

В. Ю. Баранов, А. В. Лугаськов

ФОРМИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННОГО ИХТИОЛОГИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА В ЭКОСИСТЕМЕ ГОРНОГО ВЕРХНЕ-ВЫЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ¹

Изложены результаты анализа уловов рыб Верхне-Выйского водохранилища в разные годы его существования. Установлено, что состав ихтиологического комплекса водохранилища за последние двадцать лет существенно изменился. Однако трансформация рыбного сообщества в условиях Верхне-Выйского водохранилища, расположенного на горном ландшафте, протекает с низкой скоростью. Ихтиофауна водохранилища представлена 5 видами. Исчезли типичные аборигенные речные виды. Гидрологические и морфометрические особенности водохранилища способствовали изменению биотопического разнообразия и созданию благоприятных условий обитания для эврибионтных и лимнофильных видов рыб (плотва, лещ и речной окунь). Продолжает увеличиваться популяция щуки, кормовая обеспеченность которой высока за счет обилия плотвы и окуня. Роль ерша в ихтиоценозе водохранилища в настоящий момент мала, но в перспективе может усилиться в связи с высокой плодовитостью вида. Рост численности леща – интродуцированного вида, натурализовавшегося в водохранилище, лимитируется низкой обеспеченностью кормовыми ресурсами, в первую очередь запасами макрозообентоса. Приведены также краткие сведения по биологии и экологии отдельных видов рыб.

Ключевые слова: ихтиологический комплекс, динамика состава и структуры рыбного сообщества, водохранилище, биология и экология популяций рыб.

Введение

Несмотря на ежегодные исследования территории Уральского региона, проводимые гидрологами, гидробиологами и ихтиологами, в современной научной литературе немного публикаций, посвящённых традиционным экологическим исследованиям небольших водных экосистем, возникших в результате зарегулирования рек в горных ландшафтах Урала. При антропогенном преобразовании природных территорий возникают лентические водные системы, которые формируют новые условия, нетипичные для лотических сообществ [1]. Это может приводить к экологическим преобразованиям популяций всех групп гидробионтов и, как следствие, к изменению устойчивости водных сообществ [2–5]. Важнейшим элементом, замыкающим пищевые цепи водных экосистем, выступает население рыб, поэтому изучение закономерностей формирования и функциональной организации ихтиологических комплексов в искусственных зарегулированных водоёмах в градиенте трансформации их естественного состояния значимо и актуально. Несмотря на это, без внимания часто остаются мониторинговые исследования трансформации пресных водных экосистем и ихтиологических комплексов, которые не включают ценные промысловые виды и не подвержены промысловому изъятию рыб. К числу таких водных экосистем относится Верхне-Выйское водохранилище, расположенное на р. Выя (бассейн р. Тура, Обь-Иртышский речной бассейн). Водохранилище построено в 1965 г. на горном незагрязнённом участке реки в 41 км от её устья как водоём питьевого водоснабжения г. Качканар. Площадь водного зеркала – 1,05 км², длина водоёма – 1,69 км, ширина – 0,62 км, наибольшая глубина перед плотиной составляет 12,5 м. В водохранилище впадают 3 небольших водотока. Мелководные зоны с глубиной до 2 м расположены в устьевых зонах притоков и вдоль левого берега. Для водохранилища характерна выраженная русловая глубоководная часть, протянувшаяся вдоль правого берега, глубокая зона перед плотиной и мелководье, занимающее около трети акватории. В большей части водоёма грунты представлены слабо заиленным песком с примесью глины и мелкой гальки. Накопление донных отложений в водоёме, даже в зоне перед плотиной, происходит с низкой скоростью, что отражается на уровне развития донной фауны. Водные макрофиты развиваются в мелководных заливах и на участке впадения р. Выя, а на глубинах свыше 2 м отсутствуют. Вода водохранилища имеет невысокое значение водородного

¹ Авторы глубоко признательны научному сотруднику Уральского филиала ФГУП «Госрыбцентр» С. В. Оленёву, любезно разрешившему использовать в настоящей работе ранее неопубликованные данные по Верхне-Выйскому водохранилищу за 1989 г. и по р. Выя за 1993 г.

показателя (рН 5,8–6,0). По температурному режиму водохранилище можно отнести к холодноводным водоёмам, что связано с питанием водой из горных притоков с низкой температурой воды. Мелководья и поверхностный слой глубоководной зоны в летние месяцы (июнь – июль) обычно прогреваются не выше 20–22 °С. В придонном слое, на глубине свыше 6 м, температура воды ниже на 5–8 °С. В притоках даже в самые жаркие периоды времени температура воды не поднимается выше 15 °С. В отдельные годы в водоёме может происходить массовое развитие микроводорослей, сопоставимое по интенсивности с их развитием в более южных водоёмах, что существенно нарушает экологический баланс на современном этапе антропогенной сукцессии водохранилища. Экологическая специфика водоёма во многом определяет низкий уровень развития гидробионтов, формирующих кормовую базу рыб. По продуктивности зоопланктона и зообентоса объём запасов кормовых ресурсов для рыб в Верхне-Выйском водохранилище можно оценить как ниже среднего [6].

