 30).

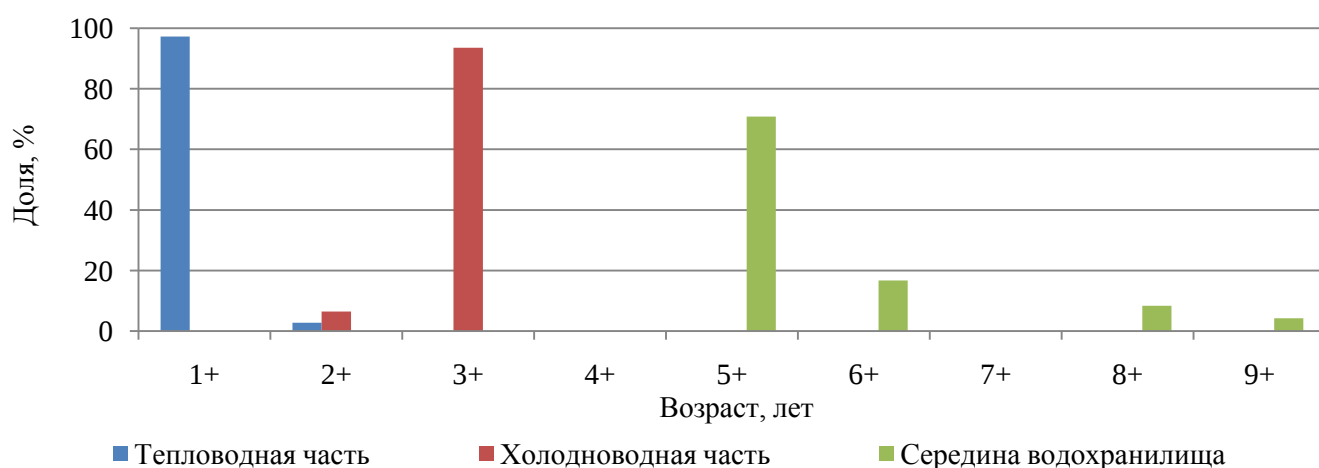


Рис. 30. Возрастная структура выборок чешуйчатой формы карпа водоема-охладителя ПГРЭС.

Самые короткие возрастные ряды характерны для выборок из тепловодной и холодноводной частей водохранилища (1+ - 2+ лет и 2+ - 3+ лет соответственно), а наиболее разнообразный – для выборки из срединной части водохранилища (5+, 6+, 8+ и 9+ лет). По

процентному соотношению возрастных групп в ряду тепловодная часть → холодноводная часть → середина доминируют особи в возрасте 1+ → 3+ → 5+ соответственно.

Разнообразие старшевозрастных групп в прибрежной части срединной зоны водоема, по-видимому, связано с увеличением их подвижности в нерестовый период. Средний возраст карпа по водоему составил 1,03 лет в тепловодной части, 2,9 лет в холодноводной и 5,8 лет в срединной части (табл. 25). С другой стороны, известно, что разные стадии жизненного цикла карпа обладают разным термопреферендумом. Так, например, молодь предпочитает биотопы с температурой выше тех, где обитает взрослые рыбы (Дгебуадзе, 2001).

Таблица 25

Возрастная структура и параметры роста карпа из тепловодной, холодноводной и срединной частей водоема-охладителя ПГРЭС

Показатели	1+	2+	3+	5+	6+	8+	9+	Σ
Тепловодная часть водоема-охладителя ПГРЭС								
Средняя длина, см	8,8	15,0	–	–	–	–	–	–
Средний вес, г	21,2	126,9	–	–	–	–	–	–
Выборка, п экз.	45	1	–	–	–	–	–	46
%%	97,8	2,2	–	–	–	–	–	100
Средний возраст, лет	1,02							
Холодноводная часть водоема-охладителя ПГРЭС								
Средняя длина, см	–	16,0	20,1	–	–	–	–	–
Средний вес, г	–	130,3	249,5	–	–	–	–	–
Выборка, п экз.	–	2	29	–	–	–	–	31
%%	–	6,5	93,5	–	–	–	–	100
Средний возраст, лет	2,94							
Срединная часть водоема-охладителя ПГРЭС								
Средняя длина, см	–	–	–	30,1	34,3	44,0	50,0	
Средний вес, г	–	–	–	641,1	847,5	1782,5	2424,0	
Выборка, п экз.	–	–	–	17	4	2	1	24
%%	–	–	–	70,8	16,9	8,2	4,1	100
Средний возраст, лет	5,6							

Линейно-весовой рост карпа водоема – охладителя носит прямолинейный характер (рис. 31, 32). Скорость роста рыб из тепловодной части водоема на первом году жизни оказывается несколько выше, но ко второму году темп роста особей из разных частей охладителя становится практически одинаковым.

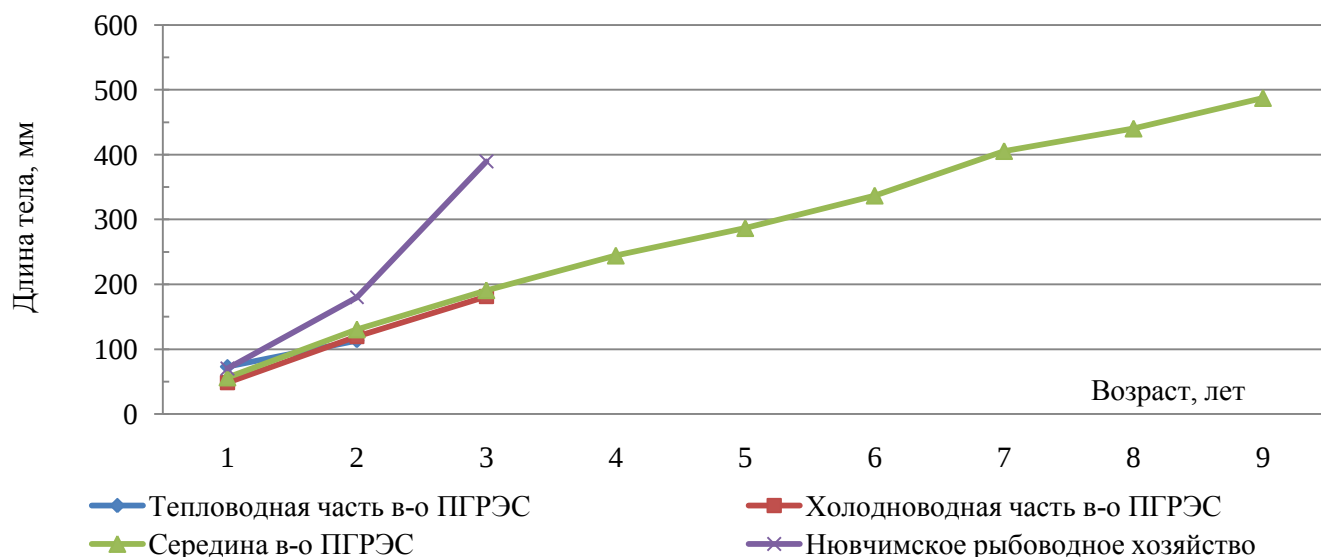


Рис. 31. Темп роста чешуйчатой формы карпа водоема – охладителя ПГРЭС и подращиваемого на Нювчимском рыбоводном хозяйстве.

Исследования показали, что скорость роста карпа на естественной кормовой базе водоема-охладителя ПГРЭС примерно в 2 раза ниже по сравнению с таковым у рыб, реализуемых на Нювчимском рыбоводном хозяйстве. Необходимо отметить, что на хозяйство карп был завезен в начале лета из рыбоводного хозяйства средней полосы России в возрасте 2+ и подращивался с использованием специализированных комбикормов до осени с последующей реализацией.

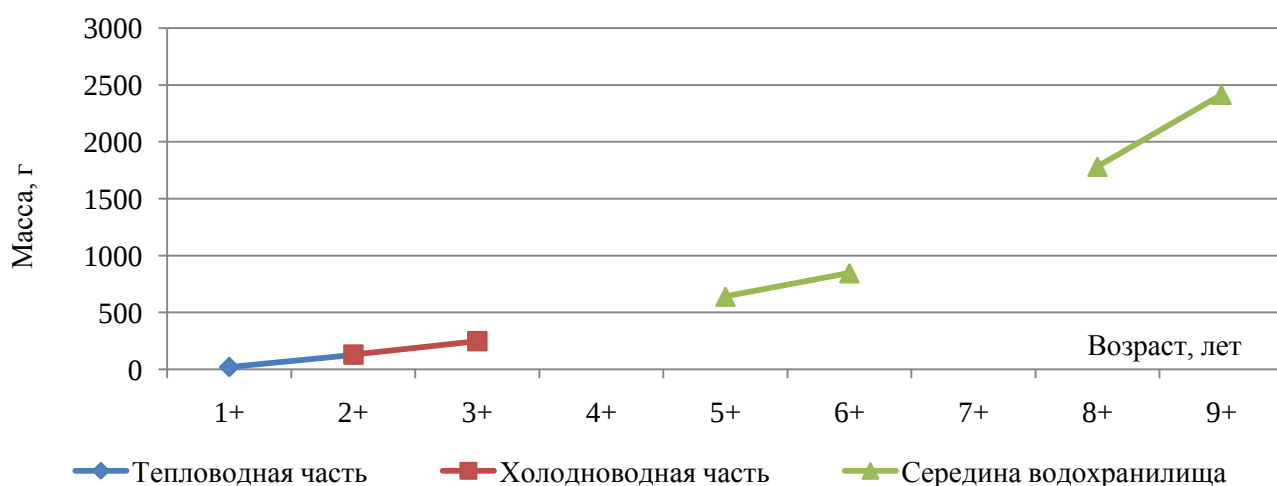


Рис. 32. Весовой рост чешуйчатой формы карпа водоема – охладителя ПГРЭС.

Соотношение полов ($\sigma^{\circ}:\text{♀}$) в период отбора проб (летний вегетационный период) составляло в целом по водоему 1,7:1,0 т.е. характеризовалось почти двукратным преобладанием самцов (63,2 %) над самками (36,8 %). При этом соотношение полов в разных частях водоема

также существенно отличалось. В холодноводной его части количество самок было несколько больше, чем самцов (57,1 % и 42,9 % соответственно), а в середине водохранилища количество самцов в три раза (75 %) превышало количество самок (25 %). Данное обстоятельство может объясняться отбором проб в преднерестовый период. Известно, что соотношение полов на нерестилищах карпа часто смещено в сторону самцов (Мовчан, 1983) (см. табл.24).

Анализ собранного материала показал, что все отловленные особи находились в различных стадиях зрелости гонад (рис. 33).

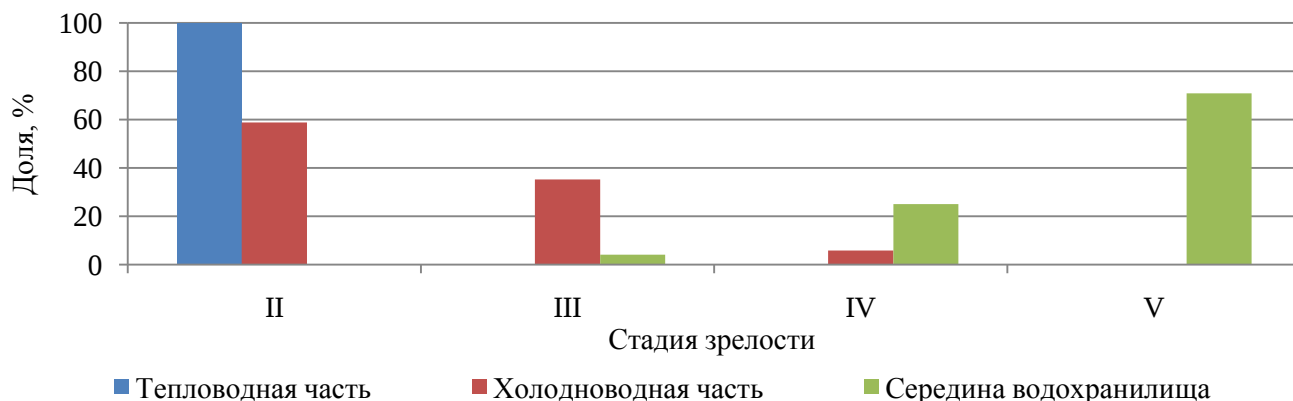


Рис. 33. Стадии зрелости отловленных особей чешуйчатой формы карпа из водоема-охладителя ПГРЭС.

Половозрелые особи в конце июня концентрировались в середине водохранилища и его удаленной части, т.к. здесь расположены мелководья с мягкой водной растительностью. Визуально отмечались скопления рыб вблизи зарослей высшей водной растительности. Гонады у отловленных экземпляров находились на 4 и 5 стадиях, что свидетельствует о наступлении нерестового периода. Наступление нереста и систематическое присутствие в уловах молоди и производителей карпа, свидетельствует об успешном прохождении видом всех фаз акклиматизации и формировании в водоеме-охладителе ПГРЭС новой экоморфы.

Ерш обыкновенный. Относится к отряду (Perciformes Bleeker, 1859), семейству окуневых (Percidae Cuvier, 1816). Широко распространен в большинстве рек и озер европейского Северо-Востока России (Новоселов, Козьмин, 2007). Небольшая медленно растущая рыбка, имеющая обычную длину 12-15 см и массу тела 20-40 г. Окраска тела серо-зеленая с неясно очерченными бурыми пятнами, бока желтоватые, брюхо светлое. Имеет большие мутно-лиловые или синеватые глаза.

Держится стаями в реках на участках с замедленным течением и песчаными грунтами, часто заиленными. Избегает сильного течения и густых зарослей, в озерах предпочитает

глубокие места. Созревает на 2-3 году жизни, нерестится весной на песчаном или каменистом грунте. Икра мелкая, желтого цвета, плодовитость от 4 до 60 тысяч икринок, инкубационный период длится 5-7 дней. Очень прожорлив, питается в основном бентосными организмами, являясь конкурентом многим ценным видам рыб. Может в массе поедать их икру и мальков. Промыслом если и используется, то исключительно для местных нужд (Атлас..., 2003).

Линейно-весовая структура. Широко распространенный в исследованных водоемах вид, составляет значительную часть уловов и является одним из немногих представителей рыбного населения, который обитает в исследуемых водоемах с момента их образования. Ввиду особенностей сбора материала (менее высокая селективность крючковых снастей и мелкоячеистых орудий лова) выборки ерша из водоема-охладителя ПГРЭС характеризовались меньшим размахом размерно-возрастных параметров (табл. 26).

Таблица 26

Основные биологические показатели ерша обыкновенного из тепловодной и холодноводной частей водоема-охладителя ПГРЭС, Нювчимского и Кажимского водохранилищ

№ п/п	Показатели	Водоем-охладитель ПГРЭС		Нювчимское водохранилище	Кажимское водохранилище
		Тепловодная часть	Холодноводная часть		
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	5,6 – 7,8 6,9	5,4 – 8,4 7,1	7,5 – 13,2 9,6	9,8 - 13,8 11,2
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	2,5 – 5,9 4,6	2,8 – 8,4 5,8	7 – 53 20,6	22 – 63 31,9
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	1 – 2 1,2	1 – 2 1,4	3 – 6 4,1	4 – 6 4,3
4.	<u>Соотн. полов, (σ^7 : ϕ)</u> σ^7 , % ϕ , %	1,0 : 1,7 37 63	1,0 : 1,0 51 49	1,0 : 1,9 35 65	1,0 : 2,7 27 73
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	II - III	II - III	III - IV	III
6.	Количество экз., п	36	37	30	30

Возрастная структура популяции ерша водоема – охладителя ПГРЭС представлена 1+ - 2+ возрастными группами (рис. 34).

Анализ скорости роста показал, что ерш из водоема-охладителя на первом году жизни значительно (почти в два раза) превосходил особей из других сравниваемых водных объектов. В то же время на втором году скорость роста рыб из тепловодной части заметно снизилась. Такой характер роста ерша в исследованном водоеме может быть связан с удлинением его нагульного периода вследствие более высоких температур воды в охладителе (особенно в весенний и осенний периоды), а его последующее замедление – отсутствием в составе кормовой базы более крупных форм бентоса (рис. 35-36).

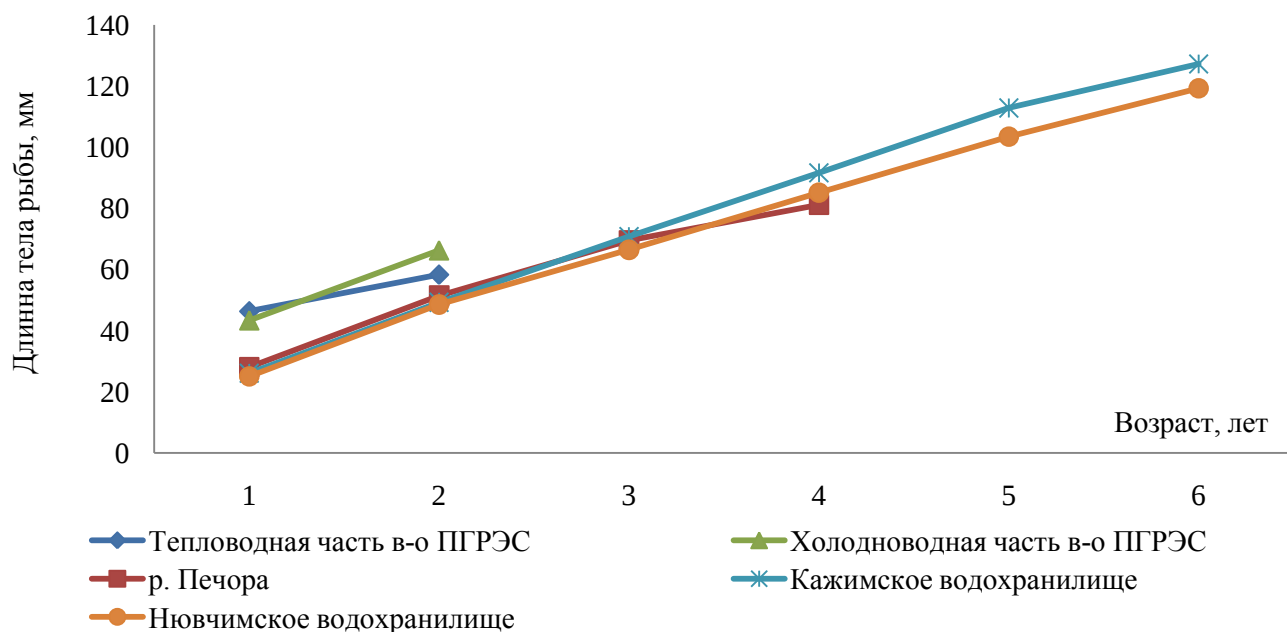


Рис. 35. Темп роста ерша исследованных водоемов.

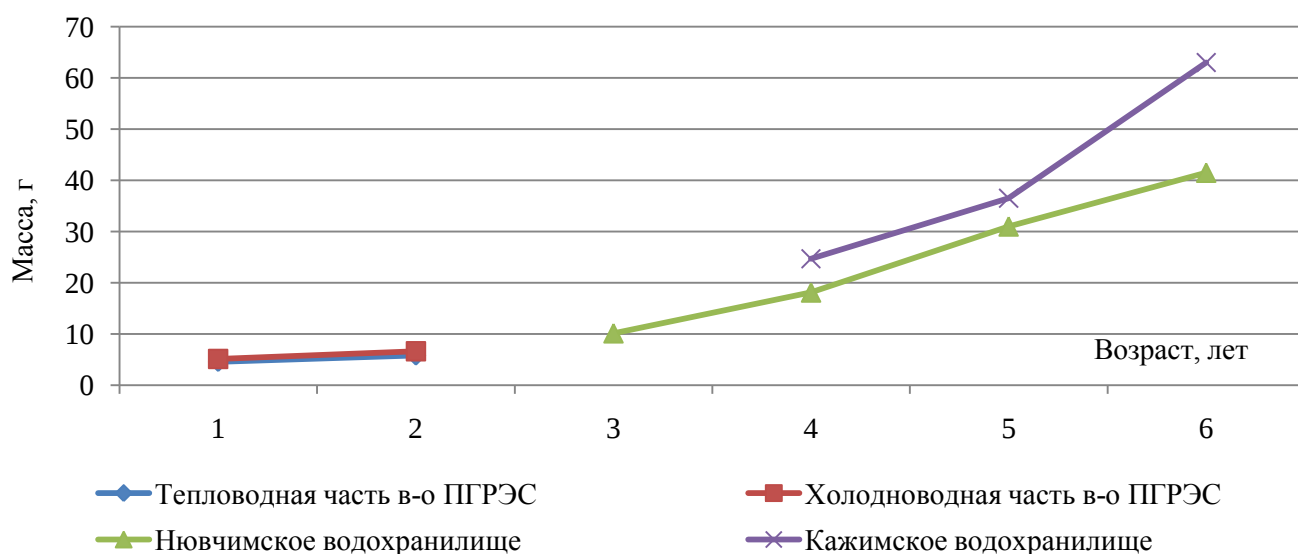


Рис. 36. Весовой рост ерша исследованных водоемов.

