

На правах рукописи

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

03.02.08 - экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Сыктывкар, 2016

Работа выполнена в лаборатории ихтиологии и гидробиологии отдела экологии животных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: **Новоселов Александр Павлович,**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник северного филиала ФГБУН Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича.

Официальные оппоненты: **Ильмаст Николай Викторович,**
доктор биологических наук, доцент, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных ФГБУН Института биологии Карельского научного центра РАН.

Лукин Анатолий Александрович,
доктор биологических наук, и.о. директора ФГБУН Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук (п. Борок, Ярославская область).

Защита состоится 11 мая 2016 г. в 15-00 час. на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ГСП - 2, ул. Коммунистическая, 28.

e-mail: dissovet@ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми НЦ УрО РАН по адресу: Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24 и на сайте ФГБУН Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН <http://www.ib.komisc.ru>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Алевтина Григорьевна Кудяшева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. 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 *Leucaspius 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.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Искусственные водоемы и их генезис

Данная глава посвящена описанию различных типов искусственных водных объектов: водохранилищ, прудов, карьеров и каналов. Описаны процессы формирования ложа и берегов водохранилищ, их гидрологического режима и кормовой базы. Показаны основные закономерности формирования рыбного населения и определяющие их факторы.

Глава 2. Материалы и методы

В основу работы положены материалы, собранные в искусственных водных объектах Республики Коми различного назначения в течение вегетационных сезонов 2008 - 2015 гг. 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 использованы материалы из пойменного озера и руслового участка р. Печора.

В период экспедиционных работ в поверхностном слое воды измерялись ее температура, водородный показатель pH и концентрация растворенного кислорода (портативным анализатором “Multi 340i/ SET”, Германия). Прозрачность воды определялась 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 оценивали 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). Камеральную обработку гидробиологического материала проводили специалисты лаборатории ихтиологии и гидробиологии Коми НЦ УрО РАН (зоопланктон – к.б.н., н.с. Кононова О. Н., зообентос – к.б.н., с.н.с. Батурина М. А., ст. лаб. – Рафикова Ю. С.). В соответствии с нормативно-методическими инструкциями (Методика..., 1975; Балущкина, Винберг, 1979; Методические указания..., 1987) определяли показатели численности (экз./м³) и биомассы (г/м³). На основе предоставленных количественных данных производили оценку трофического статуса водоемов (Китаев, 2007).

Отлов рыбы производили ставными жаберными сетями (с ячеей от 18 до 45 мм), мальковым неводом (длинной 10 м с ячеей 4 мм), поплавочной удочкой, а также различными ловушками, мелкочаеистой сетью-подъемником и электроловильным аппаратом «Biowave II». Собранный ихтиологический материал фиксировали в 4%-м растворе формалина.

Биологический и морфологический анализы выполняли на фиксированном в формалине материале по методике, описанной И. Ф. Правдиным (1966). Расчет темпа роста проводился по формуле прямой пропорциональности Э. Леа (Чугунова, 1959, Мина, 1973). По схеме полного морфологического анализа было обработано 648 экз. семи видов рыб, однако, в работу вошла только группа меристических признаков. Перед подсчетом количества лучей в плавниках и жаберных тычинок у рыб небольшого размера их предварительно окрашивали слабым водным раствором ализаринового красного (Якубовски, 1970).

Собранный материал обрабатывался методами вариационно-статистической оценки (Плохинский, 1970; Ивантер, 1979; Лакин, 1980). Статистическая обработка данных и построение диаграмм, графиков проводили 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 типе распределения) или по критерию Манна-Уитни. Сравнение трех и более выборок осуществляли посредством дисперсионного анализа (ANOVA) с применением апостериорного теста Тьюки.

При оценке питания массовых видов рыб камеральную обработку материалов проводили по общепринятой методике (Методическое пособие..., 1974). Для характеристики спектра питания использовали “индекс относительной значимости” (IR – index of relative significance), вычисляемый по формуле 1.

$$IR = (FiPi/\Sigma FiPi) \times 100\%, \quad (1)$$

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). Он рассчитывался 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.

Для оценки генетической дифференциации популяций верховки на территории Республики Коми был проведен молекулярно-генетический анализ на базе ЦКП «Молекулярная биология» Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Применены методы: секвенирование участка мтДНК кодирующего субъединицу 1 фермента цитохромоксидазы (COI) и полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (Amplified Fragment Length Polymorphism).