Состав рыбного населения Верхне-Выйского водохранилища впервые был изучен специалистами Уральского отделения ГосНИОРХ (ныне Уральский филиал ФГУП «Госрыбцентр») в 1989 г. В 2005 и 2012 гг. нами были проведены повторные ихтиологические наблюдения (контрольные обловы на водоёме). Целью исследований являлся анализ особенностей изменения состава и структуры ихтиологического комплекса Верхне-Выйского водохранилища в разные годы его существования в сочетании со сравнительной эколого-биологической характеристикой популяций отдельных видов рыб.

Материал и методы исследований

Сбор ихтиологических материалов проводился в период нереста и во время нагула рыб в разных биотопах водохранилища с помощью набора ставных жаберных сетей длиной 30–50 м с ячейкой 20–70 мм, невода длиной 30 м с ячейкой 6–10 мм, конической ловушки и любительских снастей. Длительность экспозиции набора сетей при контрольных обловах – от 12 до 24 часов. Биологический анализ рыб был произведён на свежем материале по принятой в ихтиологии методике [7]. Возраст рыб определяли по чешуе, взятой с правой стороны под спинным плавником. Длину тела рыб измеряли до конца чешуйного покрова с помощью мерной ленты с точностью до 1 мм, общую массу тела и навесок икры определяли на электронных весах KERN с точностью от 0,01 до 1 г. Пол и стадия зрелости гонад по шестибалльной шкале устанавливались при вскрытии рыб. Была определена абсолютная индивидуальная плодовитость рыб (АИП, количество икринок, шт.).

Результаты исследований и их обсуждение

В настоящее время под влиянием эскалации хозяйственной деятельности (сооружение водохранилищ, шламонакопителя, многолетние дренажные работы, расширение площади отвалов пустой породы) р. Выя превратилась в необратимо изменённую водную экосистему. Трансформирование естественного состояния водотока не могло не отразиться на видовом составе и структуре ихтиоценоза реки, структуре популяций отдельных видов, пространственном распределении, миграциях и экологии рыб. Из-за нарушения условий естественных перемещений рыб в реке ихтиофауна верховьев изолирована и обеднена, поэтому для установления приближенного исходного состава рыбного населения реки, главным образом речной части сообщества, были проанализированы данные по контрольным уловам на участке р. Выя, расположенном ниже г. Качканар.

В р. Выя по результатам контрольных уловов выявлено присутствие 11 видов и подвидов рыб, относящихся к 5 семействам: *Cyprinidae*, *Percidae*, *Balitoridae*, *Cobitidae* и *Esocidae* (табл. 1). Количество видов в уловах 2011 г. было ниже в сравнении с данными 1993 г. – 6 видов против 8. По численности в 2011 г. преобладал елец – 56,6 % от всего количества пойманных рыб. Доля в уловах других видов меньше: речной окунь – 13,2 %, плотва и сибирский голец – по 11,3 %, пескарь – 5,7 % и золотой карась – 1,9 %. Появление и увеличение численности популяций эврибионтных видов (речной окунь, плотва) и видов-лимнофилов (золотой карась) в сообществе преимущественно речных видов р. Выя (елец сибирский, голец сибирский, пескарь) произошло, скорее всего, вследствие формирования экосистем водохранилищ, водоёмов дренажных карьеров и снижения проточности реки.

В первые годы существования Верхне-Выйского водохранилища его ихтиофауна могла быть представлена аборигенными видами, обитавшими в р. Выя. К их числу можно отнести 11 видов рыб: пескаря, ельца сибирского, плотву, язя, речного окуня, щуку, ерша, гольца сибир-

ского, щиповку сибирскую, налима и подкаменщика [8]. Местные виды относятся к бореальному равнинному, бореальному предгорному и арктическому пресноводному ихтиологическим фаунистическим комплексам [9]. По мере развития экосистемы водохранилища и стабилизации внутриводоёмных процессов произошли существенные изменения состава, структуры и функциональной организации ихтиологического комплекса водохранилища (табл. 1).

Таблица 1

**Видовой состав рыб р. Выя ниже г. Качканар
и Верхне-Выйского водохранилища в разные годы***

Вид	Река Выя		Верхне-Выйское водохранилище		
	1993 г.	2011 г.	1989 г.	2005 г.	2012 г.
Окунь речной <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+	+	–	+	+
Ёрш обыкновенный <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	+	+
Елец сибирский <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874)	+	+	–	+	–
Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+
Карась серебряный <i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch, 1782)	+	–	–	–	–
Карась золотой <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–	–	–
Пескарь <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+	+	–
Лещ <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–	+
Язь <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–	–
Голец сибирский <i>Barbatula toni</i> (Dybowski, 1869)	–	+	–	–	–
Щиповка сибирская <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925	+	–	–	–	–
Щука обыкновенная <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+	–	–	–	+

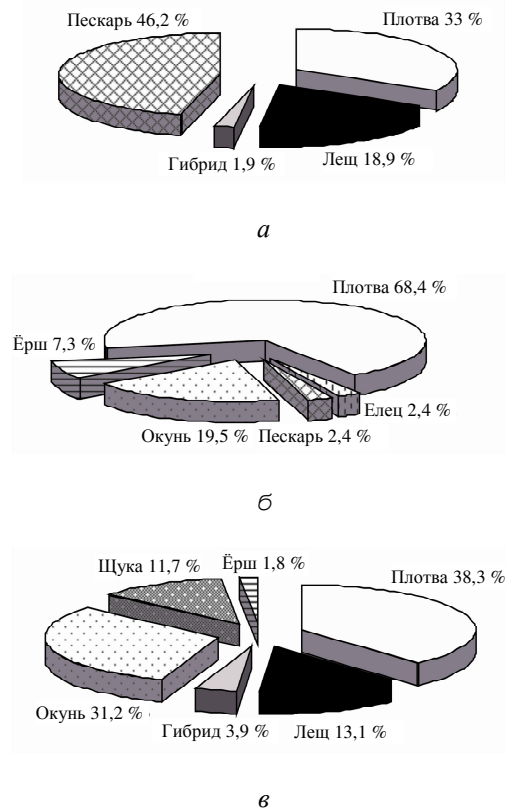
* Знаками плюс и минус обозначено наличие или отсутствие вида в контрольных уловах.