Весовой рост рыб исследованных водохранилищ юга Республики Коми различается, что в основном может объясняться сбором материала в разное время. В Кажимском водохранилище материал отбирался в середине августа 2014 г., тогда как в Нювчимском в конце июня 2011 г. Скорость весового роста рыб из водоема-охладителя ПГРЭС одинакова.

Соотношение полов ($\sigma:\varphi$) в выборках ерша из исследованных водных объектов несколько смещено в сторону преобладания самок над самцами, за исключением такого смещения в выборках из из холодноводной части водоема-охладителя ПГРЭС (1:1). Так, в тепловодной части в-о ПГРЭС самок больше в 1,7 раз (63%), в Нювчимском водохранилище – в 1,9 раз (65 %) и в Кажимском - в 2,7 раз (73%) (см. табл.29).

Анализ собранного материала показал, что все отловленные особи имели гонады различных стадий зрелости (см. табл. 29), из которых доминирующей является третья (рис. 37).

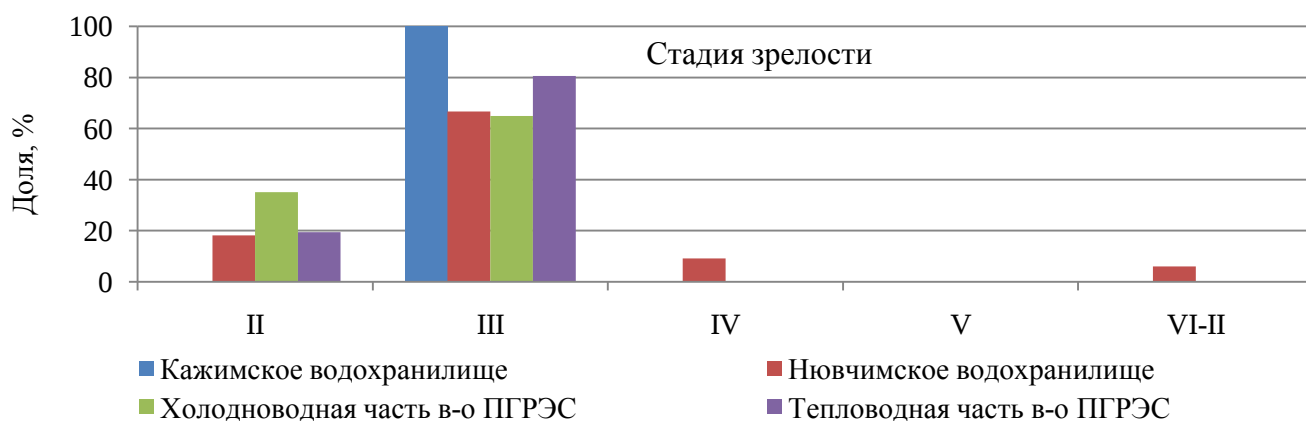


Рис. 37. Стадии зрелости ерша исследованных водоемов.

Полученные результаты достаточно хорошо объясняются возрастными особенностями и временем сбора материала. Наличие гонад третьей стадии у всех исследованных особей ерша в Кажимском водохранилище объясняется их отловом в середине августа 2014 г, т.е. по окончании периода нереста. В выборке ерша, отловленной в июне 2012 г. на Нювчимском водохранилище, отмечены экземпляры с гонадами четвертой и послевыбойной стадиями, что соответствует нерестовому периоду для данного вида (Остроумов, 1972). Ерш водоема-охладителя отличается небольшими размерно-возрастными характеристиками, что и определило присутствие особей с гонадами только второй и третьей стадиями зрелости.

Окунь речной. Относится к отряду (Perciformes Bleeker, 1859), семейству окуневых (Percidae Cuvier, 1848). Встречается практически во всех пресноводных водоемах европейского Северо-Востока России. По образу жизни окунь является типичной озерно-речной рыбой, обитающей во всех водоемах, пригодных для жизни рыб. Может являться единственным представителем озерной ихтиофауны (Козьмин, Новоселов, 2007б). Имеет сжатое с боков тело,

покрытое мелкой ктеноидной чешуей, во рту имеются щетинковидные зубы. Окраска тела окуня довольно яркая и пестрая: спина темно-зеленая, бока зеленовато-желтые, брюхо желтоватое, по бокам тела расположено от 5 до 9 поперечных полос. Хвост, анальный и брюшные плавники ярко-красные, грудные желтые. Первый спинной плавник серый с большим черным пятном в задней его части, второй зеленовато-желтый.

В крупных озерах, как правило, образует две экологические формы. *Мелкий* медленнорастущий окунь обитает в прибрежных зарослях, в заводях, курьях. Ведет стайный образ жизни, питаясь различными беспозвоночными. Обычные его размеры не превышают 20-25 см и веса 200-250 г. Созревает на 3-4 году жизни. *Крупный* окунь – хищник, держится одиночно на глубине. Имеет более высокий темп роста, достигая длины до 50 см и веса до 1,5 кг. Созревает в возрасте 4-5 лет. Нерестятся обе формы окуня ранней весной, при температуре воды 7-8°C. Икра откладывается на кусты и прошлогоднюю растительность в виде клейких лент. Плодовитость у окуня обеих экологических форм колеблется от 12 до 300 тыс. икринок. Инкубационный период длится 14-15 суток. Выклюнувшиеся личинки хорошо развиты и уже на 2-4 сутки способны к самостоятельной жизни. Промысловое значение невелико, популярен как объект спортивно-любительского рыболовства (Атлас..., 2003).

Размерно-весовые характеристики выборки из Нювчимского водохранилища отличаются более широким размахом, но меньшими средними значениями (табл. 28), поскольку в выборку объединены данные о рыбах, отловленных как сетными, так и неводными орудиями лова.

Таблица 28

Основные биологические показатели окуня речного Нювчимского и Кажимского водохранилищ

№ п/п	Показатели	Водохранилище	
		Нювчимское	Кажимское
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	8,1 – 17,8 11,6	13,4 – 16,4 14,7
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	11 – 137 45,5	49,7 – 98,2 72,4
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	2 – 5 2,9	4 – 5 4,1
4.	<u>Соотношение полов, (σ^7 : ♀)</u> σ^7 , % ♀ , %	1,0 : 1,9 35 65	1,0 : 2,2 31 69
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	III	III
6.	Количество экз., n	50	30

Возрастная структура популяции окуня по обобщенной выборке представлена возрастными группами от 2+ лет до 5+ лет. Возрастная структура выборки рыб из Нювчимского водохранилища более разнообразна (рис. 38) и имеет две доминирующие группы 2+ (45,5%) и 4+ (29,5 %) лет.

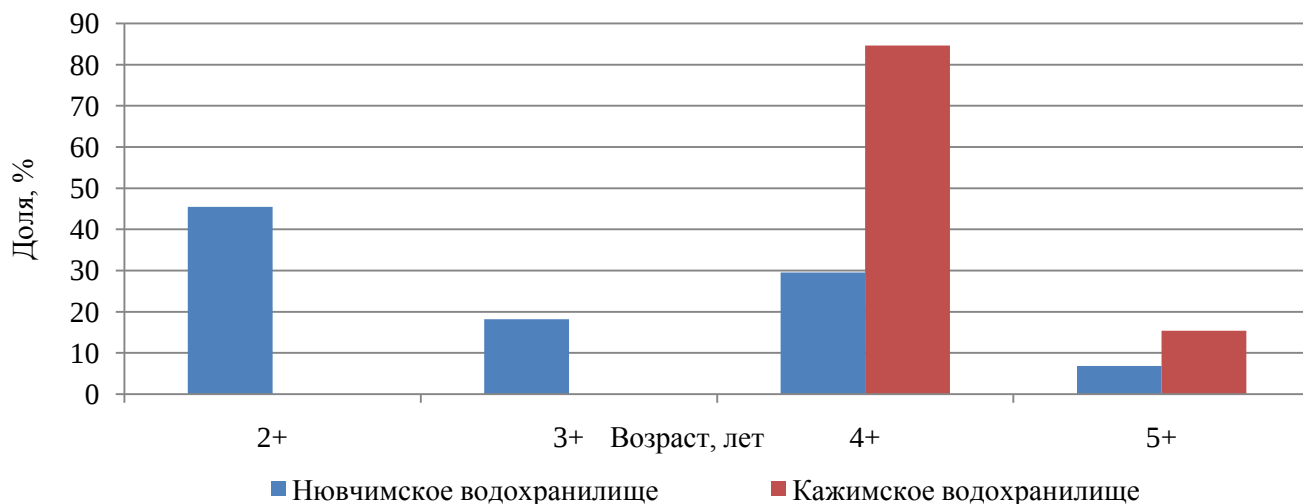


Рис. 38. Возрастная структура уловов окуня исследованных водохранилищ.

Основной причиной отличий, как было указано выше, является объединение данных рыб, отловленных с использованием разных орудий. В уловах из Кажимского водохранилища доминируют 4+ летние особи (84,6 %). Средний возраст окуня в Кажимском водохранилище составил 4,2 лет, а в Нювчимском 2,9 лет. Вследствие малой избирательности невода суммарный улов на 93 % состоит из молоди окуня (2+ - 4+), что обусловило уменьшение средних размерно-весовых параметров данной выборки (табл. 29).

Таблица 29

Возрастная структура окуня Кажимского и Нювчимского водохранилищ

Показатели	2+	3+	4+	5+	Σ
Кажимское водохранилище					
Средняя длина, см	-	-	14,5	16,3	
Средний вес, г	-	-	69,3	93,6	
Выборка, п экз.	-	-	25	5	30
%%	-	-	83	17	100
Средний возраст, лет	4,2				
Нювчимское водохранилище					
Средняя длина, см	9,3	11,5	14,3	17,4	
Средний вес, г	18,0	35,7	66,8	125,3	
Выборка, п экз.	20	10	11	3	44
%%	45	23	25	7	100
Средний возраст, лет	2,9				

Скорость роста сравниваемых выборок для первых трех лет жизни одинакова, в дальнейшем у рыб из Нювчимского водохранилища наблюдалось ее увеличение. Такая картина, с одной стороны, может быть следствием небольшого количества в выборке особей возрастной категории 5+.

В то же время, в указанном водоеме сформировалась многочисленная популяция верховки, которая может являться основным кормовым объектом для старшевозрастных групп окуня. Её стацциальное (биотопическое) распределение ассоциировано с водной растительностью в прибрежной зоне, где также обитает и питается окунь. Темп линейного и весового окуня представлены на рисунках 39 и 40.

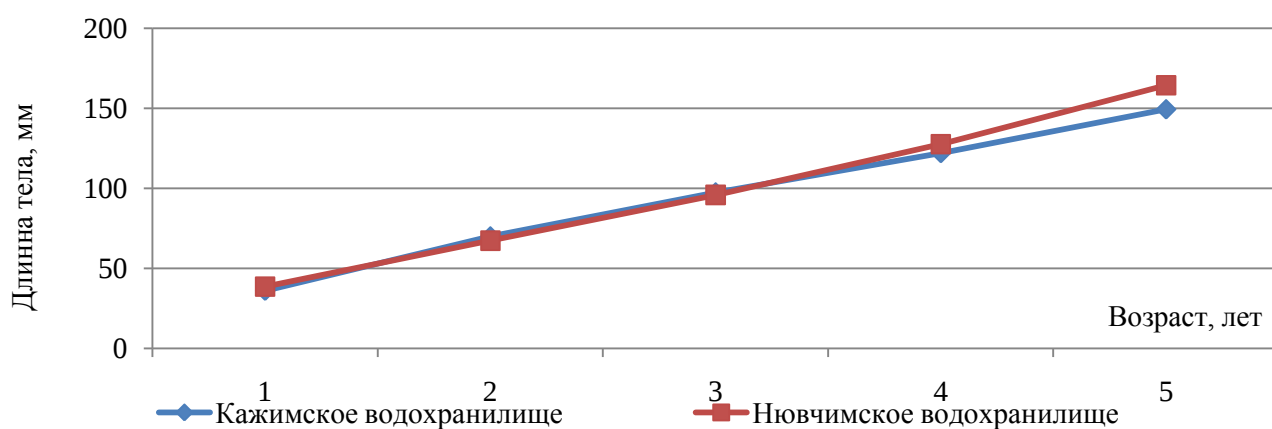


Рис. 39. Темп роста окуня Кажимского и Нювчимского водохранилищ.

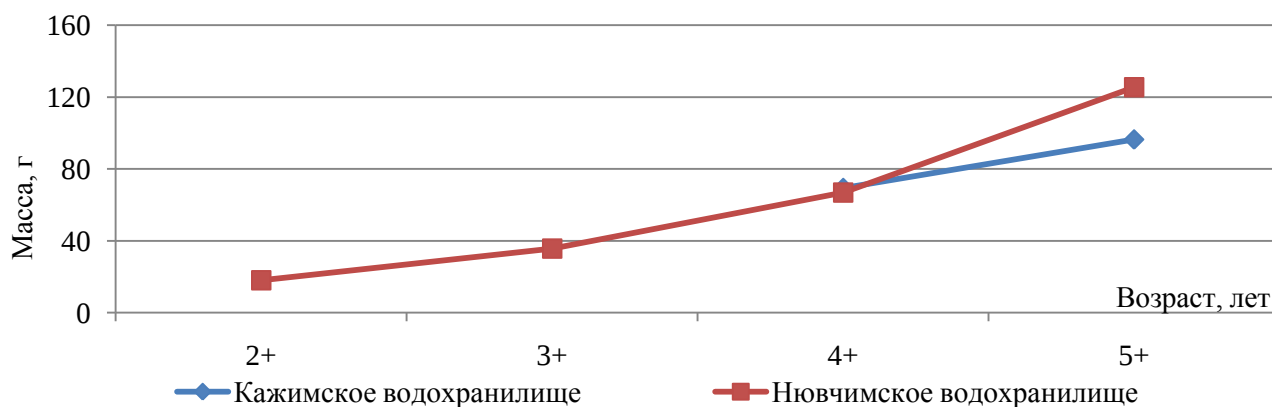


Рис. 40. Весовой рост окуня Кажимского и Нювчимского водохранилищ.

Соотношение полов ($\sigma^{\circ}:\text{♀}$) в выборках окуня изучаемых водных объектов существенно не отличалось. Как в Нювчимском, так и в Кажимском водохранилищах количество самок преобладало над количеством самцов - 65% и 69% соответственно (см. табл. 28).

Поскольку пробы отбирались в летний вегетационный период (позднее нерестового периода), гонады всех отловленных экземпляров окуня находились на третьей стадии зрелости

(см. табл. 28).

Головешка-ротан. Относится к отряду (Perciformes Bleeker, 1859), семейству головешковых (Eleotrididae Regan, 1911). Рыба Амурского бассейна, где его нативный ареал на территории России захватывает бассейн Амура и некоторые реки Приморья. Тело умеренно удлинненное, спереди вальковатое, покрытое мелкой чешуей. Спинных плавников два, брюшные плавники не слиты в диск, расположены под грудными. Зубы на челюстях щетинковидные, расположены в несколько рядов. Голова большая, окраска тела изменяется от светлой до темной. Спина обычно черновато-зеленая, бока желтоватые с темными пятнами, на плавниках расположены темные пятна и полосы.

Обычные размеры до 10-15 см. Половой зрелости достигает на 2-3 году жизни. Плодовитость колеблется в широких пределах – от 150 икринок до 20 000 икринок. Нерест порционный, происходит в июне-июле при температуре воды 17-22°C. Икринки имеют удлинненную форму и прикрепляются с помощью клейких ворсинок к растениям или другим водным предметам. Самец охраняет кладку. Обитатель небольших сильно заросших пойменных водоемов. Живет до 5-7 лет (Никольский, 1971). Неприхотлив к условиям обитания, хорошо переносит недостаток кислорода в воде, а также промерзание. Крайне широкий диапазон выносливости по отношению к различным абиотическим факторам, порционный нерест и забота о потомстве лежат в основе значительной величины инвазийного потенциала данного вида. На территории России отмечено стремительное расселение ротана-головешки, связанное как с их локальными перевозками, так и трансформацией речных бассейнов (Решетников, 2009). Был завезен любителями-аквариумистами в Европейскую часть России, где широко распространился в водоемах Подмоскovie, нанеся существенный урон прудовому рыбоводству (Еловенко, 1985). В Архангельской области появился в озере Плесецком (территория космодрома) и ряде озер Плесецкого района, где встречаются экземпляры длиной до 30-40 см и массой 500-700 г (Новоселов, 2007а). В условиях расширенного ареала данный вид рыб осваивает различные типы техногенных и естественных водоемов, отдавая предпочтение озерам и прудам, зарастающим макрофитами. Эврифаг с широким спектром питания. Отличается большой прожорливостью, потребляя планктонных ракообразных, личинок насекомых, водную растительность и молодь рыб, в том числе и свою. Промыслового значения не имеет. Представляет экологическую опасность при спонтанном саморасселении, поскольку может выступать в качестве трофического конкурента для аборигенных ценных видов рыб (Новоселов и др., 2005).

Выборки рыб из двух прудов несколько отличаются по основным биологическим показателям (табл. 30). Основная причина – разный метод сбора материала.

Основные биологические показатели головешки-ротана из водоемов в окрестностях
г. Сыктывкара

№ п/п	Показатели	Пруд	
		№ 1	№2
1.	<u>Длина тела, см:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	3,3 – 10,8 7,0	5,7 – 11,5 8,4
2.	<u>Масса тела, г:</u> Lim (min - max) Средняя $\bar{x}$	2 – 37 45,5	2 – 50 72,4
3.	<u>Возраст, лет:</u> Lim (min - max) Средний $\bar{x}$	0+ – 2 1,08	1 – 2 1,5
4.	<u>Соотношение полов, (σ^7 : ϕ)</u> σ^7 , % ϕ , %	1,0 : 1,1 48 52	1,0 : 1,1 47 53
5.	<u>Стадии зрелости гонад:</u> Lim (min - max)	II – III	II – III
6.	Количество экз., п	30	30

В пруду № 2 материал отбирался мальковым неводом длиной 10 м с ячейей 7 мм, а в пруду № 1, ввиду невозможности работы неводом, электроловильным аппаратом Biowawe II. Из-за его меньшей селективности в улове присутствуют рыбы 0+ возраста, обладающие наименьшими размерами и массой (табл. 31). Соотношение полов одинаково, поздние сроки сбора материала (октябрь 2012, август 2013) обуславливают доминирование гонад третьей стадии зрелости у отловленных экземпляров ротана. Размерно-весовые характеристики разных возрастных групп ротана из прудов № 1 и 2 идентичны, что свидетельствует о схожести условий обитания (рис. 41-42).

Соотношение полов одинаково, поздние сроки сбора материала (октябрь 2012, август 2013) обуславливают доминирование гонад третьей стадии зрелости у отловленных экземпляров ротана. Размерно-весовые характеристики разных возрастных групп ротана из прудов № 1 и 2 идентичны, что свидетельствует о схожести условий обитания (рис. 41-42). Таким образом, выявленные отличия в размерно-возрастной структуре уловов рыб исследованных нами водоемов является следствием как применения различных орудий лова, так и разного времени сбора ихтиологического материала. Тем не менее, структура рыбной части сообществ в целом и ряд биологических особенностей слагающих ее популяций, демонстрируют зависимость от ряда объективных факторов (кормовая база водоема, степень зарастания, антропогенное влияние).

Таблица 31

Возрастная структура головешки-ротана из прудов дачного общества в районе г.

Сыктывкар (%%)

Показатели	0+	1+	2+	Σ
Пруд № 1				
Средняя длина, см	3,8	6,7	9,7	
Средний вес, г	2,1	8,0	27,3	
Выборка, п экз.	11	6	13	30
%%	36,7	10	53,4	100
Средний возраст, лет	1,08			
Пруд № 2				
Средняя длина, см	-	6,8	9,7	
Средний вес, г	-	9,2	29,6	
Выборка, п экз.	-	14	16	30
%%	-	46,7	53,3	100
Средний возраст, лет	1,5			

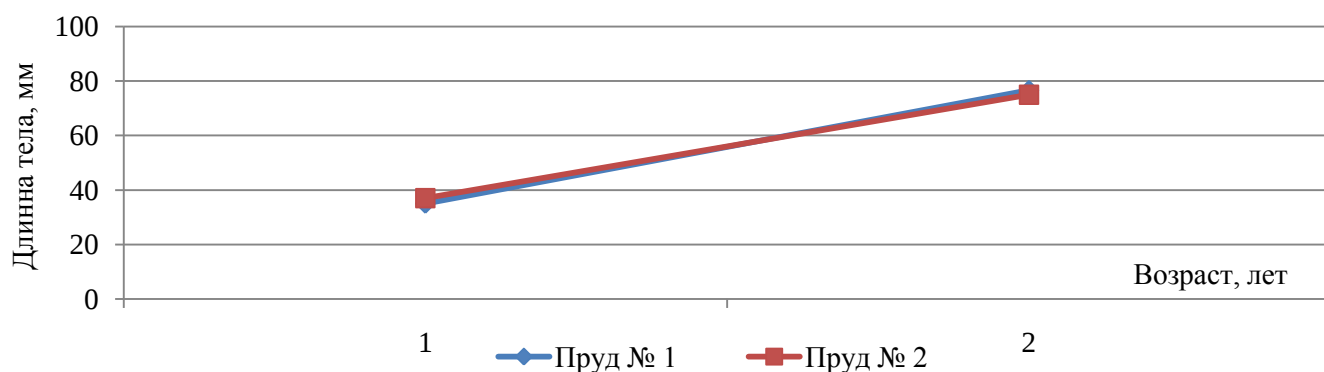


Рис. 41. Линейный рост головешки-ротана из прудов дачного общества в районе г. Сыктывкар.