Тотальная ДНК была выделена с помощью набора Fast DNA Spin Kit (QBioGene, Canada) согласно инструкциям производителя. Определение нуклеотидной последовательности амплифицированного участка мтДНК выполнено с использованием генетического анализатора ABI PRISM 310 (Applied Biosystems) с использованием следующих праймеров: Fish F1 (5'-TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC-3') и Fish R2 (5'-TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3') (Ward et al., 2005). Полученные последовательности всех исследуемых образцов зарегистрированы в базе данных GenBank национального центра биотехнологической информации США (KP 794941 – KP794948) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>). Статистический анализ данных AFLP проводили в программной среде R (R Core Team, 2014). Для оценки корреляции между матрицами генетических и географических дистанций также проверяли статистическую значимость гипотезы «Isolation by distance» с использованием теста Мантела (Mantel, 1967).

Глава 3. Характеристика изучаемых водоемов

В данной главе рассматриваются физико-географические условия районов исследования (раздел 3.1.), дается общее описание водоемов, их гидрохимическая характеристика и трофность (раздел 3.2.). 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).

Исследованные водные объекты расположены в разных климатических районах, что объясняет уменьшение продолжительности периода со среднесуточной температурой воздуха выше 15° С по направлению на северо-восток от 50 дней в районе Кажимского водохранилища до 5 дней в районе водоема-охладителя Печорской ГРЭС (Атлас по климату..., 1997). Температура воды, данные о которой предоставлены располагающимися в исследуемых водохранилищах рыбоводными хозяйствами, также отражает ход температуры воздуха. Однако водоем-охладитель ПГРЭС, куда осуществляется сброс горячих вод электростанции, характеризуется более продолжительным вегетационным периодом по сравнению с остальными модельными водоемами (рис. 1).

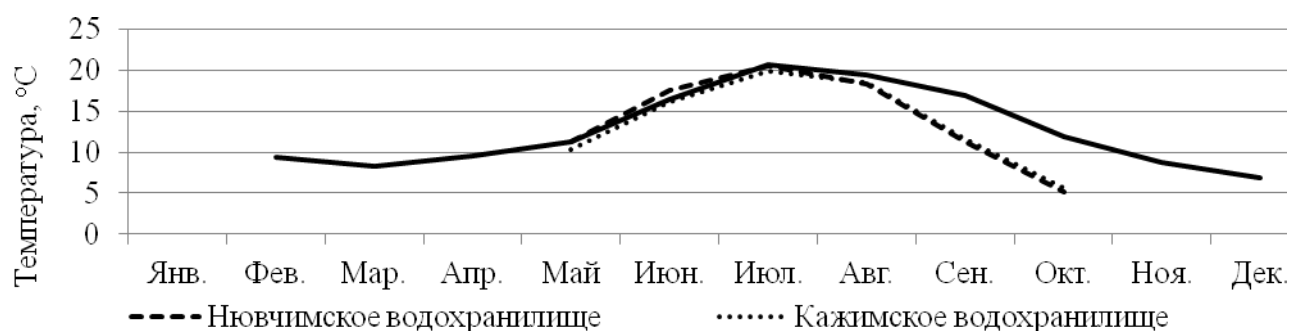


Рис. 1. Средняя температура воды (период с 2010 по 2014 гг.) возле садков рыбоводных хозяйств, расположенных в исследованных водоемах.

Вода Нювчимского и Кажимского водохранилищ превышает ПДК для химического потребления кислорода и перманганатной окисляемости в 2-3 раза, а в составе донных отложений содержится большое количество (до 65 г/кг) железа (Захаров, 2014). Это подтверждает ведущую роль в формировании гидрохимического состава обоих водоемов, болотных и лесных массивов в поймах питающих их рек. Указанные водохранилища,

характеризующиеся разным периодом существования, обладают сходным трофическим статусом. Водоем-охладитель ПГРЭС отличается низкой трофностью, ввиду слабого развития организмов макрозообентоса в водоеме, что может являться следствием как особенностей строения ложа и берегов водоема, так и специфики термического и гидрохимического режимов. 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). В прудах дачного общества в районе г. Сыктывкара наблюдается процесс эвтрофирования, приводящий к ухудшению экологических условий для донной фауны водоема.