К настоящему времени из водоёма исчезли такие виды-реофилы, как пескарь, елец сибирский, голец сибирский, не были отмечены язь и щиповка. Налим и подкаменщик не обнаружены не только в водохранилище, но и в обследованном участке реки ниже по течению. Увеличилась численность эврибионтных видов рыб – плотвы и окуня, а также натурализовавшегося в водохранилище в ходе интродукции леща, преимущественно вида-лимнофила. Неоднократные попытки вселения в водоём других видов рыб (пелядь, сиг, карп, белый амур) успеха не имели. От предыдущих посадок в водохранилище сохранились только единичные крупные особи карпа, которые в этом водоёме самостоятельно не размножаются. В настоящее время по численности доминируют виды эврибионты и лимнофилы. К этой группе можно отнести плотву, окуня, леща и щуку.

К числу постоянных обитателей водохранилища, сформировавших воспроизводящиеся популяции, следует отнести 5 видов рыб: плотву, речного окуня, леща, щуку и ерша. Основная часть рыбного сообщества водохранилища сосредоточена в прибрежной зоне и представлена главным образом тремя видами – плотвой, окунем и лещом. В придонной зоне численность рыб, в первую очередь донных – леща, ерша, невелика по причине низкого уровня развития донной фауны беспозвоночных организмов. Обычно наибольшим видовым разнообразием отличаются сообщества приустьевых зон притоков водохранилищ, где могут совместно существовать реофильный и лимнофильный комплексы видов. Однако при нормальном подпорном уровне в Верхне-Выйском водохранилище устьевые зоны притоков на всем протяжении мелководны и захлаплены остатками древесной растительности. Притоки Верхне-Выйского водохранилища, по-видимому, лишены собственной ихтиофауны.

Трофические звенья рыбного сообщества представлены рыбами-эврифагами (плотва, неполовозрелый окунь), планктофагами (молодь рыб), бентофагами (лещ, ёрш), а также звеном хищников, включающих щуку, окуней крупного размера. Суммарная доля «мирных» рыб (плотва и лещ) в уловах последних лет достигает 51–68 %. Доля хищных видов рыб, включая речного окуня – факультативного ихтиофага, составляет 20–43 %. Увеличение численности хищников (щука и речной окунь) в водохранилище происходило постепенно и сопровождалось снижением численности пескарей и ельцов.

Динамика состава и структуры рыбного населения Верхне-Выйского водохранилища по данным контрольных уловов представлена на рисунке. Основу сообщества рыб на протяжении многих лет составляет многочисленный для уральских водоёмов вид – плотва. Колебания относительной численности плотвы в разные годы (33–68 %), по-видимому, связаны с относительной численностью хищников-ихтиофагов и условиями естественного воспроизводства вида.



Встречаемость видов рыб в контрольных уловах на Верхне-Выйском водохранилище:
а – в 1989 г.; *б* – в 2005 г.; *в* – в 2012 г.

В качестве неблагоприятного фактора для воспроизводства плотвы в 1989 г. можно рассматривать высокую степень инвазии рыб внутриполостными паразитами (43 %), способную существенно снизить репродукционный потенциал популяции. Отсутствие щуки и невысокая доля речного окуня (20 %) в уловах 2005 г. могли свидетельствовать о низкой относительной численности этих хищников в водохранилище, что, в свою очередь, способствовало увеличению численности популяции плотвы и ершей. С другой стороны, снижение плотности стада плотвы в водоёме к 2012 г. (38 %), вероятно, вызвано увеличением численности хищных рыб – речного окуня (31 %), второго доминирующего в настоящее время наряду с плотвой вида в сообществе, и щуки (12 %), появившейся в уловах. Снижение численности плотвы, которая потребляет помимо основных кормов (растительность, детрит и зоопланктон) фитопланктон, частично сдерживающее его развитие в водоёме, в сочетании с прогревом мелководий в летний период косвенно могло способствовать массовому развитию микроводорослей, наблюдаемому в последние годы в водохранилище. Показано, что в Новосибирском водохранилище снижение численности сибирской плотвы негативно отразилось на качестве воды, вызывая её «цветение» [10]. Несмотря на продолжительное, более 20 лет, существование ихтиоценоза в условиях водохранилища, к 1989 г. в водоёме присутствовала и являлась одной из преобладающих по численности популяция пескаря (46 %), типичного реофильного вида рыб. Скопления пескарей были отмечены в околорусловой правобережной глубоководной части водоёма, которая имеет преимущественно каменистый грунт и выраженное течение воды. Обычно численность реофильных видов резко сокращается в первые годы гидрологических изменений, сопровождающих образование водохранилищ [11]. Однако только к 2005 г. численность популяции пескаря значительно сократилась до 2 %, и к 2012 г. пескарь полностью исчез из уловов. Елец, сохранивший численное превосходство в реке, в водохранилище в уловах 2005 г., как и пескарь, отмечался единично и в уловах 2012 г. уже не наблюдался. Доля в уловах леща – вида-вселенца, высока (возросла до 13–19 %), на долю естественных гибридов плотвы и леща приходится 2–4 %.