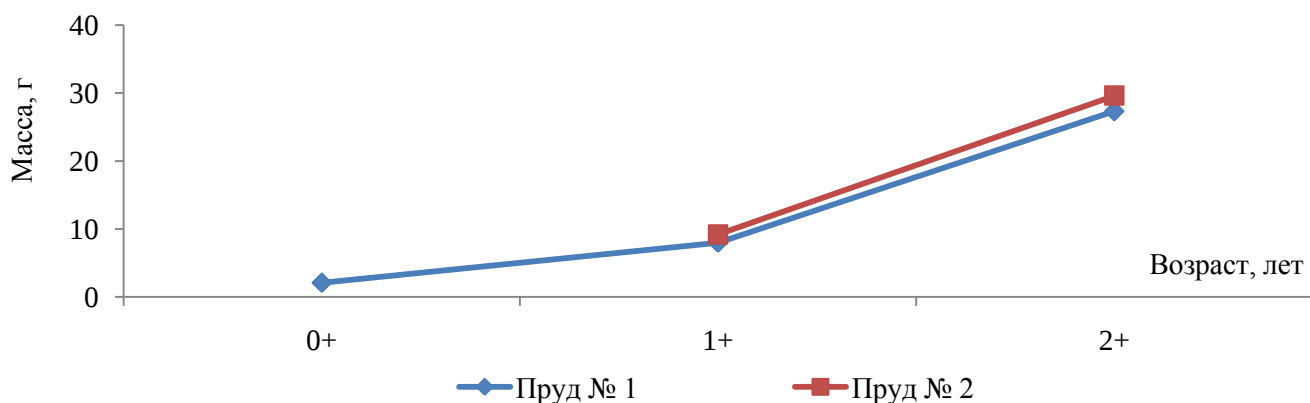


Рис. 42. Весовой рост головешки-ротана из прудов дачного общества в районе г. Сыктывкар.

5.2. Морфологическая характеристика популяций массовых видов рыб

В условиях устойчивого антропогенного воздействия на окружающую среду особый интерес представляет вопрос об экологической устойчивости, биологическом благополучии и "эволюционной перспективности" конкретных видов. Благополучие их существования во многом зависит от изменчивости, определяемой стабилизирующей способностью генотипа и отклонениями условий развития от оптимальных. Изучение морфологических признаков позволяет решать вопросы экологического прогнозирования состояния различных видов рыб.

Уклейка. По меристическим признакам уклейка из водоема-охладителя Печорской ГРЭС близка к номинативной форме этого вида рыб (табл. 32).

Таблица 32

Меристические признаки уклейки водоема-охладителя ПГРЭС

Счетные признаки (число...)	Водоем-охладитель ПГРЭС		Номинативная форма (Атлас., 2003)
	Тепловодная часть	Холодноводная часть	
	Значения признаков (min – max / M ± m)		
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{44 - 52}{47,41 \pm 0,34}$	$\frac{45 - 51}{48,23 \pm 0,28}$	45 – 52
Лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{7 - 9}{7,90 \pm 0,08}$	$\frac{7 - 9}{7,97 \pm 0,06}$	7 – 8
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{16 - 20}{18,50 \pm 0,18}$	$\frac{17 - 21}{18,57 \pm 0,17}$	17 – 20
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{6 - 9}{7,86 \pm 0,12}$	$\frac{7 - 8}{7,80 \pm 0,07}$	–
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{13 - 16}{14,24 \pm 0,15}$	$\frac{13 - 16}{14,6 \pm 0,15}$	–
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{18 - 24}{20,86 \pm 0,29}$	$\frac{19 - 25}{21,57 \pm 0,28}$	18 – 24
Позвонков	$\frac{40 - 43}{41,76 \pm 0,14}$	$\frac{39 - 43}{42,23 \pm 0,16}$	40 – 44
N, экз.	30	30	

Отсутствие выраженного полового диморфизма позволяет использовать для морфологической характеристики смешанный по половому составу материал (Варфоломеев, Шмидтов, 1952). По меристическим признакам статистически значимые различия зафиксированы лишь по количеству позвонков ($t=2,3 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$). Различия по таким параметрам, как число лучей в грудном плавнике, чешуй в боковой линии, и количество тычинок на первой жаберной дуге оказались не достоверными, несмотря на большое расхождение средних значений. Высокая вариабельность этих признаков сказывается на повышении значения ошибок средних, что и приводит к статистической недостоверности

различий выборки по этим параметрам. Наблюдаемые различия в меристических признаках, по всей видимости, обусловлены воздействием подогретых вод на развитие икры рыб, нерестящихся на ограниченной акватории. В пользу данной гипотезы могут свидетельствовать поимки фенотипов – рыб с аномалиями развития в виде отсутствия брюшных плавников, дефектами боковой линии и глаза (рис. 43).



Рис. 43. Аномалии развития уклейки водоема-охладителя Печорской ГРЭС. Условные обозначения: а – дефект боковой линии, б – дефект глаза, в – отсутствие брюшных плавников (вид снизу), г – отсутствие брюшных плавников (вид сбоку), д – отсутствие левого брюшного плавника.

Верховка обыкновенная. Величины и диапазон изменчивости большинства меристических признаков исследованных особей верховки в целом укладываются в их видовые стандарты (Берг, 1949; Атлас..., 2003) или незначительно выходят за эти пределы (табл. 33).

Таблица 33

Характеристика меристических признаков выборок верховки обыкновенной из различных водоемов северо-восточной части ареала

Счетные признаки (число...)	Нювчимское водохранилище	Водоем-охладитель ПГРЭС		Озеро в пойме р. Печора	Номинативная форма (Атлас..., 2003)
		Тепловодная часть	Холодноводная часть		
	Значения признаков (min – max / M ± m)				
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{0 - 7}{3,50 \pm 0,39}$	$\frac{9 - 13}{10,86 \pm 0,28}$	$\frac{8 - 15}{11,17 \pm 0,32}$	$\frac{6 - 12}{8,63 \pm 0,25}$	0 – 19
поперечных рядов чешуй	$\frac{40 - 48}{43,67 \pm 0,36}$	$\frac{43 - 52}{46,86 \pm 0,43}$	$\frac{42 - 49}{46,40 \pm 0,31}$	$\frac{42 - 48}{45,10 \pm 0,26}$	40 – 50
Лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{8 - 9}{8,10 \pm 0,06}$	$\frac{8}{8,00 \pm 0,00}$	$\frac{8 - 9}{8,03 \pm 0,03}$	$\frac{8}{8,00 \pm 0,00}$	7 – 9
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{11 - 13}{12,10 \pm 0,09}$	$\frac{11 - 13}{11,97 \pm 0,09}$	$\frac{11 - 13}{12,10 \pm 0,10}$	$\frac{11 - 13}{11,83 \pm 0,10}$	10 – 14
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{7 - 8}{7,20 \pm 0,07}$	$\frac{7 - 9}{7,90 \pm 0,09}$	$\frac{7 - 9}{7,87 \pm 0,09}$	$\frac{7 - 8}{7,53 \pm 0,09}$	–
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{12 - 15}{13,90 \pm 0,11}$	$\frac{13 - 16}{14,00 \pm 0,13}$	$\frac{14 - 15}{14,17 \pm 0,07}$	$\frac{13 - 15}{13,77 \pm 0,10}$	–
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{13 - 16}{14,70 \pm 0,13}$	$\frac{15 - 18}{16,03 \pm 0,14}$	$\frac{15 - 17}{15,90 \pm 0,12}$	$\frac{13 - 17}{15,00 \pm 0,15}$	10 – 17
Позвонков	$\frac{39 - 40}{39,37 \pm 0,09}$	$\frac{39 - 40}{39,52 \pm 0,09}$	$\frac{39 - 42}{39,63 \pm 0,12}$	$\frac{39 - 41}{39,97 \pm 0,10}$	38 – 40
N, экз.	30	30	30	30	

У отловленных нами особей верховки обнаружено закономерное увеличение по направлению на северо-восток ряда меристических структур, связанных с общей метамерией тела (количество позвонков, прободенных и поперечных рядов чешуй в боковой части тела). Проведенный дисперсионный анализ (ANOVA) показал высокий уровень статистической значимости ($\alpha=0,001$) для указанных признаков.

Показатель общего фенотипического разнообразия исследованных выборок, оцениваемый с помощью индекса Животовского (μ) на основании 8 меристических признаков (рис. 44), также имеет схожую тенденцию. Так, рыбы бассейна р. Печора характеризуются снижением морфологического разнообразия по сравнению с рыбами из бассейна р. Вычегда. Достоверно отличаются выборки 1-3 ($t=2,3 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$) и 1-4 ($t=2,4 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$).

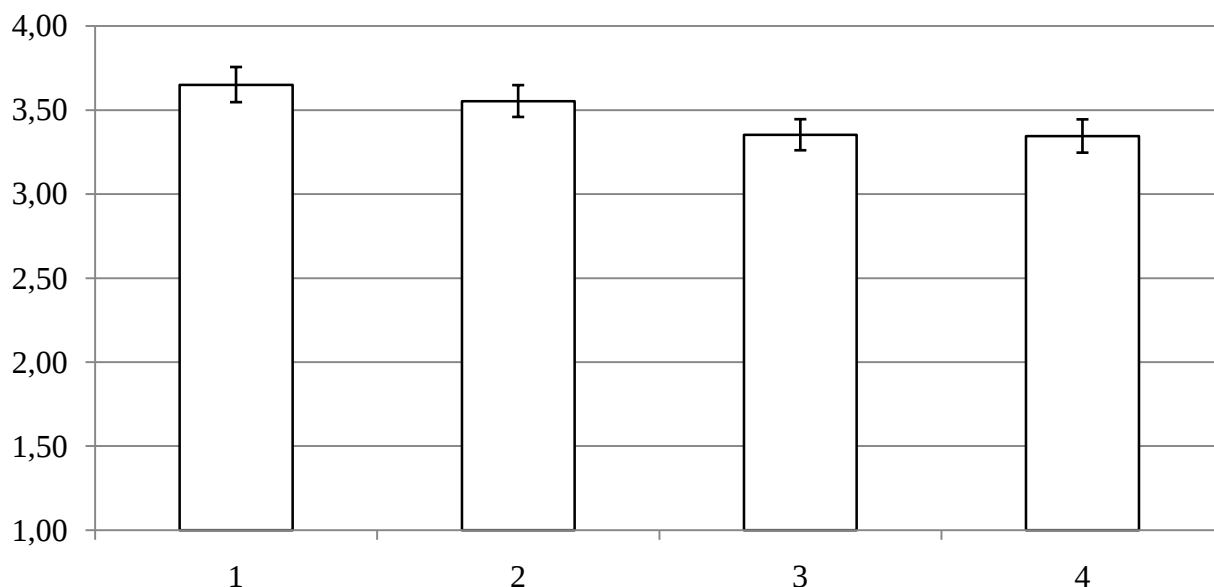


Рис. 44. Показатель общего фенотипического разнообразия (μ) исследованных популяций верховки. Условные обозначения: 1 – водохранилище у с. Ньючим, 2 и 3 – тепловодная и холодноводная части водоема-охладителя ПГРЭС, 4 – пойменное озеро среднего течения р. Печора.

Известно, что количество позвонков связано с широтой местности, коррелирующей с температурой, при которой протекает ранний онтогенез. Также в качестве сопутствующих факторов могут выступать термический режим или тип водоема, а также генетические особенности и миграционная активность в популяции. Тем не менее модальное и среднее количество позвонков в популяции отражает наследственную норму реакции, сформировавшуюся в процессе адаптации вида к условиям локальной ландшафтно-географической зоны (Кожара и др., 1996).

Исходя из выше изложенного, выявленные однонаправленные изменения показателей, связанные с общей метамерией тела, могут свидетельствовать о длительном периоде адаптации к градиентным условиям среды в процессе естественной радиации вида на изучаемой территории.

Плотва. По меристическим признакам плотва исследованных водохранилищ юга Республики Коми соответствует номинативной форме этого вида рыб (табл. 34). Статистически значимые различия средних значений признаков выявлены только для количества позвонков ($t=2,4 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$), что может являться следствием географической изменчивости.

Таблица 34

Морфологическая характеристика (счетных признаков) выборок плотвы Кажимского и Нювчимского водохранилищ

Счетные признаки (число...)	Водохранилище		Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Кажимское	Нювчимское	
	Значения признаков (min – max / $M \pm m$)		min – max
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{39 - 46}{42,96 \pm 0,30}$	$\frac{41 - 44}{42,75 \pm 0,21}$	41 – 48
Лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{9 - 11}{9,88 \pm 0,11}$	$\frac{9 - 11}{10,00 \pm 0,09}$	8 – 11
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{10 - 11}{10,29 \pm 0,09}$	$\frac{9 - 11}{10,50 \pm 0,16}$	8 – 12
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{7 - 9}{8,00 \pm 0,06}$	$\frac{8 - 9}{8,06 \pm 0,06}$	-
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{14 - 17}{15,63 \pm 0,13}$	$\frac{15 - 17}{15,81 \pm 0,19}$	-
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{12 - 15}{13,54 \pm 0,20}$	$\frac{12 - 14}{13,06 \pm 0,19}$	9 – 14
Позвонков	$\frac{40 - 42}{41,17 \pm 0,16}$	$\frac{41 - 43}{41,69 \pm 0,15}$	39 – 43
N, экз.	30	30	

Карп. Отловленные особи карпа заметно различались по характеру чешуйного покрова. Известно, что ранее здесь использовались различные (по развитию чешуи) породы карпа: чешуйчатый и зеркальный (рис. 45). Зеркальная форма данного вида встречается довольно редко. Также отмечались гибриды этих форм (Рафиков, 2014, 2015). Описание карпа проведено нами на основании материалов, собранных июне – июле 2008 – 2010 гг. Как вблизи водосброса водоема-охладителя Печорской ГРЭС, так и в наиболее удаленном от водосброса участке, было отловлено по 30 экз. рыб.

По меристическим признакам карп из водоема – охладителя оказался близким к номинативной форме данного вида рыб (табл. 35). Из 7 признаков статистически значимые различия выявлены для количества лучей в грудном плавнике ($t=2,4 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$), жаберных тычинок ($t=7,2 > t_{st}$ для $\alpha=0,001$) и прободенных чешуй в боку тела ($t=3,1 > t_{st}$ для $\alpha=0,01$).

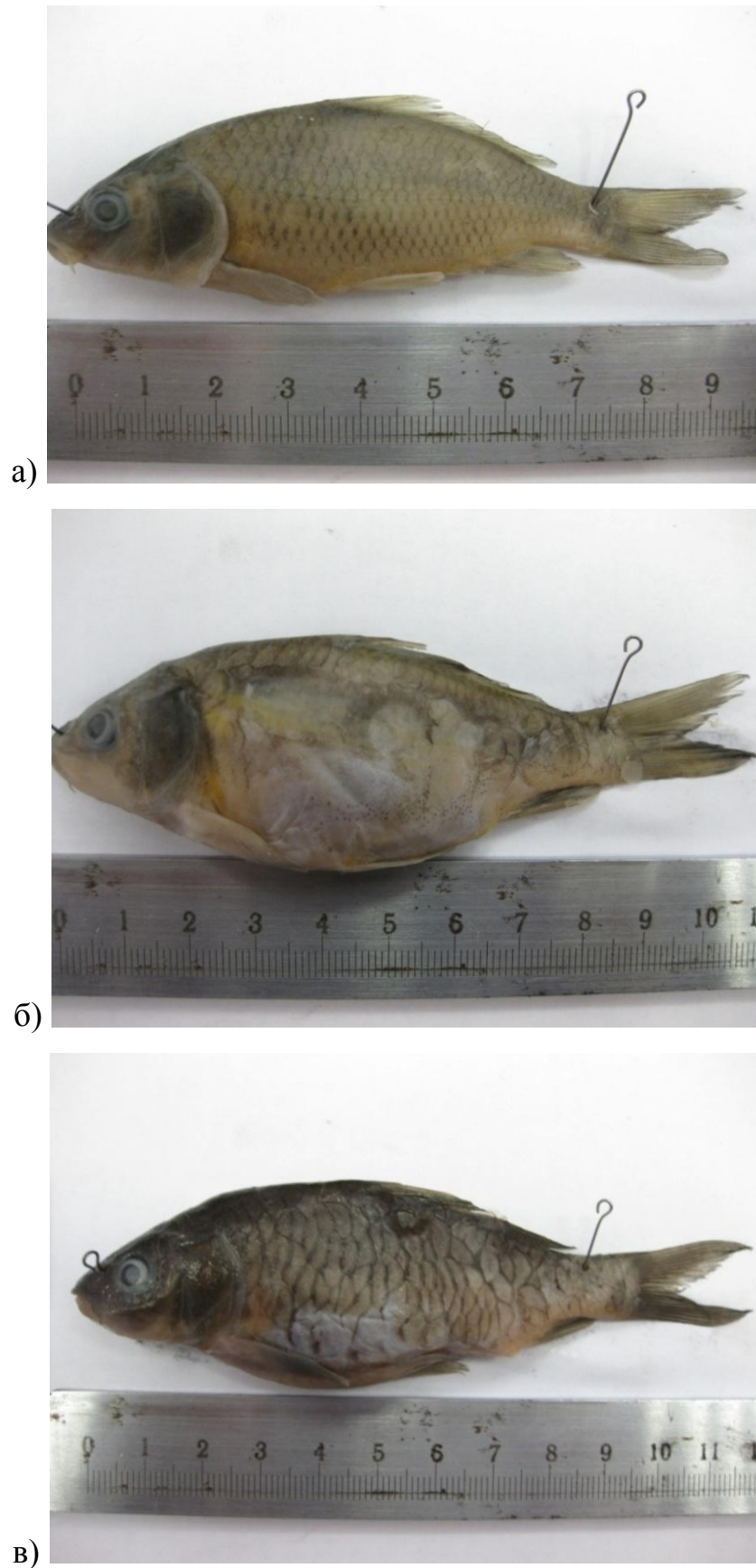


Рис. 45. Вариации в строении чешуйного покрова у карпа из водоема–охладителя Печорской ГРЭС. Условные обозначения: а – чешуйчатая форма, б – зеркальная форма, в – возможный гибрид чешуйчатой и зеркальной форм.

Морфологическая характеристика (счетных признаков) чешуйчатой формы карпа
водоема – охладителя Печорской ГРЭС

Счетные признаки (число...)	Водоем-охладитель ПГРЭС		Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Тепловодная часть	Холодноводная часть	
	Значения признаков (min – max / M ± m)		min – max
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{33 - 39}{36,39 \pm 0,28}$	$\frac{31 - 35}{37,48 \pm 0,12}$	32 – 41
Лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{18 - 21}{19,14 \pm 0,18}$	$\frac{18 - 21}{19,23 \pm 0,16}$	15 – 22
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{5 - 6}{5,04 \pm 0,04}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	5 – 6
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{7 - 9}{8,00 \pm 0,05}$	$\frac{8}{8,00 \pm 0,00}$	-
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{13 - 16}{15,21 \pm 0,16}$	$\frac{14 - 17}{15,68 \pm 0,11}$	-
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{18 - 25}{22,18 \pm 0,28}$	$\frac{22 - 29}{25,13 \pm 0,30}$	21 – 29
Позвонков	$\frac{35 - 37}{36,00 \pm 0,12}$	$\frac{35 - 38}{36,26 \pm 0,12}$	36 – 38
N, экз.	45	31	

В качестве основной причины различий можно было бы предположить неодинаковые температурные или гидрохимические условия водной среды различных акваторий водохранилища во время протекания раннего онтогенеза рыб. Однако район малой акватории не соответствует нерестово-выростным предпочтениям данного вида рыб, а также не имеет физической изоляции от остальной акватории водохранилища. Проведение конкретных работ по изучению миграционной активности карпа в течение года могло бы способствовать решению данного вопроса.

Обнаружено большое расхождение выборок карпа из разных частей водоема-охладителя по количеству жаберных тычинок. Некоторые авторы (Сидоров, Решетников, 2014) утверждают, что основная причина этого – недоучет зачаточных тычинок у молоди. Однако статистически значимая разница в 3 тычинки, полученная с применением красителя, практически невозможна. В качестве возможной причины можно предположить возраст зависимую изменчивость данного показателя, поскольку сравниваемые выборки отличаются средним возрастом (1+ и 3+ соответственно).