Глава 4. Формирование рыбного населения искусственных водоемов Республики Коми

4.1. Структура рыбной части сообщества исследованных водоемов. Ихтиофауна искусственных водоемов РК представлена 23-мя видами рыб из 11-ти семейств, среди которых доминирует семейство карповых (10 видов или 43,5 % от всего состава ихтиофауны) (рис. 2 А). Наибольшее число видов (9 или 39,1 %) относится к наиболее адаптированному к условиям замедленного стока бореальному равнинному комплексу. Бореальный предгорный представлен в значительно меньшем количестве (4 вида или 17,5 %). Незначительным количеством видов характеризуются арктический пресноводный и древний верхнетретичный (по 3 вида или по 13,0 %), а также понтокаспийский пресноводный и автохтонный китайский равнинный (по 2 вида или по 8,7 %) фаунистические комплексы (см. рис. 2 Б).

По характеру питания эврифаги составляют самую многочисленную группу из 9 видов (39,1 %), куда нами отнесены и рыбы со смешанным характером питания (см. рис. 2 В). Как правило, они имеют широкий пищевой спектр с преимущественным потреблением того или иного вида корма. Преимущественно бентосным питанием характеризуются 6 видов (или 25,9 %), хищниками являются 4 вида рыб (17,4 % от всей ихтиофауны водоемов). Планктофаги и узкоспециализированные в пищевом отношении виды рыб представлены в незначительном количестве. 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, например мелкие формы зоопланктона потребляет молодь практически всех видов рыб на ранних этапах онтогенеза.

Вследствие особенностей гидрологического режима водохранилища характеризуются разнообразными условиями (речными, озерными и даже болотными), что позволяет освоить его различными экологическими группами растений (Экзерцев, Лисицина, 1984). В результате по характеру размножения (тип нерестилищ и способ откладки икры) наибольшим количеством

видов рыб – 11 (или 47,8%) представлены фитофилы. Группа рыб, нерестящихся на каменистых (литофилы) и песчаных (псаммофилы) участках дна, включают 9 видов (39,1 %). По времени естественного воспроизводства 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, такое же количество видов воспроизводится поздней весной и в начале лета (см. рис. 2 Г). У трех видов (13,0%) карповых рыб (уклейка, белый толстолобик и карп), икрометание происходит исключительно в летние месяцы.