Изменения речного ихтиологического комплекса р. Выя при формировании Верхне-Выйского водохранилища хорошо согласуются с установленными ранее закономерностями

трансформации речных рыбных сообществ при создании водохранилищ [12–15]. Тем не менее можно полагать, что трансформация ихтиологического комплекса Верхне-Выйского водохранилища протекает с низкой скоростью, что обусловлено, вероятно, горным расположением водоёма, его высокой проточностью, небольшой акваторией и слабой прогреваемостью основной части водной массы водоёма в период открытой воды. Основной причиной постепенного исчезновения реофильных видов рыб, приспособленных к обитанию в биотопах с выраженным течением, стало существенное изменение гидрологических условий, связанное с зарегулированием стока р. Выя. Часть особей этих видов, вероятно, скатилась в нижние участки речного бассейна. Обратная миграция рыб в водохранилище невозможна. Существенным фактором в снижении численности пескарей, ельцов и ершей мог стать рост в водоёме плотности хищных рыб – окуня и щуки. Хищники могли поедать как взрослых рыб, так и их молодь. К числу других возможных факторов, сдерживающих рост численности рыб в водохранилище, можно отнести низкую кормовую обеспеченность и невысокую эффективность воспроизводства в связи с ограниченностью площади нерестилищ и относительно низкими значениями температуры воды в вегетационный период. Известно, что уровень формирования пищевых ресурсов во многом определяет эффективность процесса вселения чужеродных видов в сообщество [16, 17]. Возможно, поэтому на современном этапе становления водохранилища в водоёме с низким уровнем развития кормовой базы способным натурализоваться оказался только лещ, практически не испытывающий конкуренции в питании донными организмами. Кроме этого, неудачные результаты вселения других видов также могли быть обусловлены поеданием посадочного материала хищниками и покатной миграцией вселенцев. В целом современный состав и структура ихтиологического комплекса Верхне-Выйского водохранилища формирует плотвично-окунёвое сообщество, типичное для большинства стоячих и слабопроточных водных экосистем Урала.

В процессе становления водоёма возникает специфическая коадаптация популяций разных видов рыб между собой [5]. Анализируя структуру ихтиоценоза и взаимодействие в нём популяций рыб, можно установить, как формируется и функционирует рыбное сообщество данного водоёма в целом [18], поэтому важно было изучить эколого-биологические особенности популяций основных видов рыб современного ихтиологического комплекса Верхне-Выйского водохранилища.

Плотва. Самый многочисленный вид в водохранилище. В выборках присутствовали особи от 1+ до 9+ лет. Преобладали рыбы в возрасте 6+ лет (41 %) и неполовозрелая плотва в возрасте 1+ и 2+ лет (34 %). Известно, что совокупная выборка, объединяющая генерации разных годов, позволяет лишь косвенно судить о темпах роста рыб в водоёме. Тем не менее, на основе анализа объединённой выборки, можно получить общее представление о характере роста рыбы. Установлено, что увеличение длины тела плотвы с возрастом происходит примерно равномерно, а рост массы тела рыб замедлен в первые годы жизни и ускорен в старших возрастных группах (табл. 2).

Таблица 2

**Средние размеры плотвы разных возрастных групп
в Верхне-Выйском водохранилище (объединённая выборка 2012 г.)**

Возраст, лет	Длина, мм		Масса, г		Встречаемость в контрольных уловах	
	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	шт.	%
1+	51,6 ± 1,0	44–61	2,5 ± 0,2	1,5–4,0	21	16,3
2+	92,3 ± 1,6	78–107	13,2 ± 0,7	8–20	23	17,8
3+	110,8 ± 2,3	106–119	22,4 ± 0,7	21–24	5	3,9
4+	125,3 ± 2,8	115–142	32,7 ± 2,5	25–50	9	7,0
5+	158,4 ± 4,4	142–187	70,4 ± 6,4	52–116	8	6,2
6+	170,7 ± 1,1	158–197	92,4 ± 1,9	70–134	53	41,0
7+	196,0 ± 4,4	189–211	142,0 ± 12,5	118–181	5	3,9
8+	215,3 ± 11,1	198–236	185,7 ± 17,9	155–217	3	2,3
9+	259,0 ± 21,0	238–280	332,0 ± 91,0	241–423	2	1,6

За последние годы показатели роста плотвы в водоёме улучшились. Низкими показателями роста отличалась выборка плотвы 1989 г. В 2005 г. высокими средними значениями линейных размеров (137–149 мм) и массы (51–59 г) характеризовались особи плотвы в возрасте 3+ и 4+ лет. В 2012 г. более крупными средними размерами тела (158–196 мм) и массой (70–142 г) отличались