Ерш обыкновенный. Отсутствие выраженного полового диморфизма (Эль-Ани, 1972) позволяет использовать для морфологической характеристики смешанный по половому составу материал. С помощью дисперсионного анализа была выявлена статистически значимая разница между исследуемыми выборками по таким признакам, как количество лучей в первом спинном плавнике, жаберных тычинок, прободенных чешуй в боку тела и позвонков (табл. 36).

Морфологические признаки ерша исследуемых водоемов приведены в таблице 37. Применение апостериорного анализа показало, что по меристическим показателям большая часть различий связана с выборкой из тепловодной части водоема-охладителя ПГРЭС. За исключением количества лучей в анальном плавнике, остальные признаки характеризуются меньшим количеством элементов в метамерных структурах. Подобная ситуация может являться следствием повышенного температурного фона, особенно сильно воздействующего на ранний период развития рыб. Известно, что уменьшение количества счетных элементов может быть следствием ускорения раннего онтогенеза рыб (Павлов, 1984, 2007).

Таблица 36

Результат дисперсионного анализа с апостериорным попарным сравнением меристических признаков исследованных выборок ерша

Сравниваемый признак (количество...)	F-значение		Результат апостериорного анализа с применением теста Тьюки
	фактич.	табл. (для $\alpha=0,05$)	
Лучей в 1 спинном плавнике (D_1)	2,9	2,4	Выборка из тепловодной части в-о ПГРЭС отличается от таковых из Нювчимского и Кажимского водохранилищ и р. Печора
Лучей во 2 спинном плавнике (D_2)	0,9		Различия отсутствуют
Лучей в анальном плавнике (А)	2,31		Различия отсутствуют
Лучей в грудном плавнике (Р)	0,2		Различия отсутствуют
Лучей в брюшном плавнике (V)	0		Различия отсутствуют
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	17,6		Выборка из тепловодной части в-о ПГРЭС отличается от всех остальных меньшим количеством жаберных тычинок.
Позвонков	10,4		Выборка рыб из Нювчимского водохранилища характеризуется большим количеством позвонков по сравнению с выборками из исследованных водоемов бассейна р. Печора
Прободенных чешуй в боковой части тела	4,36		Выборка рыб из Нювчимского водохранилища отличается от таковых их Кажимского и Холодноводной части Печорского водохранилищ.

Таблица 37

Морфологическая характеристика (счетные признаки) выборок ерша обыкновенного из различных частей северо-восточной части ареала

Счетные признаки (число...)	Водохранилище		Водоем-охладитель ПГРЭС		р. Печора	Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Кажимское	Нювчимское	Тепловодная часть	Холодноводная часть		
	Значения признаков (min – max / M ± m)					
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{38 - 41}{38,77 \pm 0,20}$	$\frac{35 - 41}{38,00 \pm 0,24}$	$\frac{35 - 41}{38,08 \pm 0,20}$	$\frac{37 - 42}{38,92 \pm 0,20}$	$\frac{37 - 42}{38,74 \pm 0,20}$	33 – 42
Лучей в 1 спинном плавнике (D ₁)	$\frac{13 - 15}{13,83 \pm 0,10}$	$\frac{13 - 14}{13,87 \pm 0,03}$	$\frac{13 - 14}{13,69 \pm 0,08}$	$\frac{13 - 15}{13,95 \pm 0,08}$	$\frac{13 - 14}{13,97 \pm 0,03}$	11 – 16
Лучей во 2 спинном плавнике (D ₂)	$\frac{11 - 14}{12,27 \pm 0,14}$	$\frac{11 - 14}{12,38 \pm 0,11}$	$\frac{11 - 13}{12,19 \pm 0,08}$	$\frac{11 - 14}{12,08 \pm 0,11}$	$\frac{11 - 14}{12,29 \pm 0,12}$	10 – 15
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{5 - 6}{5,37 \pm 0,09}$	$\frac{5 - 6}{5,42 \pm 0,09}$	$\frac{5 - 7}{5,64 \pm 0,09}$	$\frac{5 - 6}{5,32 \pm 0,08}$	$\frac{5 - 6}{5,54 \pm 0,09}$	4 – 7
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	$\frac{4 - 5}{4,97 \pm 0,03}$	4 – 6
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{14 - 15}{14,07 \pm 0,05}$	$\frac{12 - 15}{14,06 \pm 0,10}$	$\frac{13 - 15}{14,03 \pm 0,08}$	$\frac{13 - 15}{14,08 \pm 0,10}$	$\frac{13 - 15}{14,14 \pm 0,11}$	10 – 15
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{10 - 12}{10,93 \pm 0,12}$	$\frac{10 - 13}{10,86 \pm 0,12}$	$\frac{8 - 12}{9,69 \pm 0,14}$	$\frac{9 - 13}{10,86 \pm 0,12}$	$\frac{9 - 12}{10,56 \pm 0,15}$	6 – 14
Позвонков	$\frac{35 - 37}{36,23 \pm 0,10}$	$\frac{36 - 37}{36,53 \pm 0,12}$	$\frac{35 - 36}{35,89 \pm 0,05}$	$\frac{34 - 37}{35,97 \pm 0,12}$	$\frac{35 - 37}{35,89 \pm 0,11}$	32 – 38

Окунь речной. Морфологические признаки окуня исследуемых водоемов приведены в таблице 38. Отсутствие выраженного полового диморфизма также позволяет использовать для морфологической характеристики смешанный по половому составу материал. Практически все проанализированные признаки имеют статистически значимые отличия, за исключением количества лучей в брюшных плавниках и жаберных тычинок. Выборка из самого южного - Кажимского водохранилища характеризуется достоверно большим количеством позвонков ($t=3,4 > t_{st}$ для $\alpha=0,01$), лучей в грудных плавниках ($t=3,1 > t_{st}$ для $\alpha=0,01$), меньшим количеством чешуй в боковой части тела ($t=2,7 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$), а также лучей в первом (D_1) спинном ($t=4,2 > t_{st}$ для $\alpha=0,01$) и анальном (A) плавниках ($t=2,3 > t_{st}$ для $\alpha=0,05$).

Таблица 38

Морфологические (счетные) признаки окуня речного Кажимского и Нювчимского водохранилищ

Счетные признаки (число...)	Водохранилище		Номинативная форма (Атлас..., 2003)
	Кажимское	Нювчимское	
	Значения признаков (min – max / $M \pm m$)		min – max
Прободенных чешуй в боковой линии (LL)	$\frac{58 - 65}{61,04 \pm 0,46}$	$\frac{57 - 69}{62,74 \pm 0,44}$	53 – 74
Колючих лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{15 - 18}{16,54 \pm 0,16}$	$\frac{15 - 18}{17,30 \pm 0,10}$	15 – 22
Мягких лучей в спинном плавнике (D)	$\frac{14 - 16}{14,96 \pm 0,13}$	$\frac{14 - 16}{14,59 \pm 0,09}$	12 – 17
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{8 - 10}{8,85 \pm 0,12}$	$\frac{8 - 10}{9,19 \pm 0,09}$	7 – 11
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{3 - 5}{4,92 \pm 0,08}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	4 – 6
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{14 - 16}{15,00 \pm 0,06}$	$\frac{14 - 15}{14,58 \pm 0,08}$	15 – 16
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{22 - 27}{24,04 \pm 0,20}$	$\frac{22 - 26}{24,42 \pm 0,16}$	16 – 29
Позвонков	$\frac{41 - 43}{41,96 \pm 0,09}$	$\frac{40 - 42}{41,49 \pm 0,10}$	38 – 44

Как правило, увеличение количества позвонков происходит по направлению с юга на север (Кожара и др., 1996). Увеличение данного параметра в географически более южном – Кажимском водохранилище, может объясняться следующим. Средняя температура воздуха в мае и июне в районе Нювчимского водохранилища за 2010-2014 г была на 3° С выше, чем в районе Кажимского. Это привело к повышению средних показателей температуры воды в Нювчимском водохранилище на 1° С, что, возможно, могло повлиять на процесс протекания раннего эмбрионального развития рыб. Однако, например, для плотвы исследованных

водохранилищ отмечена противоположная тенденция – увеличение количества позвонков в водохранилищах по направлению с юга на северо-восток.

По всей видимости, несмотря на близкое взаимное расположение водохранилищ (примерно 150 км), у обитающих в них популяций окуня могли сформироваться морфологически различимые экотипы.

Головешка-ротан. По меристическим показателям (см. табл. 39) выборки ротана статистически значимо отличаются по количеству позвонков ($t=3,3>t_{st}$ для $\alpha=0,01$) и лучей во втором спинном плавнике ($t=3,2>t_{st}$ для $\alpha=0,01$).

Таблица 39

Меристические признаки ротана-головешки прудов в районе г. Сыктывкар

Счетные признаки (число...)	Пруд		Номинативная форма (Атлас., 2003)
	№ 1	№ 2	
	Значения признаков (min – max / $M \pm m$)		min – max
Лучей в 1 спинном плавнике (D_1)	$\frac{6-9}{7,92 \pm 0,15}$	$\frac{7-10}{7,80 \pm 0,11}$	6 – 8
ветвистых лучей во 2-м спинном плавнике (D_2)	$\frac{9-12}{10,32 \pm 0,16}$	$\frac{8-11}{9,60 \pm 0,16}$	9 – 11
Лучей в анальном плавнике (A)	$\frac{6-10}{8,20 \pm 0,20}$	$\frac{7-10}{8,27 \pm 0,18}$	7 – 10
Лучей в грудном плавнике (P)	$\frac{16-18}{17,24 \pm 0,12}$	$\frac{15-20}{17,13 \pm 0,18}$	12 – 13
Лучей в брюшном плавнике (V)	$\frac{4-5}{4,92 \pm 0,06}$	$\frac{5}{5,00 \pm 0,00}$	5
Поперечных рядов чешуй	$\frac{36-41}{38,76 \pm 0,25}$	$\frac{36-41}{38,33 \pm 0,24}$	15 – 16
Жаберных тычинок на первой жаберной дуге	$\frac{10-14}{11,80 \pm 0,19}$	$\frac{11-13}{11,90 \pm 0,15}$	11 – 13 (14)
Позвонков	$\frac{29-31}{29,72 \pm 0,14}$	$\frac{27-31}{28,97 \pm 0,18}$	–
Позвонков (с учетом перерасчета)	$\frac{29-31}{29,92 \pm 0,11}$	$\frac{29-31}{29,77 \pm 0,11}$	–

Значительная разница количества позвонков у рыб, относящихся, по сути, к единой локальной группировке, может являться следствием большого числа аномалий развития. Проявляются они в виде дефектов осевого скелета (компрессия позвонков) и скелета конечностей (дополнительные лучи в плавниках, или их срастание) (рис. 46).

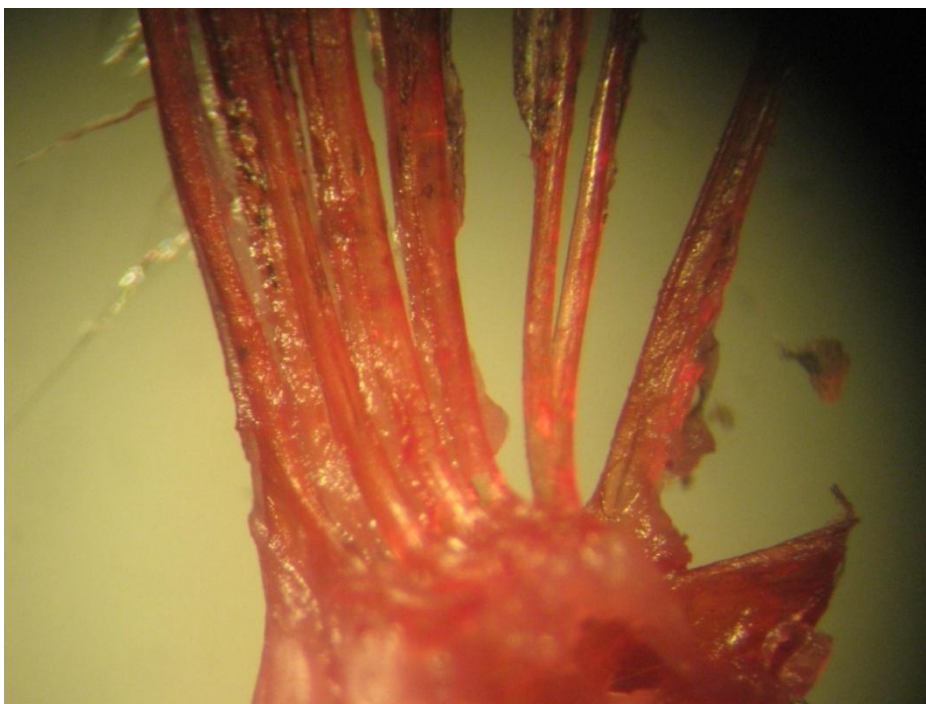


Рис. 46. Срастание лучей грудного плавника головешки-ротана из прудов окрестностей г. Сыктывкар.

После перерасчета числа сжатых позвонков их количество для выборок из различных прудов достоверно не отличается ($t=0,95 < t_{st}$ для $\alpha=0,05$). Значительная частота таких аномалий у рыб в пруду № 2 может свидетельствовать о крайне неблагоприятных условиях раннего онтогенеза (табл. 40).

Таблица 40

Количество компрессий позвонков ротана-головешки прудов окрестностей г. Сыктывкар

Водоем	Количество рыб с компрессиями позвонков, шт.	Доля особей с разным количеством случаев компрессий на особь, %		
		1 случай	2 случая	3 случая
Пруд № 1	6	100	-	-
Пруд № 2	17	65	29	6

Часть дефективных особей относится к генерации 2010 г., условия которого отличались длительной высокой температурой в летнее время. Подобные аномалии развития были отмечены нами у рыб, интродуцированных в водоем-охладитель Печорской ГРЭС, имеющий специфический термический и гидрохимический режимы. Известно, что температура среды напрямую влияет на формирование морфологических структур в раннем онтогенезе рыб (Татарко, 1968; Павлов, 2007). С другой стороны, большая часть выявленных морфологических изменений и фенодивиаций отмечена для видов-интродуцентов (уклейка и головешка-ротан), значительный вклад в адаптивные возможности которых к факторам среды может вносить

ограниченность (и случайный характер) набора генотипов особей, на базе которых происходит формирование новой популяции.

Таким образом, рыбы исследованных водных объектов характеризуются определенным уровнем изменчивости морфологических признаков. Часть изменчивости является результатом адаптации популяций к локальным условиям среды в процессе длительного обитания и называется географической (клинальной). Кроме того, отмечено изменение морфологических показателей и наличие аномалий развития скелетных структур у особей из популяций, обитающих в антропогенно измененном состоянии водной среды.

5.3. Питание и пищевые взаимоотношения рыб

Известно, что питание рыб является одним из факторов, определяющих особенности их экологии, физиологии и поведения (кормовые миграции) и может служить критерием при разработке стратегии рационального использования рыбных ресурсов (Новоселов, Фефилова, 1998, 1999). В практическом аспекте информация об особенностях питания промысловых рыб может быть использована при разведке их скоплений, проведении акклиматизационных мероприятий, определении темпа роста, динамики численности и, как конечный результат, состояния их запасов (Попова, 1979; Novoselov, 2014). В целом изучение питания рыб в комплексе ихтиологических исследований позволяет дать объективную оценку состояния видов в пределах их ареалов.

Межвидовые пищевые отношения рыб возникают в результате использования ими общих кормовых ресурсов и проявляются в виде прямой конкуренции или косвенных пищевых отношений. Особое значение изучение трофических связей рыб приобретает при разработке путей рационального использования водоемов, имеющих важное промысловое значение, а также при оценке эффективности интродукционных работ (Новоселов, 1987) и формировании сбалансированной ихтиофауны в естественных и искусственных водоемах.

Для анализа питания популяций рыб из водоема-охладителя ПГРЭС использованы имеющиеся сведения только по частоте встречаемости компонентов питания, что лишь в общем приближении отражает его качественный состав.

Уклейка. Данный вид относится к группе зоопланктофагов, основу питания которого составляют водоросли и зоопланктон, а также личинки и имаго водных насекомых (Атлас..., 2003). Обилие и частота встречаемости компонентов питания в выборках рыб из разных частей водоема-охладителя несколько отличается. В желудочно-кишечных трактах рыб из холодноводной части водоема высокая встречаемость ракообразных (63 %), а также водных личинок насекомых – двукрылых (63 %) и хирономид (59 %), что свидетельствует о благоприятных кормовых условиях (рис. 47). Так же были отмечены личинки поденок (7 %). Наличие в питании чешуй и скелетных элементов рыб (4 %) является, по-видимому, случайным.

Низкие частоты встречаемости компонентов питания у рыб из тепловодной части водоема-охладителя являться следствием меньших показателей развития здесь (как численности, так и биомассы) фауны беспозвоночных. Снижение скорости линейного (см. рис. 19) и весового роста (см. рис. 20) у рыб из этой выборки также может свидетельствовать в пользу данного предположения.

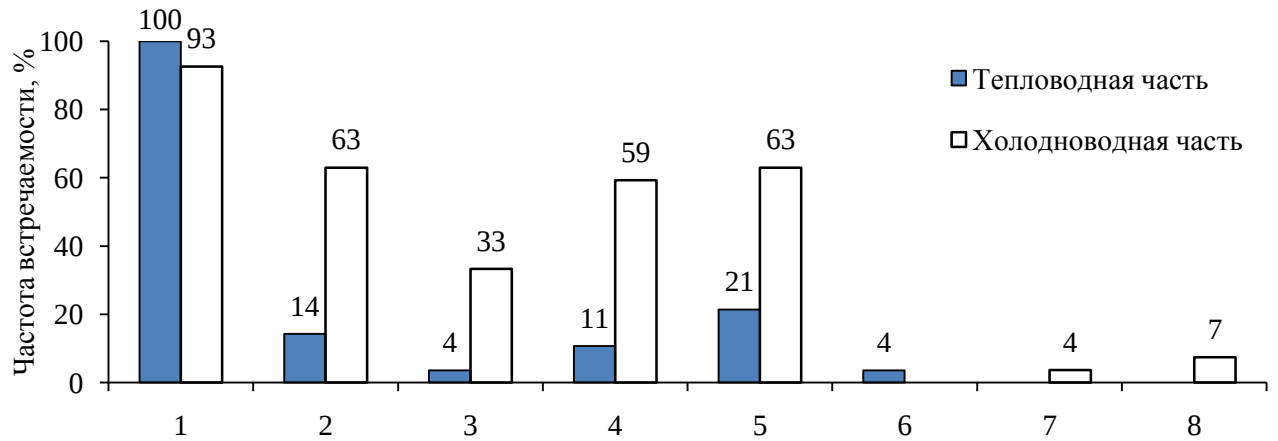


Рис. 47. Частота встречаемости компонентов в пищевом спектре уклейки

Условные обозначения: 1 – растительные остатки; 2 – ракообразные; 3 – Hydracarina; 4 – Chironomidae, lv; 5 – Diptera n/det.; 6 – Coleoptera, lv; 7 – чешуя и скелетные элементы; 8 – Plecoptera, lv.

Верховка обыкновенная. Из литературных источников известно, что верховка питается в поверхностном слое на открытых участках водной толщи, поедая как имаго, так и водных личинок различных насекомых, а также фито- и зоопланктон (Атлас..., 2003; Корляков, 2010). Полученные нами данные (рис. 48) свидетельствуют о том, что основу питания исследованных особей верховки из водоема-охладителя ПГРЭС в период отбора проб составляли в основном воздушные насекомые (88-94 %). Также значительной долей представлены клadoцеры (33-42 %) и растительность (31-71 %).

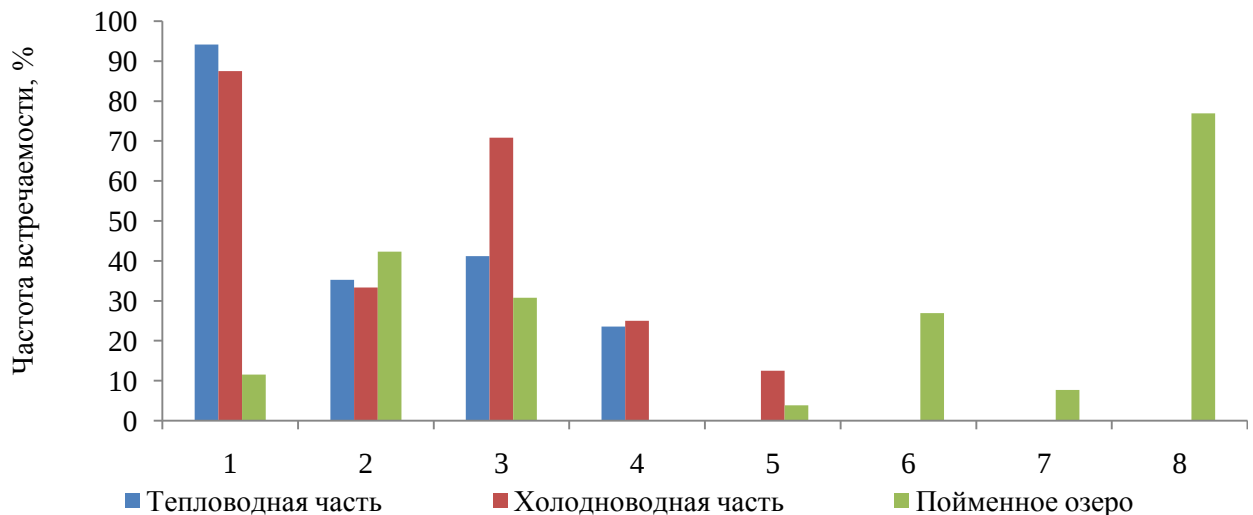


Рис. 48. Частота встречаемости компонентов питания у исследованных выборок верховки обыкновенной. Условные обозначения: 1 – Diptera imago, 2 – Cladocera, 3 – растительные остатки, 4 – Hydracarina, 5 – Chironomidae, lv, 6 – Copepoda, 7 – Ostracoda, 8 – чешуя.