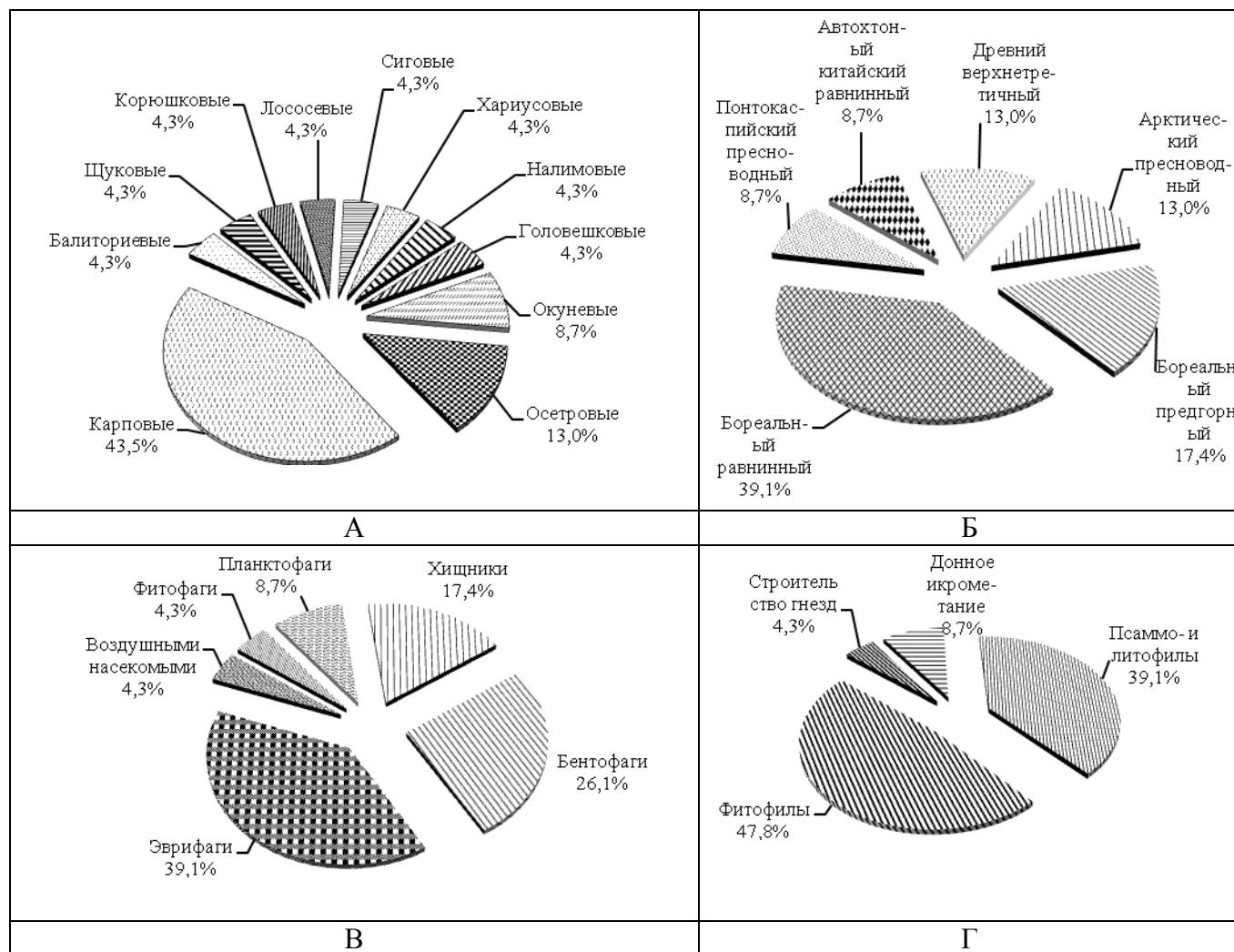


Рис. 2. Группы рыб исследованных водоемов по таксономическому (семейства) статусу (А), принадлежности к фаунистическим комплексам (Б), характеру питания (В), и типу размножения (Г).

4.2. Динамика структуры рыбной части сообщества исследованных водоемов. При обследовании образованных водохранилищ выявлено увеличение видового разнообразия в процессе формирования ихтиофауны. За все время существования водохранилищ отмечено 23 вида рыб по сравнению с исходной речной, составлявшей всего 15 видов (табл. 1). Количество видов рыб возросло за счет появления в составе ихтиофауны как объектов рыборазведения

(сибирский осетр, стерлядь, бестер, радужная форель, карп и белый толстолобик), так и саморасселившейся верховки и интродуцированной уклейки, не отмеченных в списке рыб базовых водоемов (реки и пойменное озеро).

Таблица 1

Состав ихтиофауны исследованных водоемов

Семейства и виды рыб	Наши данные	Опросные данные
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) x <i>A. ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – бестер (белуга x 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	+(C)	–
7. <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	–	+
8. <i>L. leuciscus</i> (Linnaeus, 1758) – елец	–	+
9. <i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas, 1814) – голец озерный	+	–
10. <i>Ph. phoxinus</i> (Linnaeus, 1758) – голец 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; C – саморасселившиеся виды; И – интродуцированные виды; P – объекты рыборазведения.

Объекты выращивания – стерлядь, сибирский осетр, радужная форель и карп систематически пополняют рыбное население указанных водоемов, однако натурализации этих видов не произошло, за исключением карпа в водоеме-охладителе ПГРЭС. Ввиду сильного прессинга рыбаков-любителей, попавшие из садков в водоем рыбы, как правило, быстро вылавливаются.

Отличительной чертой начального этапа формирования ихтиофауны водохранилищ является резкое увеличение численности лимнофильных рыб эврибионтного комплекса, таких как щука, плотва, окунь (Кожевников, 1978; Стрельников и др., 1984; Сальников, 1991; Кузнецов, 1997; Терещенко и др., 2004, 2005). Однако ко второму году существования Нювчимского водохранилища доминирующее положение (до 85 % сетных уловов) в рыбной части сообщества занял налим (Захаров, 2001). Ложе нового водоема, сформированное руслами рек Нювчим и Дендель, как нельзя лучше подошло налиму в качестве нерестилища, в результате чего, первым вступив в воспроизводство, он получил преимущество для последующего увеличения численности и расселения по водоему. Этому способствовало и быстрое заполнение водоема, завершившееся уже осенью. Наши результаты показали, что спустя 10 лет структура сообщества рыб Нювчимского водохранилища соответствовала таковой в Кажимском, с преобладанием (до 96 %) в уловах окуня и плотвы. Эти же виды также доминировали в структуре уловов рыб водоема-охладителя ПГРЭС в период 1990-х г. (Бознак, Захаров, 2009). Таким образом, окунево-плотвичный тип рыбного населения и отсутствие лососево-сигового комплекса видов являются общими закономерностями завершающего этапа формирования ихтиофауны исследованных водохранилищ, различных по функциональному назначению, генезису и географическому расположению.