особи старшего возраста: 5+, 6+ и 7+ лет. Вероятно, это связано с повышением биопродуктивности водоёма по мере его эвтрофирования и улучшением условий питания плотвы. Средняя длина тела молоди плотвы во второй половине июля 2012 г. составила $21,9 \pm 0,4$ мм при колебаниях от 18,3 до 25,4 мм, средняя масса тела – $0,19 \pm 0,01$ г (колебания 0,09–0,28 г). Рыбы многочисленных возрастных групп плотвы Верхне-Выйского водохранилища уступают в линейном и весовом росте плотве того же возраста из других зарегулированных водоёмов Урала со сходными условиями обитания рыб (например, плотве из Новомариинского водохранилища (бассейн р. Чусовая)). Половое созревание рыб наступает на 3–4 год жизни при достижении массы тела 20–25 г. Для размножения рыбы использовали прогреваемые участки мелководий вдоль левого берега. В заливах с более холодной водой плотва отлавливалась единично. В период нереста в контрольных уловах самки преобладали над самцами в соотношении 66,7 % : 33,3 %. Среднее значение АИП плотвы составило 15 010 шт. икринок при колебаниях от 8 310 до 25 748 шт. Средняя масса самок – 118 г. Высокие репродуктивные показатели плотвы могут быть обусловлены необходимостью поддержания численности популяции в условиях возрастающего пресса хищников [3]. Встречаемость плотвы, заражённой ленточными паразитами, в 2012 г. сократилась до 2,8 % по сравнению с 1989 г. (43 %).

Речной окунь. Как и плотва, этот вид в водохранилище является многочисленным. В выборках присутствовали особи от 2+ до 9+ лет. Преобладали рыбы в возрасте 6+ и 7+ лет, на долю которых приходилось 50 % (табл. 3).

Таблица 3

Средние размеры речного окуня разных возрастных групп в Верхне-Выйском водохранилище (объединённая выборка 2012 г.)

Возраст, лет	Длина, мм		Масса, г		Встречаемость в контрольных уловах	
	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	шт.	%
2+	$90,0 \pm 1,8$	87–94	$12,8 \pm 1,1$	10–15	4	4,5
3+	$112,8 \pm 3,7$	99–132	$21,8 \pm 1,5$	16–29	8	9,1
4+	$134,0 \pm 2,0$	132–136	$38,5 \pm 1,5$	37–40	2	2,3
5+	$155,5 \pm 2,2$	140–167	$61,5 \pm 2,4$	44–70	11	12,5
6+	$165,9 \pm 1,9$	154–189	$71,9 \pm 2,5$	58–94	21	23,9
7+	$173,8 \pm 1,4$	162–191	$83,3 \pm 2,3$	70–117	23	26,1
8+	$204,6 \pm 3,2$	190–223	$142,2 \pm 5,3$	122–179	12	13,6
9+	$228,3 \pm 5,9$	207–245	$210,1 \pm 11,7$	164–245	7	8,0

Сравнение рыб одного возраста из выборок разных лет выявило увеличение средних значений показателей линейного и весового роста речного окуня. Так, например, особи речного окуня часто встречаемой в выборках 2005 г. возрастной группы 7+ достигали в среднем длины 165 мм и массы 74 г, тогда как в выборке 2012 г. в среднем длина и масса рыб этого возраста увеличились до 174 мм и 83 г соответственно. Улучшение показателей роста окуней можно объяснить повышением кормовой обеспеченности, связанной с ростом численности плотвы, являющейся одним из основных объектов питания окуней в водоёме. Средняя длина тела молоди окуня во второй половине июля 2012 г. составила $30,4 \pm 0,4$ мм при колебаниях от 21,8 до 40,3 мм, средняя масса тела – $0,44 \pm 0,02$ г (колебания 0,11–0,95 г).

Речной окунь Верхне-Выйского водохранилища, так же как и плотва, уступает в линейном и весовом росте особям своего вида того же возраста из других водохранилищ Урала (например, окуню из Кальинского и Колонгинского водохранилищ (бассейн р. Сосьва)), особенно характерно отставание для окуней старших возрастных групп. Половое созревание окуня наступает на 5–6 году жизни при достижении массы тела около 40 г. Для размножения рыбы концентрировались в заливах, образованных старыми руслами речек. В качестве нерестовых субстратов использовали затопленные кусты и остатки прошлогодней растительности. В период нереста в контрольных уловах самцы окуня количественно преобладали над самками в соотношении 62,3 % : 37,7 %. Среднее значение АИП речного окуня составило 17 549 шт. икринок при колебаниях от 10 293 до 31 488 шт. Средняя масса самок – 167 г.

Лещ. Лещ не является аборигенным представителем рыбного сообщества Верхне-Выйского водохранилища. Пересаженный в середине XX столетия из водоёмов западного склона в водоёмы восточного склона, лещ, благодаря естественному распространению и рыбовод-

ным работам, хорошо адаптировался в сообществе плотвично-окунёвых водоёмов Урала и прочно занял место в составе ихтиофауны Верхне-Выйского водохранилища. В выборках преобладали рыбы в возрасте от 1+ до 5+ лет. Доминировали четырехлетние особи (3+), удельная доля которых в контрольных уловах достигла 70,3 %. Рыбы старших возрастных групп встречались редко (табл. 4). У особей пяти лет (4+) наблюдается форсирование роста, связанное с переходом рыб на бентосное питание, при котором конкуренция в питании с местными рыбами ослабевает. Основным конкурентом лещу в придонной зоне может стать ёрш, однако его численность в настоящее время в водохранилище невелика. С плотвой лещ конкурирует преимущественно в молодом возрасте, в дальнейшем основные зоны их обитания и объекты питания большей частью различны.