Пищевой спектр рыб из озера в пойме р. Печора оказался несколько шире (рис. 48). Основной причиной этого могут быть различия в структуре и количественных характеристиках водных беспозвоночных исследованных водоемов. Отловленные из разных водоемов особи заметно отличались по размерно-возрастным характеристикам, что также может быть причиной различия состава кормовых объектов изучаемых групп верховки.

Также в содержимом желудочно-кишечных трактов рыб, обитающих в пойменном озере р. Печоры, высока доля (77 %) чешуи той же верховки. Возможно, что при определенных условиях опавшие с тела чешуйки в воде могут восприниматься рыбой как планктонный организм и, соответственно, поедаться.

Плотва. По характеру питания плотва относится к эврифагам – группе рыб с широким спектром питания (Атлас..., 2003). В то же время для водохранилищ бассейна р. Волга принято различать 2 формы данного вида: эпифитную (прибрежную) – характеризующуюся широким спектром питания, состоящим из беспозвоночных, ассоциированных с зоной водной растительности и моллюсковидную (придонно-пойменная, ходовая) (Иванова и др., 1978; Столбунов, 2005; Герасимов, 2007).

Преобладающими компонентами в питания плотвы исследованных нами водохранилищ в период отбора проб являлись ракообразные (по 47 %), остатки водной растительности (13-40 %) и водоросли (13-37 %), что позволяет отнести плотву к эпифитной форме (рис. 49).

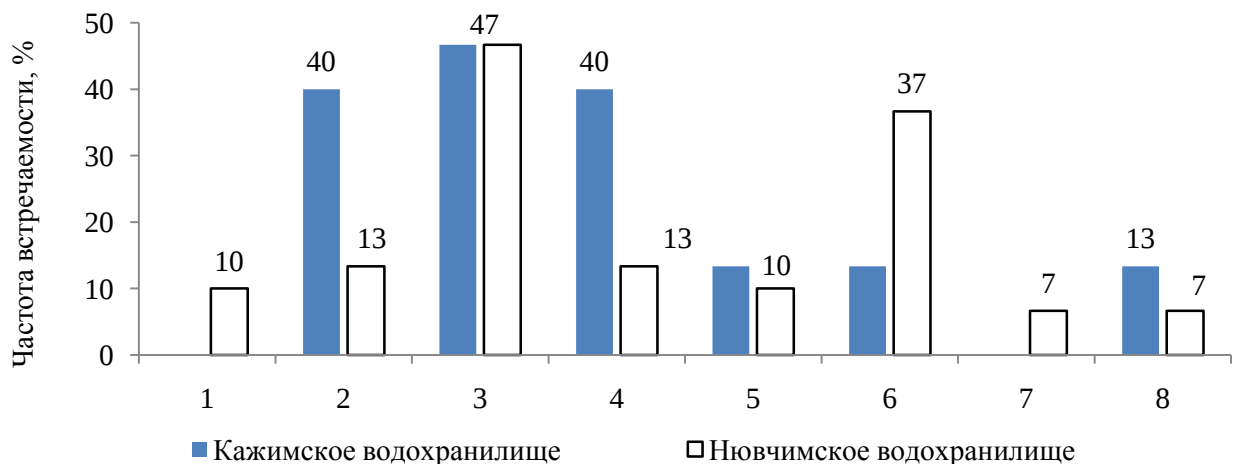


Рис. 49. Частота встречаемости компонентов питания плотвы в исследованных водохранилищах. Условные обозначения: 1 – Chironomidae, pp.; 2 – Chironomidae, lv.; 3 – ракообразные; 4 – растительные остатки; 5 – Mollusca; 6 – водоросли; 7 – Trichoptera, lv.; 8 – камни.

При камеральной обработке проб оказалось, что в кишечных трактах выборки плотвы из Кажимского водохранилища содержалось большое количество остатков непонятного

происхождения (22 % по массе), смещающих результат анализа (табл. 41). После их исключения стало очевидно, что наиболее значимым компонентом питания плотвы является водная растительность (IR = 66,9), значительно преобладающая над ракообразными (IR = 18,8) и водорослями (IR = 11,7).

В тоже время, основным компонентом питания плотвы в Нювчимском водохранилище являлись ракообразные (IR = 57,3). Такое расхождение доминирующих кормовых объектов может быть следствием формирования в Нювчимском водохранилище широкой полосы защищенной от ветра литорали, заросшей подводной растительностью. Именно здесь происходит бурное развитие ракообразных, для которых растительность является не только благоприятным субстратом, но и хорошим убежищем.

Таблица 41

Количественная характеристика содержимого кишечных трактов плотвы в исследованных водохранилищах

Компоненты питания	Водохранилища							
	Нювчимское			Кажимское				
	1	2	IR	1	2	IR	2*	IR*
Chironomidae,pp	0,03	0,47	0,13					
Chironomidae,lv	0,30	0,54	0,19	0,54	1,06	1,19	1,37	1,67
Неразличимые остатки пищи	-	-	-	-	22,16	28,94	-	-
Ракообразные	99,34	46,07	57,25	99,22	10,23	13,36	13,14	18,80
Растительные остатки	-	13,37	4,75	-	42,45	47,52	54,53	66,87
Mollusca	0,22	0,54	0,14	0,07	0,27	0,10	0,34	0,14
Водоросли	-	38,33	37,42	-	22,33	8,33	28,69	11,73
Trichoptera, lv	0,26	0,38	0,07	-	-	-	-	-
Камни	0,09	0,32	0,06	0,18	1,50	0,56	1,93	0,79

Примечание: 1 – доля в жкт по количеству, 2 – по массе, IR – индекс относительной значимости компонента питания, * – без учета категории «неразличимые остатки пищи».

Карп. По уже приведенной выше классификации карп также относится к эврифагам. Результаты исследований показали, что его питание в различных частях водоема-охладителя Печорской ГРЭС несколько отличается. Так, обилие и частота встречаемости пищевых компонентов в кишечном тракте у рыб, отловленных в удаленной части водоема, была заметно выше (рис. 50). Доминирующими (по 89 %) компонентами в питании карпа из тепловодной части охладителя являлись водная растительность и ветвистоусые ракообразные. У рыб из холодноводной части водоема, помимо этих групп, в кишечных трактах часто (> 60 %) встречались представители веслоногих ракообразных, гидракарин, ракушковых рачков и личинки хирономид. С одной стороны, это объясняется характером распределения населения

донных беспозвоночных, так как их численность и биомасса действительно увеличивается по градиенту от водосброса, достигая максимума в самой удаленной части водоема.

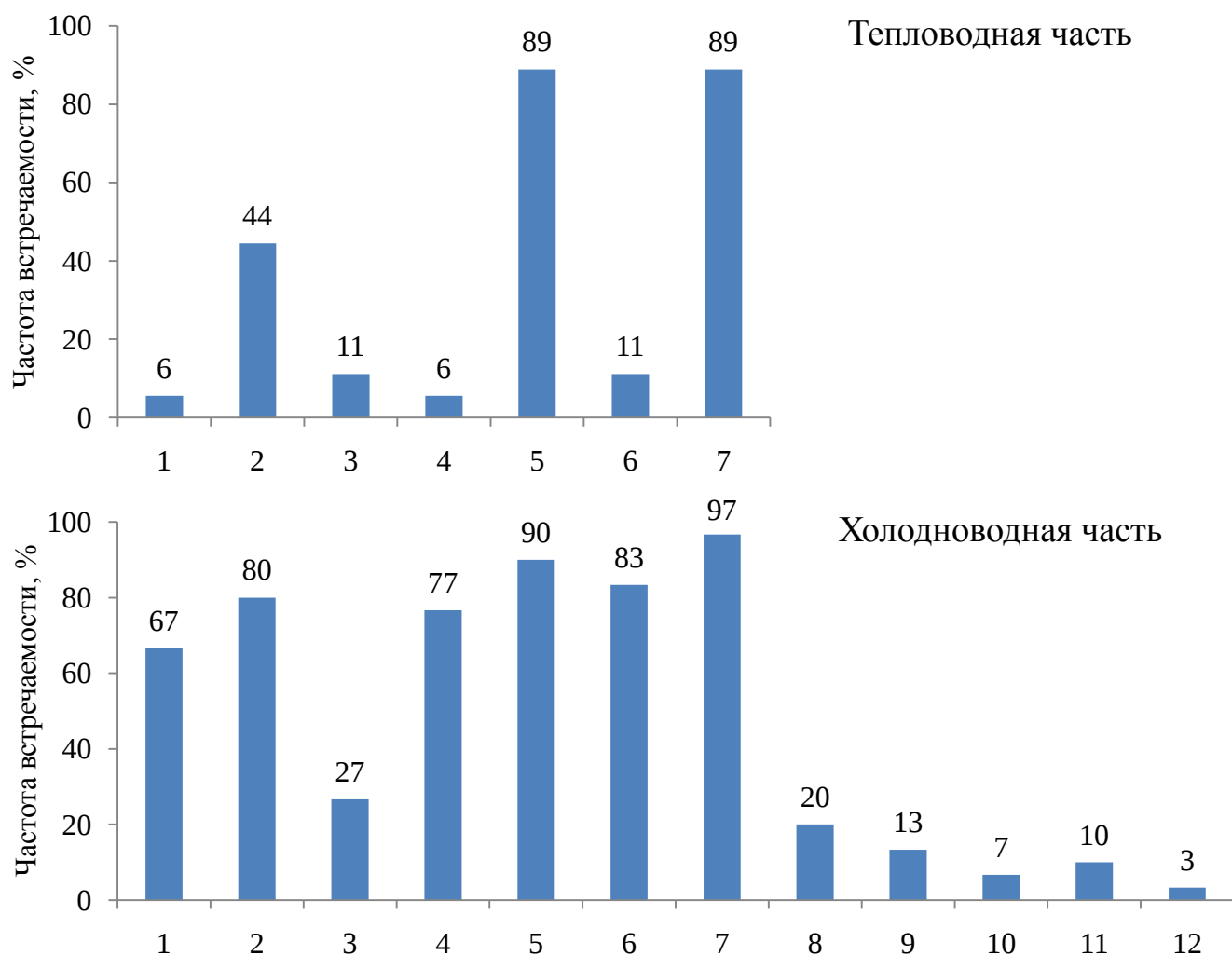


Рис. 50. Частота встречаемости компонентов питания карпа в водоеме-охладителе ПГРЭС.

Условные обозначения: 1 – Copepoda; 2 – Hydracarina; 3 – Diptera n/det.; 4 – Ostracoda; 5 – растительные остатки; 6 – Chironomidae, (lv + pp); 7 – Cladocera; 8 – Mollusca; 9 – Plecoptera, lv; 10 – Coleoptera, lv; 11 – Trichoptera, lv; 12 – Odonata, lv.

Однако собранная нами выборка из тепловодной части водоема-охладителя была ограничена только особями в возрасте двух лет. Из литературы известно, что молодь карпа потребляет в основном растительность и кладоцер (Дгебуадзе, 2001), что также может объяснять выявленные особенности питания.

Ерш обыкновенный. В питании ерша водоема - охладителя Печорской ГРЭС выявлено 9 пищевых компонентов (рис. 51).

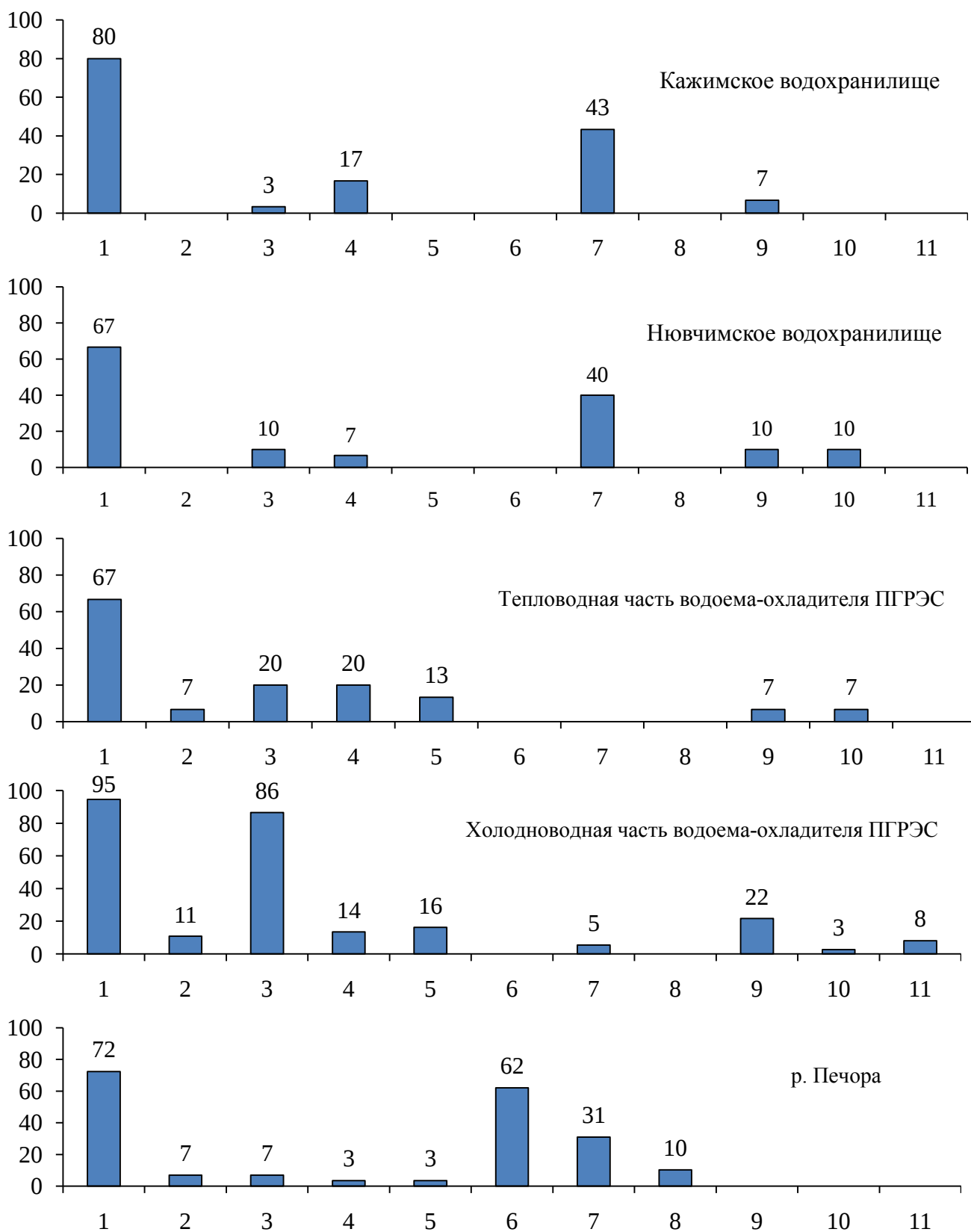


Рис. 51. Частота встречаемости компонентов питания у исследованных выборок ерша. Условные обозначения: 1 – Chironomidae, (lv + pp); 2 – Trichoptera, lv; 3 – Ракообразные; 4 – Растительные остатки; 5 – Diptera n/det.; 6 – Plecoptera, lv; 7 – Mollusca; 8 – Ephemeroptera, lv; 9 – Hydracarina; 10 – Odonata, lv; 11 – Coleoptera, lv.

Качественный состав содержимого жкт ершей из водоема–охладителя ПГРЭС в период исследования включал преимущественно представителей мелкого бентоса. Доминирующим компонентом в питании особей из обеих выборок являлись личинки и куколки хирономид (67-95 %). В жкт рыб из холодноводной части, также отмечена высокая встречаемость ракообразных (86 %), а также изредка (3-16 %) отмечались организмы макробентоса. В жкт ершей отловленных в р. Печора существенную роль в питании играли личинки хирономид (72 %), веснянок (62 %) и моллюски (31 %). Такое расхождение связано с различием населения бентоса водоема-охладителя и русла р. Печора.

Преобладающими группами в содержимом желудков выборок ерша Нювчимского и Кажимского водохранилищ в период проведения исследований являлись личинки хирономид (IR 80,4 и 82,8), а также моллюски (IR = 7,6 и 13,6), что характеризует его как типичного бентофага (табл. 42).

Таблица 42

Количественная характеристика содержимого желудков ерша обыкновенного Кажимского и Нювчимского водохранилищ

Компоненты питания	Водохранилища							
	Кажимское					Нювчимское		
	1	2	IR	2*	IR*	1	2	IR
Chironomidae,pp	2,96	2,75	0,72	10,85	2,85	7,60	10,52	8,69
Chironomidae,lv	80,85	16,66	21,04	65,61	82,77	85,51	63,22	80,36
Неразличимые остатки пищи	-	74,61	74,58	-	-	-	3,31	1,05
Hydracarina	0,28	0,07	0,01	0,26	0,03	0,43	0,18	0,03
Ракообразные	10,42	0,27	0,04	1,06	0,17	0,43	0,18	0,03
Растительные остатки	-	0,60	0,16	2,38	0,63	-	2,40	0,31
Mollusca	5,49	5,04	3,45	19,84	13,56	5,60	9,92	7,56
Odonata, lv	-	-	-	-	-	0,43	10,28	1,96

Примечание: 1 – доля в комке по количеству, 2 – по массе, IR – индекс относительной значимости компонента питания, * – без учета категории «Неразличимые остатки пищи».

Окунь речной. Является факультативным хищником. В содержимом желудков выборки окуня из Кажимского водохранилища доминирующей группой являлась молодь окуневых и карповых (рис. 52). Усиление хищничества может объясняться как более поздним временем сбора материала (начало августа), так и различиями в возрастном составе изучаемых выборок. Так, средний возраст выборки рыб из Кажимского водохранилища на 1,3 года больше, чем у рыб Нювчимского. В то же время выборка окуня из Нювчимского водохранилища характеризуется более разнообразным питанием.

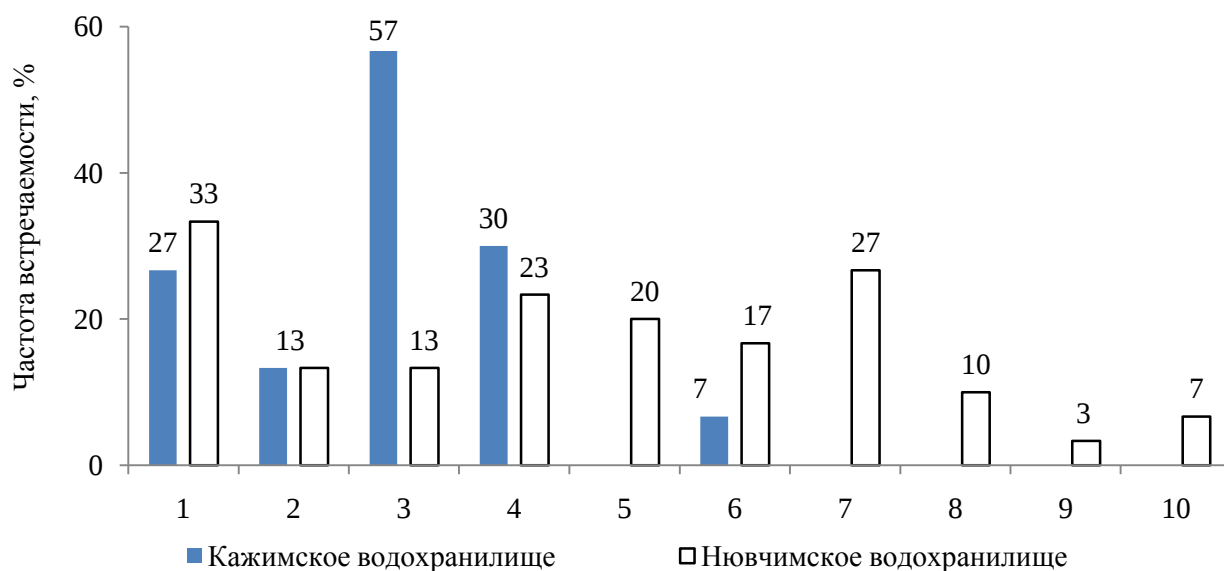


Рис. 52. Частота встречаемости компонентов питания окуня речного в исследованных водохранилищах. Условные обозначения: 1 – Chironomidae, pp; 2 – Chironomidae, lv.; 3 – рыба; 4 – ракообразные; 5 – Mollusca; 6 – Plecoptera, lv; 7 – Trichoptera, lv; 8 – Diptera n/det; 9 – Hemiptera; 10 – Coleoptera, lv.