Однако к середине 1990-х г. были введены в эксплуатацию все энергоблоки Печорской ГРЭС, что усилило тепловую нагрузку на водоем. Таким образом, температура воды стала доминирующим экологическим фактором. В результате длительного (10-15 лет) воздействия повышенных температур в водоеме-охладителе, изолированном от основного русла р. Печора, сформировались самовоспроизводящиеся популяции интродуцентов (уклейка и карп) адаптированные к этим условиям.

4.3. Искусственные водоемы как источники биологических инвазий. Все представленные в нашей работе водохранилища использовались для садкового выращивания рыбы. В результате такие объекты выращивания как стерлядь, сибирский осетр, бестер, радужная форель, толстолобик и карп пополняли рыбное население указанных водоемов. Тем не менее, натурализации данных видов не произошло за исключением карпа в водоеме-охладителе ПГРЭС. В изолированных малых прудах, характеризующихся высоким уровнем

эвтрофикации, единственную экологическую нишу занял вселенный рыбаками-любителями головешка-ротан, успешно вытеснив карася золотого (Рафиков, 2013).

По результатам морфологического и молекулярно-генетического исследований (секвенирование и AFLP-анализ), доказано длительное обитание верховки обыкновенной в бассейне р. Печора. Отсутствие нуклеотидного полиморфизма последовательностей участка мтДНК кодирующего COI, свидетельствуют о едином механизме происхождения популяций данного вида на территории Республики Коми. Тем не менее, дискриминантный анализ главных компонент и байесовский анализ в программе «STRUCTURE», показали четкую обособленность исследуемых популяций, относящихся к разным речным бассейнам (рис. 3). Корреляция ($r = 0,5$ при $p < 0,001$) между матрицами генетических и географических дистанций, а также статистически значимое изменение по направлению на северо-восток морфологических признаков (количество позвонков, прободенных и поперечных рядов чешуй в боковой части тела) в выборках свидетельствует о длительном обитании верховки в бассейне р. Печора.

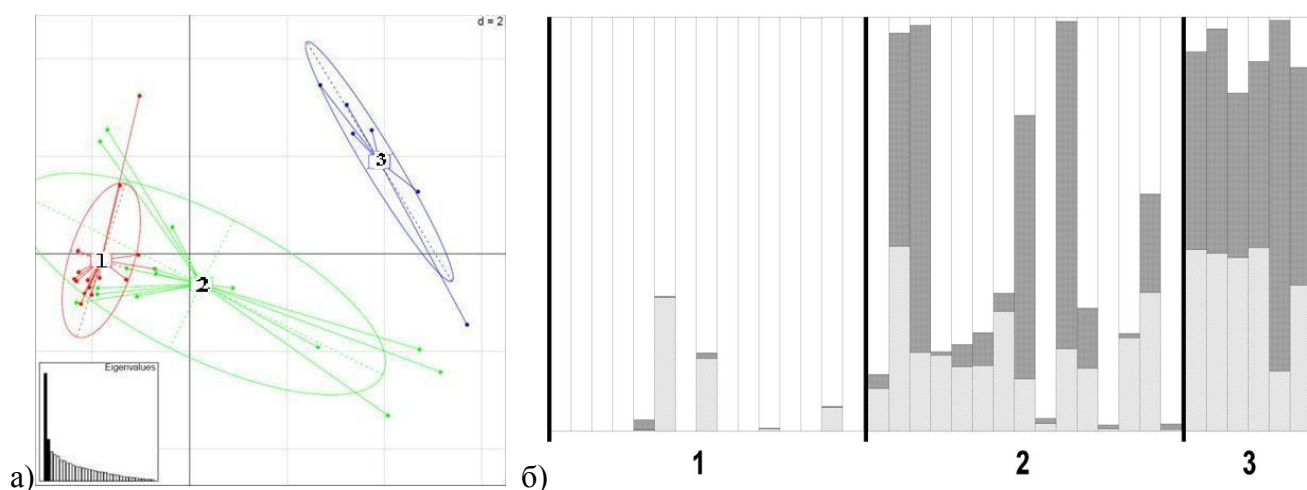


Рис. 3. Визуализация результатов разных типов анализа AFLP-маркеров верховки из трех водоемов Республики Коми. а – метод DAPC (Discriminant Analysis of Principal Components), б – байесовский анализ в программе «STRUCTURE». Условные обозначения: 1 – озеро пойменное (р. Печора), 2 – водоем-охладитель ПГРЭС, 3 – Нювчимское водохранилище.