Таблица 4

Средние размеры леща разных возрастных групп
в Верхне-Выйском водохранилище (2012 г.)

Возраст, лет	Длина, мм		Масса, г		Встречаемость в контрольных уловах	
	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	шт.	%
1+	62,0 ± 10,0	52–72	3,5 ± 1,5	2–5	2	5,4
2+	119,8 ± 10,3	98–147	31,8 ± 8,8	16–57	4	10,8
3+	142,3 ± 2,6	127–179	53,2 ± 3,9	36–111	26	70,3
4+	218,7 ± 19,7	183–251	231,3 ± 32,3	180–291	3	8,1
5+	249,0	–	335,0	–	1	2,7
11+	490,0	–	2269,0	–	1	2,7

Сравнение межгодовых значений линейного размера и массы рыб показало, что лещ в водохранилище, так же как плотва и окунь, стал расти лучше. В частности, в уловах 1989 г. рыбы многочисленной возрастной группы 3+ характеризуются в среднем длиной тела 126 мм и массой 35 г, тогда как в уловах 2012 г. лещи такого возраста имели в среднем длину тела 142 мм и массу 53 г. Отсутствие леща в уловах 2005 г. и особей леща старшего возраста косвенно свидетельствует о неблагоприятии условий обитания, которые могут складываться для популяции леща в водохранилище (недостаток кормовых и нерестовых биотопов, сокращение сроков нереста в сравнении с типичными сроками размножения леща в исходном ареале и возможные перепады уровня воды, сопровождающиеся частичным обсыханием нерестилищ). Ограничения в сроках нереста и относительно небольшая площадь потенциальных нерестилищ способствуют появлению гибридов леща и плотвы, доля которых в водохранилище возросла с 2 до 4 %. Степень заражённости леща внутривисцеральными паразитами в Верхне-Выйском водохранилище фактически остается постоянной – около 10–11 % и может рассматриваться как фактор, сдерживающий рост численности леща в водоёме. Доля самцов в уловах составляет 45,7 %, самок – 54,3 %. Половая зрелость леща Верхне-Выйского водохранилища наступает в возрасте 4–5 лет, что соответствует срокам наступления половой зрелости леща в большинстве других популяций Урала.

Щука. Ранее в контрольных уловах на водохранилище в 1989 и 2005 гг. щука не встречалась, что может свидетельствовать о низкой численности популяции этого вида в данном водоёме в прошлом. В выборке 2012 г. присутствовало значительное количество рыб младших возрастных групп (51,5 %), что указывает на возможность увеличения численности этого вида в ближайшие годы (табл. 5).

Таблица 5

Средние размеры щуки разных возрастных групп
в Верхне-Выйском водохранилище (объединённая выборка, 2012 г.)

Возраст, лет	Длина, мм		Масса, г		Встречаемость в контрольных уловах	
	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	Среднее значение и ошибка среднего	Пределы варьирования	шт.	%
1+	193,0 ± 6,8	172–232	55,0 ± 6,0	40–91	8	24,2
2+	217,3 ± 3,1	182–297	83,1 ± 16,4	45–191	9	27,3
4+	349,5 ± 13,2	296–413	351,0 ± 39,5	235–555	8	24,2
5+	372,7 ± 9,9	337–411	435,6 ± 30,6	353–581	7	21,2
6+	464,0	–	897,0	–	1	3,0

Запасы кормовой базы (плотвы и окуня) не лимитируют увеличения численности популяции. Возрастной состав выборки щуки отличается небольшим количеством возрастных групп,

характеризуется примерно одинаковой встречаемостью молодых рыб и отсутствием особей старшего возраста. Отсутствие в улове рыб в возрасте 3+ лет, скорее всего, носит случайный характер, но может быть связано с неблагоприятными условиями воспроизводства щуки этой генерации при раннем сбросе воды и обсыхании нерестилищ после весеннего паводка. В процессе роста у щуки, как и у других хищных видов рыб, сначала происходит быстрое увеличение длины тела и только затем начинает заметно увеличиваться масса тела. В целом щука из Верхне-Выйского водохранилища характеризуется низким темпом роста, несмотря на обилие кормовых объектов. Причиной этого может быть снижение эффективности пищеварения и усвоения пищи в условиях недостаточного прогрева воды в течение большей части года. Отставание в росте щуки из Верхне-Выйского водохранилища от рыб из других уральских водоёмов горного типа (Кальинское и Колонгинское водохранилище) прослеживается в большинстве возрастных групп. Самцы щуки в водохранилище созревают на 3–4 году жизни, самки – на 5 году. В общей выборке соотношение полов было примерно равным (50 % : 50 %).

Ёрш. Неожиданно низкой оказалась встречаемость ерша в контрольных уловах на Верхне-Выйском водохранилище. В озёрах и водохранилищах ёрш обычно по численности уступает только окуню. Ёрш из Верхне-Выйского водохранилища характеризуется высокими значениями линейного и весового роста. Среднее значение АИП самок ерша составила 17 529 шт. икринок. Средняя масса тела самок с икрой равнялась 56 г. Высокие репродуктивные возможности ерша могут обеспечить быстрый рост численности вида, т. к. в основных местах его обитания – глубокие участки, песчаные и каменистые откосы и свалы без растительности – плотность хищников низкая. В период нереста других видов рыб ёрш способен выедать икру на нерестилищах, снижая тем самым эффективность их естественного воспроизводства. При высокой численности ёрш может являться важным кормовым объектом для хищников, главным образом щуки.