Одним из относительно значимых кормовых объектов являются ракообразные (табл. 43), а совместное потребление их с личинками жуков, личинками и имаго клопов свидетельствует о том, что основной кормовой стацией окуня является зарослевая литораль.

Таблица 43

Количественная характеристика содержимого желудков окуня речного в исследованных водохранилищах

Компоненты питания	Водохранилища					
	Кажимское			Нювчимское		
	1	2	IR	1	2	IR
Chironomidae,pp	0,95	0,17	0,08	0,08	0,49	0,91
Chironomidae,lv	1,69	0,26	0,06	0,02	0,09	0,06
Неразличимые остатки пищи	-	0,66	0,16	-	1,76	1,32
Рыба	2,53	93,91	97,31	0,03	38,54	28,75
Ракообразные	94,72	3,73	2,05	99,37	17,27	22,55
Растительные остатки	-	0,98	0,30	-	9,83	7,33
Mollusca	-	-	-	0,04	6,85	7,66
Plecoptera,lv	0,11	0,29	0,04	0,13	0,73	0,68
Trichoptera, lv	-	-	-	0,23	19,90	29,69
Diptera n/det.	-	-	-	0,01	0,23	0,13
Hemiptera	-	-	-	0,01	3,69	0,69
Coleoptera,lv	-	-	-	0,07	0,63	0,24

Примечание: 1 – доля в содержимом желудка по количеству, 2 – по массе, IR – индекс относительной значимости компонента питания.

Судя по всему, хорошо развитая водная растительность способствует развитию на ней определенной биомассы водных беспозвоночных, что повышает кормовую базу рыб данного водоема. Возможно, как и в случае с плотвой, это и является объяснением увеличения показателей линейного и весового роста окуней из Нювчимского водохранилища возрастной категории 5+.

Головешка-ротан. Эврифаг с широким спектром питания. Характеризуется относительно большим объемом потребляемой пищи, среди которой обычны планктонные ракообразные, водные личинки насекомых, водная растительность и молодь рыб, в том числе и собственная. Из всех исследованных нами видов рыб головешка-ротан характеризуется наиболее разнообразным спектром потребляемых кормов (рис. 53).

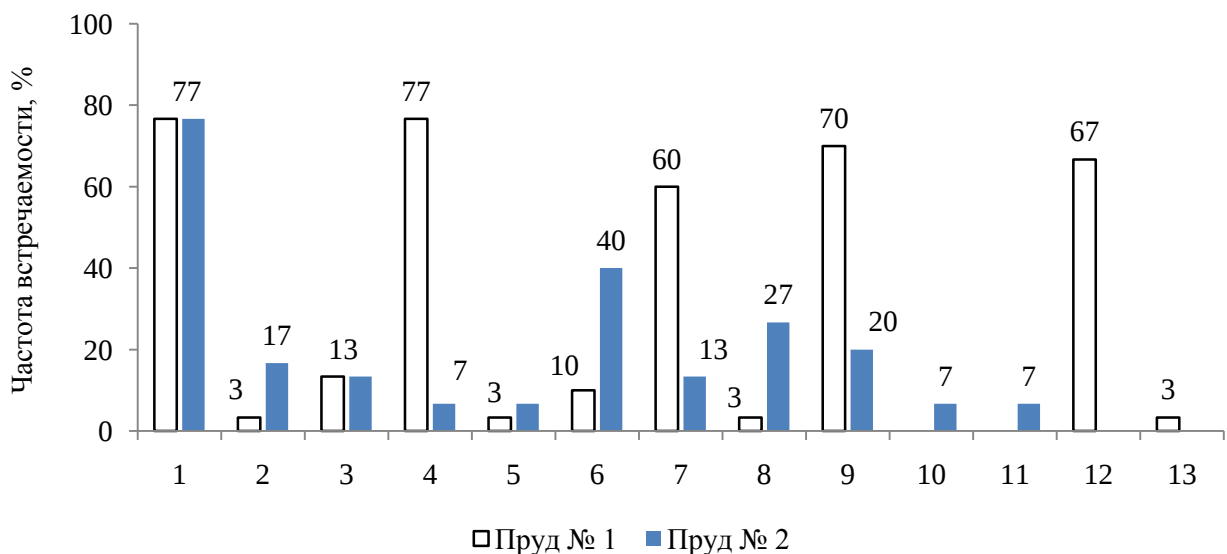


Рис. 53. Частота встречаемости компонентов питания головешки-ротана в исследованных прудах дачного общества в районе г. Сыктывкара. Условные обозначения: 1 – Chironomidae, lv.; 2 – Неразличимые остатки пищи; 3 – рыба; 4 – ракообразные; 5 – растительные остатки; 6 – Mollusca; 7 – Hemiptera; 8 – Odonata, lv; 9 – Водоросли; 10 – Ceratopogonidae, lv; 11 – Diptera n/det.; 12 – Plecoptera, lv; 13 – Trichoptera, lv.

Ввиду наличия у этого вида хищных повадок, наиболее часто его пищей становятся как крупные (рыба, клопы и личинки амфибиотических насекомых), так и мелкие движущиеся гидробионты (ракообразные и хирономиды). Растительные компоненты, в том числе и водоросли, являясь субстратом для беспозвоночных, по-видимому, лишь случайно заглатываются вместе с ними. Индексы относительной значимости кормовых объектов выборок из прудов № 1 и 2, свидетельствуют о том, что наиболее излюбленным кормом головешки-ротана являются личинки хирономид. Желудки рыб из пруда № 1 в качестве доминирующих групп содержали также ракообразных и водных клопов, тогда как в пруду № 2 это были

моллюски. Такое расхождение может быть связано с возрастной структурой рыб в выборках. Так, 36,7 % особей, отловленных в пруду № 1, имели возраст 0+ и минимальные размерно-весовые параметры, что, по всей видимости, и определило ориентацию их пищевого поведения на кормовые объекты меньшего размера (табл. 44).

Рыба была отмечена в питании лишь нескольких, наиболее крупных, исследованных особей ротана, поэтому при значительной суммарной доле по весу в составе пищевого комка, данный компонент характеризуется невысоким значением индекса относительной значимости. Кроме того, в условиях как лабораторных, так и натурных наблюдений, была отмечена низкая двигательная активность ротана, особенно его молоди. Она может долго находиться на субстрате, опираясь на него брюшными плавниками или в толще воды, поддерживая положение тела за счет медленной работы грудных плавников. Возможно, такая поведенческая особенность сформировалась в процессе эволюционного развития вида и способствовала снижению внутривидовой конкуренции, обеспечивая стабильное существование моновидового ихтиоценоза.

Таблица 44

Количественная характеристика содержимого головешки-ротана в исследованных прудах дачного общества в районе г. Сыктывкара

Компоненты питания	Пруд № 1			Пруд № 2		
	1	2	IR	1	2	IR
Chironomidae,lv	14,85	35,14	57,50	85,45	39,22	64,04
Неразличимые остатки пищи		0,60	0,04		5,29	1,88
Рыба	0,08	19,77	5,63	1,09	13,19	3,75
Ракообразные	83,28	9,06	14,82	1,09	0,05	0,01
Растительные остатки	0,00	0,23	0,02	0,00	0,05	0,01
Mollusca	0,15	0,91	0,20	8,00	31,45	26,79
Hemiptera	0,76	12,86	16,46	0,73	7,30	2,07
Odonata,lv	0,02	8,60	0,61	2,55	1,62	0,92
Водоросли	–	10,00	0,71	–	0,99	0,42
Ceratopogonidae,lv	–	–	–	0,73	0,05	0,01
Diptera n/det.	–	–	–	0,36	0,78	0,11
Plecoptera,lv	0,84	2,80	3,98	–	–	–
Trichoptera, lv	0,02	0,51	0,04	–	–	–

Примечание: 1 – доля (в %) в комке по количеству, 2 – по массе, IR – индекс относительной значимости компонента питания.

Пищевые взаимоотношения массовых видов рыб. Трофические взаимоотношения рыб (как внутри – так и межвидовые) являются результатом реализации их пищевых потребностей в определенных видах корма. При расширении спектра питания разных видов

рыб происходит их перекрывание, что вызывает напряженность пищевых взаимоотношений. Количественное выражение степени схожести состава пищи с помощью индексов пищевого сходства – СП (Шорыгин, 1952) и перекрывания пищевых ниш C_λ (Horn, 1966; Wallace, 1971) представлено в таблицах 45 и 46.

Как было указано в главе 4, ядро рыбного населения как Кажимского, так и Нювчимского водохранилищ составляют плотва, ерш и окунь. В Кажимском водохранилище их пищевые спектры (см. табл. 45) существенно не перекрываются, о чем свидетельствуют низкие значения индексов СП и C_λ .

Таблица 45

Пищевые взаимоотношения рыб Кажимского водохранилища

Вид рыб	Плотва	Ерш об.	Окунь речной	Ротан-головешка
Плотва	+	5,1	5,0	21,0
Ерш обыкновенный	0,06	+	2,5	37,3
Окунь речной	0,06	0,01	+	24,9
Головешка-ротан	0,17	0,78	0,36	+

Примечание: над диагональю – СП, под диагональю – C_λ .

В тоже время, в Нювчимском водохранилище (см. табл. 46) питание окуня и плотвы характеризуется высокими значениями индексов пищевого сходства (28,6) и перекрывания пищевых ниш (0,6). Объяснений этому может быть несколько. Во-первых, это различия в размерно-возрастном составе выборок окуня из исследованных гидрологических объектов (см. табл. 29). В сборах из Кажимского водохранилища была велика доля особей более старшего возраста, характеризующегося, как правило, рыбацким типом питания (см. табл. 43). Во-вторых, разное время сбора материала. В-третьих, разная кормовая база или условия нагула рыб. В данном случае, мы имеем в виду хорошо развитую водную растительность в литоральной зоне Нювчимского водохранилища. Использование данной станции окунем и плотвой в период нагула (см. табл. 41 и 43) объясняет схожесть их питания.

Таблица 46

Пищевые взаимоотношения рыб Нювчимского водохранилища

Вид рыб	Плотва	Ерш об.	Окунь речной	Ротан-головешка
Плотва	+	4,1	28,6	20,87
Ерш обыкновенный	0,03	+	11,8	45,67
Окунь речной	0,60	0,05	+	44,76
Головешка-ротан	0,32	0,83	0,47	+

Примечание: над диагональю – СП, под диагональю – C_λ .

Таким образом, освоение одинаковых стадий в водоемах привело к перекрыванию пищевых спектров и увеличению напряженности пищевых отношений между наиболее массовыми видами. Тем не менее, размерно-весовые характеристики популяций окуня и, особенно, плотвы заметно выше именно в Нювчимском водохранилище. Возможно, мы имеем дело с явлением «акселерации» из-за постоянного разряжения популяций рыб вследствие неконтролируемого рыболовства.

Пруды дачного общества в г. Сыктывкар где обитает головешка-ротан, расположены на удалении 1 км от р. Дырнос являющейся притоком р. Вычегда. Для оценки конкурентных возможностей при дальнейшем расселении данного вида в водоемах р. Вычегда мы провели сравнение пищевых спектров ротана и представителей ядра нативной ихтиофауны.

Выявлен очень широкий спектр питания данного вида, объясняющий потенциальную напряженность его взаимоотношений с типичными представителями ядра ихтиофауны (плотва, ерш, окунь) практически любого водоема. В качестве основных моментов напряженности можно указать как отношения по типу «хищник-жертва», то есть выедание молоди других видов рыб, так и наложение их пищевых спектров. Судя по всему, при попадании в водоем с уже существующей там ихтиофауной, доля рыб-аборигенов в питании головешки-ротана должна существенно возрасти. Если учесть, что его основным местом обитания является заросли макрофитов (Корляков, 2010; Лукина, 2011), то в случае проникновения в естественные и искусственные водные объекты можно ожидать его успешной натурализации. Широкий пищевой спектр, особенности поведения и размножения приведут к быстрому росту численности, что неблагоприятно отразится на аборигенной ихтиофауне лентических водоемов, ядро ихтиоценоза которых, как показывают результаты исследования, состоит из фитофильной (окунь и плотва) группы рыб.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

По унифицированной классификации водоемов комплексного назначения (Субботина, 2009) исследованные нами водохранилища относятся к третьему классу бонитета (средний класс), то есть пригодны для использования в рыбоводных целях.

Опыт зарыбления водоемов на территории Республики Коми, имеющих сформировавшийся состав локальной ихтиофауны, молодью чужеродных видов рыб, оказался негативным. Так, существовавшей ранее организацией «КОМИРЫБПРОМ» уже предпринимало неудачные попытки зарыбления Кажимского и Ньючимского водохранилищ молодью пеляди и карпа. Предлагавшиеся ранее рыбоводные схемы, основанные на высоком поддержании в течении 2-3 лет высокого уровня воды в водохранилищах с последующим зарыблением их сиговыми (чир, пелядь) и получением товарной продукции, также оказались не применимыми. Основными причинами этого послужили: использование водоемов в целях садкового рыбоводства, отсутствие действенных мер по охране водных биоресурсов и плохое техническое состояние плотин.

При разработке мероприятий, оптимизирующих хозяйственное использование водоемов, необходимо учитывать общие принципы направленного формирования ихтиофауны искусственных водоемов (Гидростроительство..1966; Горбунова, 1969; Биологические основы.. 1971; Кузнецов, 1978, Исаев, Карпова, 1989):

1. При подборе интродуцентов биология и экологические особенности вселяемых видов должны соответствовать локальным условиям среды.
2. Вселяемые виды рыб должны максимально использовать не только кормовые ресурсы водоемов, но и все их экотопы (нагул, зимовка, воспроизводство).
3. Необходимо оптимизировать и неукоснительно выполнять контроль за уровнем воды в водохранилищах, что позволит избежать негативных последствий, особенно в период естественного воспроизводства весенне-нерестующих видов рыб (лещ, плотва, щука, окунь).
4. Акцентировать внимание на создании ядра мирных видов рыб, доминирующих по численности и имеющих высокий коммерческий спрос (лещ, карп).
5. Провести обязательное вселение и натурализацию хищных видов рыб с целью использования ими (включения в трофическую цепь) малоценных (ерш, окунь, плотва) или короткоциклового вида рыб (верховка).

В последние 20-30 лет повышается актуальность методов биологического манипулирования (Shapiro, Wright, 1984) сообществами озер и водохранилищ с целью улучшения качества их вод, а также получения рыбной продукции в масштабе регионов (Kasprzak at all, 2002). Основываясь на теории пищевой цепи (трофического каскада), управление структурой сообщества любого лентического водного объекта осуществляется

нисходящим «top-down» и восходящим «bottom up» путями (McQueen at all, 1989; Jepessen at all, 1997).

Регуляция top-down механизмом заключается во вселении в водоем большого количества особей хищных видов рыб, использующих разные экотопы водоема. Как правило, это щука, судак, окунь, а также различные виды и формы форелей. Основная цель – снижение численности рыб-планктофагов, для эффективного достижения которой необходим параллельный отлов их сетными орудиями. Как результат, происходит увеличение численности и размерных характеристик основных групп планктонных организмов (различные представители дафний), которые эффективно выедают фитопланктон. В последующем увеличивается проникающая способность света и происходит развитие водных растений донных биоценозов (Benndorf, 1990). В конечном итоге, увеличение площади макрофитов приводит к снижению содержания биогенных веществ, уменьшению эмиссии фосфора из донных отложений, насыщению воды растворенным кислородом и ухудшению световых условий в придонном слое, что также отрицательно влияет на численность фитопланктона. В результате повышается качество воды, и она становится менее подверженной процессам цветения (Кравчук, Анисимова, 2012). Рядом работ было показано, что совместное применение «top-down» и «bottom up» механизмов управления сообществом наиболее продуктивно сказывается на его рыбной части (Hannson at all, 1998; Mehner at all, 2002; Jeppesen at all, 2005; Okun at all, 2005; and other).

Наибольшая площадь водной растительности отмечена для Нювчимского водохранилища - до 30 % (Захаров, 2001), тогда как на Кажимском не более 5%, что связано с морфологическими особенностями водоема (размеры, глубина, изрезанность берегов, ограниченное число мелководных участков, крутизна уклонов дна). Как известно (Исаев, Карпова, 1989), увеличение площади макрофитов положительно влияет на кормовую базу водоема. Так при большом количестве органического детрита в структуре сообщества дна водоема начинают доминировать (по биомассе) олигохеты и моллюски, что мы и наблюдаем в водохранилище у поселка Нювчим. В результате проведенных исследований удалось выявить, что наибольшие показатели биомассы зоопланктонных организмов (за счет развития кладоцер) приурочены к заливу со стороны р. Нювчим, где наблюдается сильное зарастание литоральной зоны водоема (Батурина и др., 2015). Известно, что водная растительность является рефугиумом для пелагических форм планктонных ракообразных и питающимися ими рыб, а также различной эпифитной фауны. Это свойство очень важно для защиты сообщества водной экосистемы от излишнего давления хищничества (Jepessen at all, 1997).

Однако развитие процесса эвтрофирования водоема по макрофитному типу, помимо увеличения устойчивости водной экосистемы, может привести к зарастанию и последующему заболачиванию мелководных биотопов, что негативно отразится на рыбной части сообщества водоема (Шашуловский, Мосияш, 2010).

Учитывая особенности и современное состояние Нювчимского и Кажимского водохранилищ, можно рекомендовать следующий механизм повышения рыбопродуктивности и рыбохозяйственного значения этих водоемов.

Прежде всего, такие работы необходимо начинать с полного спуска водоемов и последующего формирования их русел с тоневыми участками. Однако наличие садковых рыбоводных хозяйств на акватории водохранилищ, в настоящее время не позволяют провести этот этап.

При отсутствии в составе рыбной части сообществ типичных бентофагов основная биомасса бентоса (моллюски, олигохеты и личинки хирономид) не входит в рацион остальных обитающих в водоемах видов. В этой связи представляется вполне обоснованным вселение в эти водоемы таких рыб как лещ, язь, серебряный карась и карп. Лещ, язь и серебряный карась являются представителями нативной ихтиофауны бассейна р. Вычегда, что позволяет избежать возможных проблем с их адаптацией к локальным условиям водохранилищ. В 1986 г. в водохранилище было вселено около 20 тыс. шт. личинок карпа. Результаты интродукции оказались неудачными – при контрольном лове в 1987 г. молодь карпа не была обнаружена. В последующие годы и до настоящего времени сведений о вылове карпа из водохранилища не поступало (Захаров, 2001). Однако неизвестно, какие именно породы и формы были использованы для этих целей. Мы предполагаем, что использование чешуйчатой формы карпа из водоема-охладителя ПГРЭС обитающей в условиях термического градиента уже более 20 лет может быть эффективным.

Наиболее перспективным «биомелиоратором» может оказаться *судак*, т.к. это практически единственный облигатный пелагический хищник в водоемах севера, способный выполнять регуляторную роль в сообществе (Коновалов, 2004, Рюкшиев, 2010). Характеризуется подстерегающе-преследующим типом отлова жертв (Попова, 1979), к которым относятся мелкие малоценные и короткоцикловые виды рыб (уклейка, верховка, плотва, ерш, окунь). Экологическая пластичность этого вида позволяет более активно использовать всю акваторию водоемов. В бассейне р. Вычегда он относится к группе активно саморасселяющихся видов, что свидетельствует о пригодности местных условий для его существования. В данном случае зарыбление исследованных водоемов молодью судака и щуки, с целью контролирования последствий процессов эвтрофикации, является наиболее оптимальной стратегией биоманипулирования.

Пелядь как вид сиговых рыб, требовательных к основным параметрам водной среды (содержание кислорода и температурный режим) и характеризующийся отрицательным реотаксисом в условиях рассматриваемых водных объектов, вряд ли может считаться перспективным. Особенно при условии необходимости географической изоляции водного объекта от речной сети. Являясь планктофагом, данный вид увеличит выедание зоопланктона, что снизит эффективность процесса биоманипулирования.

Для улучшения кормовых условий молоди рыб на мелководных участках водоемов часто используют удобрения, содержащие азот и фосфор. Расположенные на водосборной площади водохранилищ поселки Нювчим и Кажим, а также рыбоводные хозяйства расположенные на акваториях водоемов, несут дополнительную биогенную нагрузку на исследованные водные объекты. В связи с этим применение удобрений может вызвать цветение воды и ускорение процесса эвтрофирования, поэтому их использование возможно лишь на более поздних этапах биоманипулирования.

Для обеспечения устойчивого функционирования водохранилищ и сохранения их гидрологического и гидробиологического режимов необходимо предусмотреть некоторые мелиоративные мероприятия, а облов рыб производить без спуска водоемов.