Глава 5. Современное состояние ихтиофауны исследуемых водоемов

В главе подробно рассмотрены особенности биологии (раздел 5.1.), морфологии (раздел 5.2.) и питания (раздел 5.3.) массовых видов рыб исследованных водных объектов.

Выявленные отличия в размерно-возрастной структуре уловов рыб исследованных нами водоемов являются следствием, как применения различных орудий лова, так и разного времени сбора ихтиологического материала. Тем не менее, особенности структуры сообществ и биологических особенностей слагающих их популяций, демонстрируют зависимость от ряда факторов (кормовые условия водоема, степень зарастания, антропогенное влияние). Состояние

щуки, плотвы и окуня Нювчимского и Кажимского водохранилищ характеризуется такими негативными популяционными признаками как преобладание в контрольных уловах рыб младших возрастов (3-5 лет) и отсутствие особей предельного (старшего) возраста, что указывает на значительное влияние несанкционированного рыболовства.

Установлены особенности линейного и весового роста, связанные с условиями нагула рыб. У плотвы Нювчимского водохранилища отмечено заметное ускорение (акселерация) линейного и весового роста (рис. 4). Особи возраста 4+ характеризуются средней длиной 18,5 см и весом 144,7 г, тогда как выборка рыб в возрасте 5+ лет в Кажимском водохранилище имеют среднюю длину 14,5 см и вес 69,8 г. Наиболее значимыми компонентами в ее питании являлись ракообразные ($I=57,3$) и водоросли ($I=37,2$). Это свидетельствует о нагуле плотвы в заросшей водной растительностью литоральной зоне водоема, составляющей в Нювчимском водохранилище до 30 % (Захаров, 2001). Водная растительность является убежищем для многих видов зоопланктона и субстратом для развития особей – эпифитной фауны, расширяющей кормовые возможности обитающих в водоеме рыб (Jepessen at all, 1997).

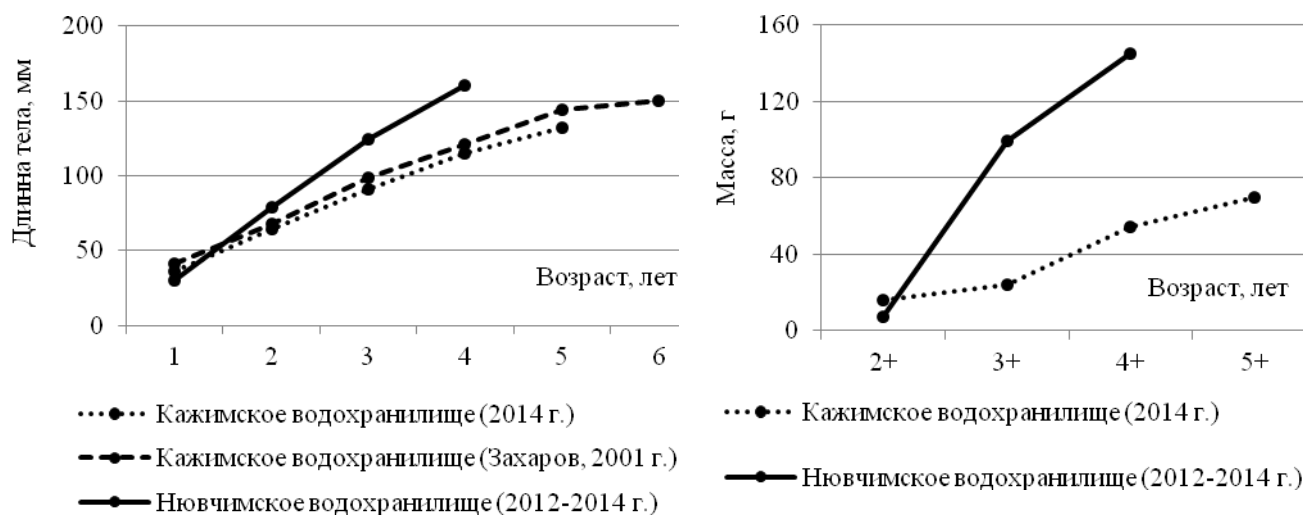


Рис. 4. Линейный и весовой рост плотвы Нювчимского и Кажимского водохранилищ.