Заключение

Таким образом, на основе анализа контрольных уловов рыбы в Верхне-Выйском водохранилище в разные годы его существования установлено, что за последние 20 лет относительно изолированного обитания в горном водоёме состав ихтиологического комплекса водохранилища претерпел существенные изменения. Показано, что формирование новых специфических условий обитания рыб в водохранилище при зарегулировании р. Выя привело к исчезновению из состава сообщества рыб типичных аборигенных речных видов – пескаря, ельца сибирского, гольца сибирского, налима и подкаменщика. Гидрологические и морфометрические особенности Верхне-Выйского водохранилища способствовали трансформации биотопического разнообразия и созданию благоприятных условий обитания для эврибионтных и лимнофильных видов рыб. Видовой состав ихтиофауны Верхне-Выйского водохранилища насчитывает всего 5 видов, относящихся к 3 семействам. Установлено, что в настоящее время основную часть населения рыб Верхне-Выйского водохранилища составляют аборигенные виды – плотва и речной окунь, на долю которых в контрольных уловах приходится 70 %. Прослежен процесс развития типичного для слабопроточных пресных водных экосистем Урала плотвично-окунёвого сообщества рыб. На основании хронологического анализа изменений ихтиологического комплекса водохранилища, включающего реофильные, лимнофильные и эврибионтные виды, можно заключить, что трансформация рыбного сообщества в условиях Верхне-Выйского водохранилища, расположенного на горном ландшафте, протекает с низкой скоростью. В сообществе продолжает увеличиваться популяция щуки, кормовая обеспеченность которой очень высока за счет обилия плотвы и окуня. Роль ерша в ихтиоценозе водохранилища в настоящий момент мала, но в перспективе может увеличиться в связи с высокой плодовитостью вида. Рост численности ельца – интродуцированного вида, натурализовавшегося в водохранилище, лимитируется низкой обеспеченностью кормовыми ресурсами, в первую очередь запасами макрозообентоса. Интродукция сивых рыб, карпа, белого амура в местный ихтиоценоз не дала положительных результатов.

Наличие в водохранилище прогреваемых мелководных зон с водной растительностью обеспечивает воспроизводство и нагул молоди всех видов рыб, отмеченных в контрольных уловах. Показано, что популяции видов рыб, за исключением плотвы и речного окуня, представлены в основном молодыми, впервые созревающими особями. Возрастная структура упрощена, встречаемость в контрольных уловах рыб старших возрастов низкая. По сравнению с данными

прошлых лет (1989 и 2005 гг.) темп роста плотвы, окуня и леща увеличился. Отмечена достаточно высокая плодовитость плотвы, речного окуня и ерша. Тем не менее показатели роста рыб Верхне-Выйского водохранилища в целом ниже, чем у рыб тех же возрастных групп из других водоёмов Урала со сходными экологическими условиями. Основными причинами замедленного роста рыб, можно полагать, являются слабая прогреваемость основной части водной массы водохранилища и низкие показатели развития кормовых организмов зоопланктона и зообентоса. Кроме этого, к неблагоприятным факторам, способствующим снижению численности популяций рыб, следует отнести активный скат рыб во время сработки уровня водохранилища в период паводков. Отмечено снижение степени заражённости плотвы внутривисцеральными ленточными паразитами, у леща этот показатель остается постоянным и может рассматриваться как причина, замедляющая рост численности данного вида в водоёме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Савкин В. М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания / В. М. Савкин // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 109–121.
2. Мина М. В. Микроэволюция рыб / М. В. Мина. М.: Наука, 1986. 207 с.
3. Никольский Г. В. Экология рыб / Г. В. Никольский. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.
4. Решетников Ю. С. Изменчивость рыб и экологическое прогнозирование / Ю. С. Решетников // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 5–11.
5. Решетников Ю. С. Идеи Г. В. Никольского о фаунистических комплексах и их современное развитие / Ю. С. Решетников // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 75–95.
6. Пидгайко М. Л. Краткая биолого-продукционная характеристика водоёмов Северо-Запада СССР / М. Л. Пидгайко, Б. М. Александров, Ц. И. Иоффе, Л. П. Максимова, В. В. Петров, Е. Б. Саватеева, А. А. Салазкин // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
7. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб / И. Ф. Правдин. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
8. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 1998. 220 с.
9. Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г. В. Никольский. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 184 с.
10. Бабуева Р. В. Современное состояние ихтиофауны Новосибирского водохранилища / Р. В. Бабуева // Проблемы устойчивого развития Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск: Наука, 2005. С. 126–128.
11. Вышегородцев А. А. Некоторые особенности формирования ихтиофауны Красноярского водохранилища / А. А. Вышегородцев // Вестн. Краснояр. гос. ун-та. 2003. № 5. С. 77–83.
12. Романов В. И. Особенности формирования ихтиофауны заполярного Хантайского водохранилища / В. И. Романов, О. Г. Карманова // Сибир. эколог. журнал. 2004. № 4. С. 513–520.
13. Терещенко В. Г. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования / В. Г. Терещенко, О. В. Трифонова, Л. И. Терещенко // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 619–631.
14. Евграфов А. А. Современное состояние ихтиоценоза Саяно-Шушенского водохранилища / А. А. Евграфов // Исследовано в России. 2006. № 23. С. 227–235 // URL: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/023.pdf> (дата обращения: 15.12.2013).
15. Попов П. А. К прогнозу формирования ихтиоценоза Эвенкийского водохранилища / П. А. Попов // Мир науки, культуры, образования. 2009. № 3 (15). С. 18–25.
16. Фенева И. Ю. Моделирование инвазионных процессов в условиях эксплуатационной конкуренции / И. Ю. Фенева, С. В. Будаев // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: материалы рос.-америк. симпоз. по инвазийным видам (Борок, 27–31 августа 2001 г.). Борок, 2003. С. 35–48.
17. Шакирова Ф. М. Современное состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища и факторы, влияющие на её изменения / Ф. М. Шакирова // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера: материалы XXVIII Междунар. конф. (5–8 октября 2009 г.). Петрозаводск, 2009. С. 622–625.
18. Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озёр Северо-Запада СССР / Л. А. Жаков. М.: Наука, 1984. 143 с.