Выполнение комплекса обозначенных выше мероприятий будет способствовать более полному использованию кормовой базы и, в целом, повышению рыбопродуктивности водоемов. Дополнительно к этому возможна разработка и строительство экспериментального рыбоводного хозяйства «каскадного» типа. При его обустройстве для поддержания проточности воды в каналах и бассейнах может быть использован естественный перепад уровней воды между зеркалом водной поверхности водохранилища и его речным стоком. Потребности в электроэнергии частично можно погасить, используя мини - гидроэлектростанцию.

Необходимо отметить, что выполнение каких-либо рыбоводных мероприятий без обеспечения водоема эффективной рыбоохраной не имеет смысла, поэтому необходимо предусмотреть охрану рыбных ресурсов, а также разработать локальный режим любительского рыболовства, учитывающий специфику условий и интересы местных жителей.

Водоем-охладитель при Печорской ГРЭС может быть использован для товарного, садкового рыбоводства и рекреационного рыболовства при условии оптимизации температурного режима, урегулирования и ограничения поступления в водоем химических реагентов, использующихся при очистке нагревательной системы станции. Но данный водоем изначально проектировался и используется для технологических нужд, поэтому необходимо разработать схему реконструкции ихтиофауны, исходя из специфики функционирования гидрологического объекта.

Комплексное освоение водоема–охладителя Печорской ГРЭС возможно по трем основным направлениям: организация зоны отдыха (рекреационный аспект), рекреационное и любительское рыболовство, товарное садковое рыбоводство.

Для товарного рыбоводства можно рекомендовать выращивание стерляди, сибирского осетра, бестера, форели и карпа. С целью снижения воздействия температуры на культивируемых рыб в летний период хороший результат дает перемещение садков в зоны с оптимальными температурными условиями.

В связи с постоянным выходом поправок в законе о рыболовстве, ограничивающих рыбаков-любителей, становится актуальным развитие альтернативных вариантов любительского и спортивного рыболовства на искусственных водных объектах. Востребованность водоема-охладителя для этих целей будет зависеть от состава, структуры и численности свободно живущего в нем рыбного населения.

При направленном формировании ихтиофауны особое значение имеет первичный этап, где важную роль играют оптимальное соотношение мирных и хищных видов рыб, а также полное освоение естественных кормовых ресурсов. Кормовая база водоема-охладителя характеризуется низкими показателями развития бентосного населения, поэтому вселение бентофагов, питающихся макробентосом, не даст ощутимого результата. Натурализовавшийся в водоеме карп является наиболее оптимальным видом, поскольку в рацион его питания входят разнообразные группы донных беспозвоночных. Это позволяет ему существенно превзойти типичных лимнофильных эврибионтов (плотва, ерш и окунь) по линейно-весовым характеристикам.

Известно, что необходимым элементом любой экосистемы являются виды-хищники, поскольку регулируя численность видов-жертв и свою собственную, они играют роль важного стабилизирующего фактора (Решетников, 1979; Попова, 1979). Ввиду развития в водохранилище малоценных короткоциклового вида (уклейка и верховка), необходимо вселение в него эффективного тепловодного хищника, активно использующего всю водную акваторию. Из семейства окуневых это может быть судак, являющийся ценным промысловым видом, из карповых – жерех, пользующийся в Волжском бассейне славой излюбленного объекта спортивно-любительского рыболовства.

Поскольку водоем-охладитель характеризуется частым цветением воды в течение летнего сезона, наиболее актуально для такого типа водных объектов могло бы быть разведение (пастбищное выращивание) белого толстолобика – *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844). На начальном этапе для содержания небольшого маточного стада и инкубации икры уже существующее рыбоводное хозяйство может задействовать свои мощности. В последующем производителей для рыбоводных операций можно будет отлавливать уже непосредственно из

водоема. В конкретных условиях отсутствия нерестилищ и ограничения естественного нереста, необходим ежегодный выпуск в водоем подрощенной молоди (сеголетков) указанных видов.

Успешность развития и организации любых форм рыболовства или рыбоводства во многом зависит от эффективности рыбоохранных и природоохранных мероприятий. Хорошие результаты в этом направлении дают привлечение частных инвестиций и долгосрочная аренда водоемов. Придание хотя и временного, но «частного» статуса рыбохозяйственным акваториям, может существенно повысить эффективность охраны их рыбного населения.

ВЫВОДЫ:

1. Показано, что ведущая роль в формировании гидрохимического состава Нювчимского и Кажимского водохранилищ, расположенных в одной географической зоне, принадлежит болотным и лесным массивам в поймах питающих их рек. Характеризующиеся разным периодом существования водохранилища обладают сходным трофическим статусом. Водоем-охладитель Печорской ГРЭС отличается низкой трофностью вследствие особенностей строения части ложа и берегов, специфики термического и гидрохимического режимов. В малых прудах наблюдается процесс эвтрофирования, приводящий к ухудшению экологических условий для донной фауны водоема.

2. Формирование состава рыбной части сообществ происходит за счет представителей местной фауны, обитавших в водоемах, использованных при создании водохранилищ. В близких по экологическим условиям Нювчимском и Кажимском водохранилищах сформировались сходные по составу и структуре ихтиофауны, с низким видовым разнообразием (5-7 видов). Для структуры их рыбного населения характерно доминирование (до 96 % уловов) частиковых видов рыб (окуня и плотвы) и отсутствие промыслово-ценных рыб лососево-сигового комплекса. Формирование ихтиофауны водоема-охладителя Печорской ГРЭС происходит в условиях постоянного воздействия повышенных температур, являющихся доминирующим экологическим фактором, в результате чего наибольшее развитие получают теплолюбивые виды рыб – верховка, уклейка, карп.

3. Доказана гипотеза о не инвазийном механизме происхождения верховки обыкновенной *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) в водоемах бассейна р. Печора. Отсутствие полиморфизма нуклеотидных последовательностей участка кодирующего первую субъединицу фермента цитохромоксидазы, свидетельствуют о едином механизме происхождения популяций из водоемов бассейнов рек Печора и Вычегда. Корреляция ($r = 0,5$) между матрицами генетических и географических дистанций, а также закономерное изменение морфологических признаков (количество позвонков, прободенных и поперечных рядов чешуй в боковой части тела) по направлению на северо-восток в выборках свидетельствует о длительном обитании верховки в бассейне р. Печора.

4. Искусственные водоемы на территории Республики Коми являются локальными источниками инвазий в результате ненаправленной интродукции и рыбохозяйственной деятельности. В водоеме-охладителе сформировались самовоспроизводящиеся популяции интродуцентов (карп и уклейка), наиболее адаптированных к условиям длительного воздействия высоких температур. Культивируемые в товарном рыбоводстве форель и карп в естественных условиях не образуют самовоспроизводящихся популяций и не представляют угрозы для аборигенной фауны рек Печора и Вычегда. Вселенный рыбаками-любителями в

малые пруды с высоким уровнем эвтрофирования ротан-головешка образовал моновидовой ихтиоценоз, вытеснив ранее обитавшего здесь карася золотого. Расширение его ареала возможно, однако прогноз его интервенции пока не ясен.

5. Морфологические показатели популяций рыб подвержены изменчивости, связанной как с географическим расстоянием между исследуемыми водными объектами, так и с их экологическими условиями. В изолированных водоемах, подверженных антропогенному влиянию, отмечена высокая доля рыб с различными аномалиями развития (10 % – для уклейки и до 57 % – для головешки-ротана), а также формирование морфологически различных локальных группировок рыб.

6. Разработаны рекомендации по реконструкции ихтиофаун исследованных водохранилищ с учетом их экологических особенностей. Основу для рыбоводных мероприятий в Нювчимском и Кажимском водохранилищах должны составить аборигенные представители ихтиофауны: лещ, серебряный карась и язь, а также саморасселяющийся судак. Вселение в указанные водоемы карпа из водоема-охладителя Печорской ГРЭС также повысит рыбопродуктивность акваторий и их рекреационную значимость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян, А. Б. Водохранилища мира /А. Б. Авакян, В. П. Салтанкин, В. А. Шарапов.– М.: Наука, 1979. – 287 с.
- Авакян, А. Б. Водохранилища / А. Б.Авакян, В. П. Салтанкин, В. А. Шарапов.– М.: Мысль, 1987.– 325 с.
- Алимов, А. Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богуцкая, М. И. Орлова, В. Ф. Зайцева и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.
- Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
- Атлас Коми АССР. – М.: Изд-во ГУГК Госгеолкома СССР, 1964. –112 с.
- Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. М.: Изд-во ДиК, 1997. – 116с.
- Атлас почв Республики Коми /ред. Г. В. Добровольский, А. И. Таскаев, И. В. Забоева. – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2010. – 356 с.
- Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 2. / Под ред. Ю. С. Решетникова. – М.: Наука, 2002. – 253 с.
- Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т. 1. / Под ред. Ю. С. Решетникова. – М.: Наука, 2003. – 379 с.
- Балушкина Е.В. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Е.В. Балушкина, Г.Г. Винберг // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л., 1979. – С. 58–79.
- Баранов, И. В. Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР / И. В. Баранов // Известия ГосНИОРХ. – 1961. – Т. 50. – С. 279 – 322.
- Батурина, М. А. Состояние сообществ водных беспозвоночных (планктон, бентос) в условиях эксплуатации в водоёме форелевого хозяйства / М. А. Батурина, О. Н. Кононова, Р. Р. Рафиков // Теоретическая и прикладная экология. – 2015. – № 4. – С. 93–98.
- Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран: в 3 т. Т. 2.– М.-Л.: АН СССР, 1949. – С. 469–925.
- Березина, Н. А. Гидробиология / Н. А. Березина. – М.: Высшая школа, 1963. – 438 с.
- Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. – Тюмень, 1971. – 247 с.
- Биология Воткинского водохранилища. – Иркутск: Иркутский ун-т, 1988. – 184с.
- Бознак, Э. И. Головешка-ротан *Percottus glenii* (Eleotridae) из бассейна реки Вычегды / Э. И. Бознак // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 5. – С. 712–713.

Бознак, Э. И. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspius delineatus*) в водоемах бассейна р. Печора / Э. И. Бознак, Р. Р. Рафиков // Всероссийская научная конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере»: матер. конф. – Сыктывкар. – 2009. – С. 34–35.

Бознак, Э. И. Рыбное население индустриального водоема в условиях многофакторного антропогенного воздействия / Э. И. Бознак, А. Б. Захаров // Международная научно-практическая конференция «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов»: матер. конф. – Пермь. – 2009. – Т. 2. – С. 220–224.

Болотова, Н. Л. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области / Н. Л. Болотова, А. Ф. Коновалов, М. Я. Борисов, Н. В. Думнич // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 3. – С. 13–32.

Буторин Н. В. Водохранилища Волги и особенности их гидрологического режима как фактора, обуславливающего биологические процессы / Н. В. Буторин, М. А. Фортунатов // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. – Л.: Наука, 1976. – С. 11–18.

Буторин, Н. В. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ / Н. В. Буторин. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984а. – С. 8–23.

Буторин, Н. В. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ / Н. В. Буторин, С. М. Успенский. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984б. – С. 23 – 41.

Ванятинский, В. Ф. Болезни рыб / В. Ф. Ванятинский, Л. М. Мирзоева, А. В. Поддубная. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – 232 с.

Варфоломеев, В. В. К биологии и использованию уклей *Alburnus alburnus* L. Нижней Камы и Средней Волги / В. В. Варфоломеев, А. И. Шмидтов // Уч. зап. Казан. ун-та. – 1952. – № 122. – Вып. 7. – С. 117–129.

Васильева, Е. А. Состояние донной фауны Нювчимского водохранилища / Е. А. Васильева, М. А. Батурина // XXII Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии»: матер. конф. – Сыктывкар. – 2015. – С. 60–65.

Вейр, Б. С. Анализ генетических данных / Б. С. Вейр. – М., 1995. – 400 с.

Водоохранилища и их воздействие на окружающую среду. – М.: Наука, 1986. – 368 с.

Вышегородцев, А. А. Некоторые особенности формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища / А. А. Вышегородцев // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. – 2003. – Вып. 5. – С. 78–84.

Герасимов, Ю. В. Внутрипопуляционная пространственная дифференциация у леща (*Abramis brama*) и плотвы (*Rutilus rutilus*) Рыбинского водохранилища / Ю. В. Герасимов // Экология. – 2007. – Т 6. – С. 461–466.

Гидростроительство и рыбное хозяйство Нижней Оби / под ред. А. Н. Петкевича. – Тюмень, 1966. – 125 с.

Гидротехнические сооружения / под ред. М. М. Гришина. – М. : Высшая школа, 1979. – Часть 2. – 336 с.

Голованов, В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб / В. К. Голованов. – М.: Полиграф-Плюс, 2013. – 300 с.

Горбунова, З. А. Рыбоводство на малых озерах Карелии / З. А. Горбунова, Ю. С. Дмитренко, Л. П. Рыжков. – Петрозаводск: Карелия, 1969. – 68 с.

Гордеев, Н. А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ / Н. А. Гордеев // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги «Волга-2» : матер. конф. – Борок. – 1974. – С. 8–21.

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2012 году». – Сыктывкар, 2012. – 188 с.

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2013 году». – Сыктывкар, 2013. – 207 с.

Двинских, С. А. Гидрология камских водохранилищ / С. А. Двинских, А.Б.Китаев. – Пермь, 2008. – 266с.

Дгебуадзе, Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб / Ю. Ю. Дгебуадзе. – М.: Наука, 2001. – 276 с.

Евланов, И. А. Кадастр рыб Самарской области / И. А. Евланов, С. В. Козловский, П. И. Антонов. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. – 222 с.

Еловенко, В. Н. Морфо-экологическая характеристика ротана *Perccottus glehni* Dyb. в границах естественного ареала и за его пределами: автореф. дис. канд. биол. наук 03.00.10 / Еловенко Владимир Николаевич – М., 1985. – 24 с.

Жаков, Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР / Л. А. Жаков. – М.:Наука, 1984. – 143 с.

Житенева, Т. С., Иванова М. Н., Половкова С. Н. Особенности питания рыб в водоемах с зарегулированным стоком / Т. С. Житенева, М. Н. Иванова, С. Н. Половкова. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. – С. 132 – 160.

Захаров, А. Б. Отчет о научно-исследовательской работе «Восстановление рыбных ресурсов на искусственных водоемах в бассейнах малых рек Республики Коми» / А. Б. Захаров. – Сыктывкар, 2001. – 57 с.

Захаров, А. Б. Отчет о научно-исследовательской работе «Биологическое обоснование использования водных объектов Республики Коми для организации пастбищного и садкового рыбоводства» / А. Б. Захаров. – Сыктывкар, 2007. – 87 с.

Захаров, А. Б. Отчет о научно-исследовательской работе «Биологическое обоснование использования водных объектов Республики Коми для организации аквакультуры (рыбоводства)» / А. Б. Захаров. – Сыктывкар, 2014. – 109 с.

Зверева, О. С. Рыбные богатства Коми АССР и пути их освоения / О. С. Зверева, Е. С. Кучина, Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 1955. – 106 с.

Зверева, О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР / О. С. Зверева. – Л.: Наука, 1969. – 279 с.

Иванов, А. П. Рыбоводство в естественных водоемах / А. П. Иванов. – М.: Агропромиздат, 1988. – 367 с.

Иванова, М. Н. Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ / М. Н. Иванова, С. Н. Половкова, В. И. Кияшко, А. И. Баканов. – Л.: Наука, 1978. – С. 78–105.

Ивантер, Э. В. Основы практической биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений / Э. В. Ивантер. – Петрозаводск: Карелия, 1979. – 96 с.

Интересова, Е. А. Верховка *Leucaspius delineatus* (Cyprinidae) в водоемах юга Западной Сибири / Е. А. Интересова // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 3. – С. 352–357.

Исаев, А. И. Рыбное хозяйство водохранилищ / А. И. Исаев, Е. И. Карпова. – М.: Агропромиздат, 1989. – 255 с.

Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми / Под. ред. С. В. Дегтевой, В. И. Пономарева. – Сыктывкар, 2014. – 425 с.

Касьянов, А. Н. Изучение морфологических признаков у ротана *Perccottus glenii* (Perciformes, Eleotrididae), интродуцированного в водоёмы европейской части России / А. Н. Касьянов, Т. В. Горшкова // Сибирский экологический журнал – 2012. – № 1. – С. 81–86.

Кириллов, А. Ф. Биология Вилуйского водохранилища / А. Ф. Кириллов. – Новосибирск: Наука, 1979. – 270 с.

Киселев, И. А. Планктон морей и континентальных водоемов / И. А. Киселев. – Т. 1.: Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука, 1969. – 658 с.

Китаев, С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон / С. П. Китаев. – М.: Наука, 1984. – 206 с.

Китаев, С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов / С. П. Китаев // Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2007. – 394 с.

Кожара, А. В. Общая и географическая изменчивость числа позвонков у некоторых пресноводных рыб / А. В. Кожара, Ю. Г. Изюмов, А. Н. Касьянов // Вопросы ихтиологии. – 1996. – Т. 36. – Вып. 2. – С. 179–194.

Кожевников, Г. П. Промысловые рыбы Волжско-Камских водохранилищ / Г. П. Кожевников // Изв. ГосНИОРХ. – 1978. – Т. 138. – С. 30–44.

Козлов, В. И. Что такое агрогидробиоценоз / В. И. Козлов // Рыбное хозяйство. – 1991. – № 7. – С. 20 – 21.

Козьмин, А. К. Плотва обыкновенная *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) / А. К. Козьмин, А. П. Новоселов. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007а. – С. 406.

Козьмин, А. К. Окунь обыкновенный *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) / А. К. Козьмин, А. П. Новоселов. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007б. – С. 366.

Коновалов, А. Ф. Роль судака *Stizostedion lucioperca* (L.) в экосистемах крупных озер Вологодской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.10 / Коновалов Александр Федорович. – Петрозаводск, 2004. – 27 с.

Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. – М.: Высшая школа, 1979. – 479 с.

Корляков, К. А. Продукционная и паразитологическая характеристика чужеродных короткоцикловогой рыб водоемов восточного склона Южного Урала / К. А. Корляков, К. А. Дубчак // Экология. – 2010. – № 4. – С. 312 – 316.

Кравчук, Е. С. Потенциальное влияние зарослей макрофитов на численность акинет синезеленых водорослей в литорали водоема / Е. С. Кравчук, Т. В. Анисимова // Сибирский экологический журнал. – 2012. – № 4. – С. 579–583.

Кудерский, Л. А. О саморасселении некоторых видов рыб / Л. А. Кудерский. – Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1969. – 216 с.

Кудерский, Л.А. Современный этап рыбохозяйственного использования водохранилищ / Л. А. Кудерский. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. – С. 266 – 276.

Кудерский, Л. А. Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ: автореф. дис. д-ра биол. наук: 03.00.10 / Кудерский Леонид Александрович – М., 1992. – 85 с.

Кузнецов, В. А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки / В. А. Кузнецов. – Казань, 1978. – 159 с.

Кузнецов, В. А. Изменение экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе ее формирования / В. А. Кузнецов // Водные ресурсы. – 1997. – Т. 24. – № 2. – С. 228–233.

Кузнецов, В. А. Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища / В. А. Кузнецов // IV Поволжская конференция «Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов»: матер. конф. – Казань: КГУ, 1991. – С. 23–29.

Кузнецов, В. А. Проникновение представителей Понто-каспийского морского фаунистического комплекса в ихтиофауну Куйбышевского водохранилища / В. А. Кузнецов //

Международный семинар «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие)»: тез. докл. – Ростов-на-Дону. – 2002. – С. 89–90.

Купчинский, А. Б. Состояние ихтиофауны водохранилищ Ангары / А. Б. Купчинский, Е. С. Купчинская // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2006. – С. 56–61.

Курбатова, С. А. Средаобразующая роль гидрофитов в развитии и функционировании планктонных сообществ / С. А. Курбатова, Н. А. Лаптева, И. Ю. Ершов, Е. В. Борисовская // Труды Карельского научного центра РАН. – 2013. – № 3. – С. 119–128.

Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа; Издание 3-е, перераб. и доп. 1980. 293 с.

Лопух, П. С. Закономерности развития природных водоемов замедленного водообмена, их использование и охрана / П. С. Лопух. – Мн.: БГУ, 2000. – 332 с.

Лукина, И. И. Распространение ротана (*Perccottus Glennii Dybowski, 1877*) в Беларуси / И. И. Лукина // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2011. – № 2. – С. 114 – 119.

Лукьяненко, В. И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии / В. И. Лукьяненко. – М.: ВО «АГРОПРОМИЗДАТ», 1987. – 240 с.

Мамаев, Б. Н. Определитель насекомых по личинкам / Б. Н. Мамаев. – М.: Просвещение, 1972. – 400 с.

Мартышев, Ф. Г. Прудовое рыбоводство / Ф. Г. Мартышев. – М.: Высшая школа, 1973. – 425 с.

Матарзин, Ю. М. Специфика водохранилищ и их морфометрия / Ю. М. Матарзин, Б. Б. Богословский, И. К. Мацкевич. – Пермь, 1977. – С. 49 – 52.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

Методические указания по исследованию зоопланктона для определения состояния фоновых пресноводных экосистем. – М.: Гидрометеиздат, 1987. – 21 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М.: Наука, 1974. – 253 с.