Наблюдается увеличение скорости роста окуня из Нювчимского водохранилища на 4-5 годах жизни. К относительно значимым объектам его питания относятся рыба ($I=28,8$) ракообразные ($I=22,6$) и ручейники ($I=29,7$), совместное потребление которых с личинками жуков и имаго клопов свидетельствует о том, что основной кормовой стацией окуня также является зарослевая литораль. Помимо прочего, на совместное освоение плотвой и окунем указанной зоны Нювчимского водохранилища указывают и увеличение степени пищевого сходства (28,6 против 5,0 в Кажимском) сравниваемых видов рыб, а также биологически значимое перекрытия их пищевых ниш (0,6 против 0,06 в Кажимском).

Обитающие в водоеме-охладителе уклейка и ерш характеризуются более высоким

темпом роста, по сравнению с выборками рыб из остальных исследованных водоемов, что может являться следствием более продолжительного периода нагула.

Следует отметить, что в исследованных нами замкнутых искусственных водных объектах происходит не только изменение структуры рыбного населения, но и морфологических особенностей слагающих их популяций. Выборки ерша и уклейки из тепловодной части водоема-охладителя ПГРЭС статистически значимо отличаются по ряду признаков (количество позвонков, количество лучей в первом спинном плавнике, жаберных тычинок, прободенных чешуй в боку тела) от таковых из холодноводной части, что может свидетельствовать о разных условиях протекания их раннего онтогенеза. Известно, что температура среды напрямую влияет на формирование морфологических структур в раннем онтогенезе рыб (Татарко, 1968, 1977; Саппо, 1977; Павлов, 2007). Учитывая и разную скорость роста этих выборок рыб, можно предположить, что в водоеме-охладителе ПГРЭС формируются локальные группировки, отличающиеся по морфо-биологическим особенностям вследствие обитания в различных условиях среды (температурный режим и обеспеченность пищей). Для уклейки из тепловодной части отмечены различные аномалии развития – отсутствие брюшных плавников, дефекты боковой линии и глаза, составляющих около 10 % от выборки.

Для головешки-ротана также характерна высокая встречаемость срастаний позвонков и лучей в плавниках, приводящая к статистически значимой разнице между выборками рыб, обитающих в близкорасположенных (около 300 м) водоемах (табл. 2). При этом в пруду № 2 оказалась высокой доля рыб (57 %) с множественными компрессиями (2 и 3 случая срастания на 1 особь) позвонков, что также свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях протекания раннего онтогенеза.

Таблица 2

Количество компрессий позвонков ротана-головешки прудов окрестностей г. Сыктывкар

Водоем	Доля рыб с компрессиями позвонков, % от выборки	Доля особей с разным количеством случаев компрессий на особь, %		
		1 случай	2 случая	3 случая
Пруд № 1	20	100	-	-
Пруд № 2	57	65	29	6

С другой стороны, большая часть выявленных морфологических изменений и фенодиверсий отмечена для видов-интродуцентов (уклейка и головешка-ротан), значительный вклад в адаптивные возможности которых к факторам среды может вносить ограниченность и случайность набора генотипов особей (эффект основателя), на базе которых происходит формирование новой популяции.

Практические рекомендации

Учитывая особенности и современное состояние малых водохранилищ на территории РК, можно рекомендовать следующие мероприятия для повышения рыбопродуктивности и рыбохозяйственного значения этих водоемов.

1. Развивать пастбищное выращивание на базе ценных в промысловом отношении рыб-бентофагов (лещ, язь, серебряный карась и карп), которые смогут потреблять недоиспользуемую в настоящее время кормовую базу зообентоса. Рекомендуется применение чешуйчатой формы карпа из водоема-охладителя ПГРЭС, обитающей в условиях термического градиента уже более 20 лет, которое может оказаться эффективным.

2. Использовать для Нювчимского и Кажимского водохранилищ в качестве «биомелиоратора» судака, являющегося практически единственным облигатным пелагическим хищником в водоемах севера и способным выполнять регуляторную роль в водных сообществах. Экологическая пластичность этого вида позволяет более активно использовать всю акваторию водоемов, поэтому их зарыбление молодью судака может явиться наиболее оптимальной стратегией биоманипулирования.