Мина, М. В. Рост рыб (методы исследования в природных популяциях) / М. В. Мина // Рост животных. Зоология позвоночных: итоги науки и техники. – М.: ВИНТИ, 1973. – Т. 4. – С. 68–115.

Мовчан, Ю. В., Смирнов А. И. Фауна Украины. В 40 т. Рибв. Карповые. Киев: Наукова думка, 1983. – Т. 8. – Вып. 2. – Ч. 2. – 360 с.

Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности волжских водохранилищ / Ф. Д. Мордухай-Болтовской, В. А. Экзерцев. – Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев: Наук думка, 1971. – С. 57–58.

Мухачев, И. С. Новые подходы к развитию товарного рыбоводства в Зауралье / И. С. Мухачев, Н. П. Слинкин, Н. Б. Чудинов // Рыбное хозяйство. – 2006. № 3. – С. 59–63.

Никаноров, Ю. И. Влияние сбросных вод тепловых электростанций на ихтиофауну и рыбное хозяйство водоемов-охладителей / Ю. И. Никаноров. – Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. – С. 135 – 156.

Никишина, Е. Ф., Збарах Т. И., Голубева Г. В. Малые водохранилища Ярославской области и их рыбохозяйственное использование / Е. Ф. Никишина, Т. И. Збарах, Г. В. Голубева // IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев: Наук думка, 1981. – т. 2. – С. 70-71.

Никольский, Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря / Г. В. Никольский // Зоологический журнал. – 1943. – Т. 22. – № 1. – С. 27–32.

Никольский Г. В. Рыбы бассейна Амура / Г. В. Никольский. – М.: АН СССР, 1956. – 552 с.

Никольский, Г. В. Частная ихтиология / Г. В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1971. – 472 с.

Никольский, Г. В. Теория динамики стада рыб / Г. В. Никольский. – М.: Пищевая промышленность, 1974. – 445 с.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г. В. Никольский. – М.: Пищ. пром-сть, 1980. – 183 с.

Новоселов, А. П. Пищевые отношения интродуцированной пеляди *Coregonus peled* с представителями местной ихтиофауны в условиях озера и реки Архангельской области / А. П. Новоселов // Вопросы ихтиологии. – Т.25. – Вып.3. – 1987. – С. 458–465.

Новоселов, А. П. Питание сига *Coregonus lavaretus* в дельтовой части р. Северной Двины (губа Сухое море) в зимний период 1997 г. / А. П. Новоселов, Е. Ф. Фефилова // Международная конференция «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»: матер. конф. – Архангельск. – 1998. – С.175–176.

Новоселов, А. П. Общий характер питания сига в бассейне реки Северной Двины / А. П. Новоселов, Л. Ф. Фефилова // Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера»: матер. конф. – Петрозаводск: Петрозавод. ун-т. – 1999. – С. 266–269.

Новоселов, А. П. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах европейского Северо-Востока России: автореф. дис. д-ра. биол. наук: 03.00.10 / Новоселов Александр Павлович. – М., 2000. – 50 с.

Новоселов, А. П. Биологические параметры и питание ротана *Percottus Glenii* Dybowski, 1877, случайно вселенного в оз. Плесецкое (Архангельская область) / А. П. Новоселов, Л. Ф. Фефилова, В. Н. Еловенко // Второй международный симпозиум по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды в Голарктике (Борк-2)»: матер. конф. – Рыбинск-Борк. – 2005. – С. 159–160.

Новоселов, А. П. Ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) / А. П. Новоселов, А. К. Козьмин. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007. – С. 167.

Новоселов, А. П. Ротан-головешка *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 / А. П. Новоселов. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007а. – С. 444.

Новоселов, А. П. Уклея *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) / А. П. Новоселов. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007б. – С. 521.

Новоселов, А. П. Верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1836) / А. П. Новоселов. – Поморская энциклопедия. Т. 2.: Природа Архангельского Севера; под. общ. ред. Н. М. Бызовой. – Архангельск: Поморский ГУ, 2007в. – С. 104.

Новоселов, А. П. Ихтиофауна рек европейского Северо-Востока России / А. П. Новоселов // Вестник Архангельского отделения ПАНИ. – 2010. – Выпуск 2 – С. 22 – 38.

Новоселов, А. П. Современное состояние и перспективы развития сиговодства в водоемах Республики Коми / А. П. Новоселов, А. Б. Захаров. – Освоение Севера и проблемы природовосстановления. Сыктывкар, 2011. – С. 113 – 122.

Новоселов, А.П. О состоянии промысловой ихтиофауны крупных речных бассейнов европейского Северо-Востока России / А. П. Новоселов, И. И. Студенов // Международная научная конференция, посвященной 100-летию ГосНИОРХ «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования»: матер. конф. – Санкт-Петербург: ФГБНУ «ГосНИОРХ». – 2014. – С. 604–613.

Оксиюк, О. П. Основные принципы прогнозирования качества вод в каналах и пути ограничения биологических помех / О. П. Оксиюк, О. Г. Кафтанникова, Г. Н. Олейник, Г. С. Белоконь, А. Д. Кононенко. – Киев: Наукова думка, 1974. – с. 236–242.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 510 с.

Остроумов, Н. А. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. / Н. А. Остроумов. – Сыктывкар: Коми книж. из-во., 1972. – 280 с.

Павлов Д. А. Влияние температуры на ранний онтогенез сёмги *Salmo salar* L. (Salmonidae). Изменчивость морфологических признаков и продолжительности развития сёмги при разной температуре // Вопр. ихтиологии. – 1984 – Т. 24. – Вып. 5. – С. 794–802.

Павлов, Д. А. Морфологическая изменчивость в раннем онтогенезе костистых рыб / Д. А. Павлов. – М.:ГЕОС, 2007. – 264 с.

Панов, В. Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: Международное законодательство и сотрудничество / В. И. Панов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. – М., 2002. – С. 22–40.

Пилипенко, Ю. В. Эколого-трофическая классификация малых водохранилищ разного целевого назначения / Ю. В. Пилипенко // Гидробиологический журнал. – 2009. – Т. 45. – № 5. – С. 3–13.

Пирожников, П. Л. Биопродукционный эффект подпора крупных рек и его рыбохозяйственное значение / П. Л. Пирожников. – Волга-1: Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. – Куйбышев: Кн. изд-во, 1971. – С. 193–208.

Плохинский, Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – Новосибирск.: Наука, 1971. – 364 с.

Поддубный А. Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания / А. Г. Поддубный // Биология рыб волжских водохранилищ. – М.-Л.: Наука, 1966. – С.131–138.

Понкратов, С. Ф. Инвазии чужеродных видов рыб в бассейн ангарских водохранилищ / С. Ф. Понкратов // Российский журнал биологических инвазий. – 2013. – № 4. – С. 59–68.

Пономарев В. И. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора / В. И. Пономарев, Г. П. Сидоров // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 2002. – С. 5–33.

Попков, В. К. Особенности экологии леща *Abramis brama* (L.) и последствия его акклиматизации в бассейне Средней Оби / В. К. Попков, Л. А. Попкова, А. И. Рузанова // Вестник Томск. ГУ. – 2008. – № 306. – С. 154–157.

Попов, П. А. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири / П. А. Попов // География и природные ресурсы. – 2012. – № 3. – С. 77–84.

Попова, О. А. Питание и пищевые взаимоотношения судака, окуня и ерша в водоемах разных широт / О. А. Попова // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М., 1979. – С. 93–112.

Попова, О. А. О комплексных индексах при изучении питания рыб / О. А. Попова, Ю. С. Решетников // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51. – № 5. – С. 712–717.

Правдин, И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. – М.: Пищепромиздат, 1966. – 376 с.

Производительные силы Коми АССР. Водные ресурсы. – М.: Изд-во АН СССР. – 1955. – Т.1. – 192 с.

Рафиков, Р. Р. Особенности рыбного населения индустриального водоема в бассейне р. Печора / Р. Р. Рафиков // V Всероссийская научная конференция с международным участием

«Экологические проблемы северных регионов и пути их решения»: матер. конф.– Апатиты. – 2014. – С. 212–215.

Рафиков, Р. Р. Оценка экологического состояния водоема-охладителя Печорской ГРЭС по данным анализа флуктуирующей асимметрии / Р. Р. Рафиков // II Всероссийская научная конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере»: матер.конф. – Сыктывкар. – 2013. – С. 177–179.

Рафиков, Р. Р. Формирование рыбного населения искусственных водных объектов Республики Коми / Р. Р. Рафиков // XIX Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии»: матер. конф. – Сыктывкар. – 2012. – С. 94–96.

Рафиков, Р. Р. Особенности морфологии и биологии локальной популяции карпа (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) в бассейне реки Печора / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат. докл. XXII Всероссийской молодежной научной конференции (6-10 апреля 2015 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2015. – С. 71–75.

Решетников, Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование / Ю. С. Решетников // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М., 1979. – С. 5–12.

Решетников, Ю. С. Теоретические основы и практические аспекты мониторинга пресноводных экосистем / Ю. С. Решетников, М. И. Шатуновский. – Мониторинг биоразнообразия. Москва, 1997. – С. 26–32.

Решетников, А. Н. Влияние интродуцированной рыбы ротана *Perccottus glenii* (Odontobutidae, Pisces) на земноводных в малых водоемах Подмоскovie / А. Н. Решетников // Журнал общей биологии. – 2001. – Т. 62. – № 4. – С. 352–361.

Решетников, А. Н. Современный ареал ротана *Perccottu sglenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) в Евразии / А. Н. Решетников // Российский журнал биологических инвазий. – 2009. – № 3. – С. 22–35.

Реймерс, Н. Ф. Основные биологические понятия и термины / Н. Ф. Реймерс. – М.: Просвещение, 1988. – 319 с.

Ривьер, И. К. Кормовая база рыб / И. К. Ривьер, А. И. Баканов. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. – С. 100–132.

Романов, В. И. Рыбы России в системе мировой ихтиофауны / В. И. Романов. – Томск: ТГУ, 2010. – 275 с.

Рюкшиев, А. А. Сравнительная экологическая характеристика судака *Sander lucioperca* (L.) в естественном ареале и водоемах вселения (на примере Карелии). Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.06 / Алексей Александрович Рюкшиев. – Петрозаводск, 2010. – 22 с.

Сальников, В. Б. Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана / В. Б. Сальников, Ю. С. Решетников // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – № 4. – С. 565–575.

Саппо, Г. Б. Влияние теплых вод на биологию и численность леща иваньковского водохранилища / Г. Б. Саппо. – Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. – С. 108–134.

Северцов, С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С. А. Северцов. – М.: АН СССР, 1941. – 315 с.

Сидоров, Г. П. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока / Г. П. Сидоров, Ю. С. Решетников. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 346 с.

Слынько, Ю. В. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы / Ю. В. Слынько, Ю. Ю. Дгебуадзе, Р. А. Новицкий, О. А. Христов // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 4. – С. 74–89.

Смирнов, Г. Н. Гидрология и гидротехнические сооружения / Г. Н. Смирнов, Е. В. Курлович, И. А. Витрешко, И. А. Мальгина; под ред. Г. Н. Смирнова. М.: Высш. шк., 1988. – 472 с.

Соколов, В. Е. Мониторинг биоразнообразия в России / В. Е. Соколов, Ю. С. Решетников. – Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. – С. 8–14.

Соловкина, Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР / Л. Н. Соловкина. – Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1975. – 168 с.

Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. – Сыктывкар, 1997. – 200 с.

Стенина, А. С. Состояние водных экосистем в районе месторождений углеводородного сырья в бассейне Средней Печоры поданных гидрохимического и биологического анализов / А. С. Стенина, В. В. Елсаков, Л. Г. Хохлова // Водные ресурсы. – 2010. – Т. 37. – № 4. – С. 484–493.

Стерветник, Г. Е. Сельскохозяйственные водоемы комплексного назначения: состояние и перспективы / Г. Е. Стерветник // Весн. Рос. с.-х. академии. – 2003. – № 4. – С. 14–15.

Стерлигова, О. П. Виды вселенцы в водных экосистемах Карелии / О. П. Стерлигова, Н. В. Ильмаст // Вопр. ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – № 3. – С. 372–379.

Столбунов, И. А. Внутрипопуляционный полиморфизм плотвы *Rutilus Rutilus* / И. А. Столбунов // Вестн. Днепровского ун-та. – 2005. – Т. 2. – № 13. – С. 183–188.

Стрельников, А. С. Формирование ихтиофауны и структуры популяций рыб в водохранилищах / А. С. Стрельников, В. М. Володин, М. М. Сметанин. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. – С. 161–204.

Субботина, Ю. М. Оценка экологического состояния водоемов комплексного назначения в составе агрогидробиоценоза: учебное пособие для самостоятельной работы студентов / Ю. М. Субботина, В. П. Захаркин, Л. А. Розумная, А. В. Гапоненко. – М.: РГСУ, 2008. – 144 с.

Субботина, Ю. М. Унифицированная классификация водоемов комплексного назначения / Ю. М. Субботина // Ученые записки Российского государственного социального университета. – 2009. – № 5. – С. 109–123.

Татарко, К. И. Аномалии карпа и роль температурного фактора в их развитии / К. И. Татарко. – Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. – С. 157–196.

Татарко, К. И. Влияние температуры на меристические признаки рыб / К. И. Татарко // Вopr. ихтиологии. – 1968. – Т. 8. – Вып. 3. – С. 425–439.

Терещенко, В. Г. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Терещенко Владимир Григорьевич. – СПб: Ин-т озераведения РАН, 2005. – 49 с.

Терещенко, В. Г. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования / В. Г. Терещенко, О. В. Терещенко, Л. И. Трифонова // Вопросы ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – № 5. – С. 619–631.

Тихомиров, О. А. Накопление тяжелых металлов в донных отложениях аквальных комплексов водохранилища сезонного регулирования стока / О. А. Тихомиров, М. В. Марков // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2009. – Т. 151, кн. 3. – С. 143–152.

Филон, В. В. Некоторые показатели физиологического состояния плотвы при повышенных температурах и состояние ее запасов в Ивановском водохранилище / В. В. Филон. – Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М.: Наука, 1977. – С. 120–134.

Фортунов, М. А. Типизация и группировка водохранилищ различного хозяйственного назначения / М. А. Фортунатов // Межвузовская научная конференция по вопросам изучения влияния водохранилищ на природу и хозяйство окружающих территорий: матер. конф. – Калинин. – 1970. – С. 8–12.

Халатян, О. В. Влияние повышенной температуры на развитие семенников плотвы Ивановского водохранилища / О. В. Халатян // Изв. ГосНИОРХ. – 1971. – Вып. 75. – С. 127–135.

Халатян, О. В. Смещение отдельных этапов развития половых желез окуня под влиянием температурного фактора / О. В. Халатян // Рыбохозяйственное изучение водоемов. – Л.: ГосНИОРХ. – 1972. – № 8. – С. 22–26.

Хомич, С. А. Карьерные водоемы как лимнические системы / С. А. Хомич // Вестник Белгосуниверситета. Сер. 2. География. – Минск. – 1986. – № 1. – С. 73–74.

Хохлова Л. Г. Изменение химического состава воды рек Коми АССР под влиянием антропогенного воздействия / Л. Г. Хохлова // Тр. Коми фил. АН СССР. – 1979. – № 42. – С. 62–71.

Чеботарев, А. И. Общая гидрология / А. И. Чеботарев. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 544 с.

Чертопруд, М. В. Разнообразие водных экосистем: учебное пособие / М. В. Чертопруд. – М.: МГУ, 2007. – 64 с.

Чугунова, М. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб / М. И. Чугунова. – М., 1959. – 164 с.

Чугунова, Ю. К. Современное состояние ихтиофауны и паразитофауны Красноярского водохранилища / Ю. К. Чугунова, А. А. Вышегородцев // Вестник Томского государственного университета. – 2012. – № 365. – С. 218–222.

Шаронов, И. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги / И. В. Шаронов // I конференция по изучению водоёмов бас. Волги «Волга-1»: матер. конф. – Куйбышев. – 1971. – С. 226–232.

Шашуловский, В. А., Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы / В. А. Шашуловский, С. С. Мосияш. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2010. – 250 с.

Широков, В. М. Водохранилища Белоруссии: справочник / В. М. Широков, В. А. Пидопличко. – Мн.: БГУ, 1992. – 80 с.

Широков, В. М. Формирование малых водохранилищ гидроэлектростанций / В. М. Широков, П. С. Лопух. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 144 с.

Шорыгин, А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря / А. А. Шорыгин. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 286 с.

Экзерцев, В. А. Изучение растительных ресурсов водохранилищ волжского каскада / В. А. Экзерцев, Л. И. Лисицина. – Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. – С. 23 – 41.

Эль-Ани, Б. Г. Морфологическая характеристика окуневых рыб (судак, окунь, ерш) Невской губы Финского залива / Б. Г. Эль-Ани // Изв. ГосНИОРХ. – 1972. – Т. 82. – С. 93–110.

Якубовски, М. Методы выявления и окраски системы каналов в боковой линии и костных образований у рыб *in toto* / М. Якубовски // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49. – № 9. – С. 1398–1402.

Benndorf, J. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake

experiments in Europe / J. Benndorf // *Hydrobiologia*. – Vol. 200/201. – 1990. – P. 187–203.

Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14. – № 8. – P. 2611–2620.

Hansson, L.-A. . Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes / L.-A. Hansson, H. Annadotter, E. Bergman, S. Hamrin, E. Jeppesen, T. Kairesalo, E. Luokkanen, P.-A. Nilsson, M. Soendergaard & J. Strand // *Ecosystems*. – 1998. – № 1. – P. 558–574.

Horn, H. Measurement of overlap in comparative ecological studies / H. Horn // *Amer. Natur.* – 1966. – № 100. – P. 419–424.

Jakobsson, M. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure / M. Jakobsson, N. A. Rosenberg // *Bioinformatics*. – 2007. – V. 23. – № 14. – P. 1801–1806.

Jeppesen, E. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies / E. Jeppesen et al // *Freshwater Biology*. – 2005. – Vol. 50. – P. 1747–1771.

Jeppesen, E. Top down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth / E. Jeppesen, J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen & L. Jensen // *Hydrobiologia*. – 1997. – Vol. 342/343 – P. 151–164.

Kasprzak, P. Biomanipulation of lake ecosystems: an introduction. / P. Kasprzak, J. Benndorf, T. Menher and R. Koschel // *Freshwater Biology*. – 2002. – № 47. – pp. 2277–2281.

Mantel, N. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach / N. Mantel // *Cancer Research*. – 1967. – V. 27. – № 2. – P. 209–220.

McQueen, D. J. Bottom-Up and Top-Down Impacts on Freshwater Pelagic Community Structure / D. J. McQueen, M. R. S. Johannes, J. R. Post, T. J. Stewart and D. R. S. Lean // *Ecological Monographs*. – 1989. – Vol. 59. – № 3 – P. 289 – 309.

Mehner, T. Biomanipulation of lake ecosystems: successful applications and expanding complexity in the underlying science / T. Mehner, J. Benndorf, P. Kasprzak, R. Koschel // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 2453–2465.

Nei, M. *Molecular Evolutionary Genetics*. – New York: Columbia University Press, 1987. – 512 p.

Novoselov, A. P. Feeding of Whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Coregonidae) in the Lower Reaches of the Northern Dvina River / A. P. Novoselov // *Journal of Ichthyology*. – 2014. – Vol. 54. – № 10. – P. 913–933.

Okun, N. Top-down and bottom-up impacts of juvenile fish in a littoral reed stand / N. Okun,

W.-C. Lewin, T. Mehner // Freshwater Biology. – 2005. – Vol. 50. – P. 798–812.

Pritchard, J. K. Documentation for STRUCTURE software: version 2.3. / J. K. Pritchard, W. Wen, D. Falush. – 2010. – 38 p.

Pritchard, J. K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – V. 155. – № 2. – P. 945–959.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2014.

Rosenberg, N. A. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure / N. A. Rosenberg // Mol. Ecol. Notes. – 2003. – V. 4. – № 1. – P. 137–138.

Shapiro, J. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years / J. Shapiro, D. I. Wright // Freshwater Biology. – 1984. – Vol. 14. – № 4. – P. 371–383.

Tamura, K. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – № 30. – P. 2725–2729.

Wallace, R. K. An assessment of diet-overlap indexes / R. K. Wallace // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1981. – Vol. 110. – P. 2–76.

Ward, R. D. Barcoding Australia's fish species / R. D. Ward, T. S. Zemlak, B. H. Innes, P. R. Last & P. D. N. Hebert // Philosophical Transactions of the Royal Society. – 2005. – B 360. – P. 1847–1857.

Williamson, M. H. The characters of successful invaders / M. H. Williamson, A. Fitter // Biological Conservation. – 1996. – Vol. 78. – P. 163–170.

Zieba, G. Recent releases and dispersal of non-native fishes in England and Wales, with emphasis on sunbleak *Leucaspius delineates* / G. Zieba, G. H. Copp, G. D. Davies, P. Stebbing, K. J. Wesley, J. R. Britton // Aquatic Invasions. – 2010. – № 5. – P. 155–161.

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>