3. Проводить комплексное освоение водоема-охладителя ПГРЭС по трем основным направлениям: промышленное (развитие товарного садкового рыбоводства), социальное (организация спортивно-любительского рыболовства) и рекреационное (обустройство зон отдыха).

Рекомендации по реконструкции рыбного населения исследованных водохранилищ, разработанные на основе «top-down» механизма биологического манипулирования и вселения промыслово-ценных видов, будут способствовать повышению рыбопродуктивности исследованных водохранилищ в целях развития рыбного хозяйства на территории Республики Коми.

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 РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях рекомендованных ВАК:

1. Молекулярно-генетический анализ верховки обыкновенной – *Leucaspius delineatus* (Neskeel, 1843) из водоемов Республики Коми / **Р. Р. Рафиков**, Д. М. Шадрин, Я. И. Пылина, И. Ф. Чадин, А. П. Новоселов // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2015. – № 2 (22). – С. 31–39.

2. **Рафиков Р. Р.** Формирование рыбного населения малых водохранилищ Республики Коми / Р.Р. Рафиков, А.П. Новоселов, А.Б. Захаров // Вестник Северного (Арктического) Федерального Университета. - 2015. - № 3. - С. 59 - 67.

3. 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.

В прочих изданиях:

Рафиков Р.Р. Питание и рост ерша *Gymnoscaphalus cernuus* (L.) водоема-охладителя Печорской ГРЭС / Р.Р. Рафиков // Человек и окружающая среда: тезисы докладов XXI Коми республиканской научной конференции студентов и аспирантов (Сыктывкар, 2-6 апреля 2011 г.). - Сыктывкар. - 2011. - С.12-13.

Рафиков Р.Р. Морфологическая изменчивость ерша *Gymnoscaphalus cernuus* (L.) водоема-охладителя Печорской ГРЭС / Р.Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XVIII Всероссийской молодежной научной конференции (4-8 апреля 2011 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2011. – С. 123–124.

Рафиков, Р.Р. Формирование рыбного населения искусственных водных объектов Республики Коми / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции (2-6 апреля 2012 г., г. Сыктывкар). – Киров: Лобань, 2012. – С. 94–96.

E.I. Boznak. Variability of meristic characters of alien fish in the reservoirs of European north east of Russia / E.I. Boznak, **R.R. Rafikov**, L.E. Kulik // Invasion of alien species in holarctic:

abstracts of international symposium BOROK - IV (22-28 September, 2013, Borok). - Yaroslavl: Филигрань, 2013. С. 36.

Бознак, Э.И. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspius delineatus*) в водоемах бассейна р. Печора / Э.И. Бознак, **Р. Р. Рафиков** // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докладов I Всероссийской конференции с международным участием (16-20 ноября 2009 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2013. – С. 34-35.

Рафиков, Р. Р. Оценка экологического состояния водоема-охладителя Печорской ГРЭС по данным анализа флуктуирующей асимметрии / Р. Р. Рафиков // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием (8-12 апреля 2013 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2013. – С. 177–179.

Рафиков, Р. Р. Особенности морфологии ротана-головешки (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) прудов окрестностей г. Сыктывкара / Р. Р. Рафиков // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы XXI Всероссийской молодежной конференции, посвященной 70-летию А.И. Таскаева (7-11 апреля 2014 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2014. – С. 140–144.

Захаров, А. Б. Рыбные ресурсы и их воспроизводство в водоемах Республики Коми / А. Б. Захаров, **Р. Р. Рафиков** // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (23-27 июня 2014 г., г. Апатиты). – Апатиты: Карельский НЦ РАН, 2014. – С. 161–164.

Рафиков, Р. Р. Особенности рыбного населения индустриального водоема в бассейне р. Печора / Р. Р. Рафиков // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения : материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (23-27 июня 2014 г., г. Апатиты). – Апатиты: Кольский научный центр, 2014. – С. 212–215.

Рафиков, Р. Р. Рыбное население малых водохранилищ Республики Коми / Рыбохозяйственные водоемы России. Фундаментальные и прикладные исследования, посвященные 100-летию ГОСНИОРХ [Электронный ресурс] / Р. Р. Рафиков // материалы Международной научной конференции (6-10 октября 2014 г., г. Санкт-Петербург). – Режим доступа: 1 электрон. опт. диск (CD I).

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: материалы докладов XXII Всероссийской молодежной научной конференции (6-10 апреля 2015 г., г. Сыктывкар). – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2015. – С. 71–75.