Статья поступила в редакцию 6.11.2014

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Баранов Вадим Юрьевич – Россия, 620144, Екатеринбург; Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук; канд. биол. наук; научный сотрудник лаборатории популяционной экологии; vadimb4@yandex.ru.

Лугасков Александр Викторович – Россия, 620144, Екатеринбург; Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории популяционной экологии; avl@ipae.uran.ru.



V. Yu. Baranov, A. V. Lugaskov

FORMATION OF THE MODERN ICHTHYOLOGICAL COMPLEX
IN THE ECOSYSTEM OF VERKHNE-VYISKOE MOUNTAIN RESERVOIR
IN THE MIDDLE URALS

Abstract. The paper reports on the results of the analysis of the control of fish catches in the Verkhne-Vyiskoe reservoir in the various years of its existence. It is stated that the composition of the ichthyological complex has significantly changed during the last 20 years. However, the rate of fish population transformation is low in conditions of Verkhne-Vyiskoe reservoir, situated in the mountain landscape. Species composition of the reservoir accounts for 5 species. Typical aboriginal river species have disappeared. Hydrological and morphometric peculiarities of the reservoir have promoted to alteration of the biotope diversity and creation of favorable conditions for eurybiont and limnophilous fish species (roach, perch and bream). Pike population proceeds growing as its food supply is good due to the abundance of roach and perch. The role of ruff is now small, but in the perspective it may be increased due to high fertility of the species. For the bream, an introduced and naturalized species, its increase in number is limited by food shortage – firstly by shortage of macrozoobenthos stock. Short information on the biology and ecology of some fish species is given.

Key words: ichthyological complex, dynamics in the composition and structure of fish community, reservoir, biology and ecology of fish populations.

REFERENCES

1. Savkin V. M. Vodokhranilishcha Sibiri, vodno-ekologicheskie i vodno-khoziaistvennye posledstviia ikh sozdaniia [Reservoirs of Siberia, aquatic ecological and aquatic economic consequences of their development]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2000, no. 2, pp. 109–121.
2. Mina M. V. *Mikroevoliutsiia ryb* [Fish microevolution]. Moscow, Nauka Publ., 1986. 207 p.
3. Nikol'skii G. V. *Ekologïa ryb* [Fish ecology]. Moscow, Vysshaia shkola Publ., 1974. 367 p.
4. Reshetnikov Iu. S. *Izmenchivost' ryb i ekologicheskoe prognozirovanie* [Fish variability and ecological forecasting]. *Izmenchivost' ryb presnovodnykh ekosistem. Moscow, Nauka Publ., 1979. P. 5–11.*
5. Reshetnikov Iu. S. Idei G. V. Nikol'skogo o faunisticheskikh kompleksakh i ikh sovremennoe razvitie [G. V. Nickolskiy's considerations on fauna complexes and their present development]. *Sovremennye problemy ikhtiologii*. Moscow, Nauka Publ., 1981. P. 75–95.
6. Pidgaiko M. L., Aleksandrov B. M., Ioffe Ts. I., Maksimova L. P., Petrov V. V., Savateeva E. B., Salazkin A. A. *Kratkaia biologo-produktsionnaia kharakteristika vodoemov Severo-Zapada SSSR* [Brief biological productive characteristic of the water reservoirs in the Northern-Western part in the USSR]. *Izvestiia GosNIORKh*, 1968, vol. 67, pp. 205–228.
7. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb* [Guidelines on fish studies]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1966. 376 p.
8. *Annotirovannyi katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii* [Referenced catalogue of round-mouth fishes and fishes in the continental waters in Russia]. Pod redaktsiei Iu. S. Reshetnikova. Moscow, Nauka Publ., 1998. 220 p.
9. Nikol'skii G. V. *Struktura vida i zakonomernosti izmenchivosti ryb* [Species composition and peculiarities of fish variability]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1980. 184 p.
10. Babueva R. V. *Sovremennoe sostoianie ikhtiofauny Novosibirskogo vodokhranilishcha* [Present state of ichthyofauna of the Novosibirsk water reservoir]. *Problemy ustoychivogo razvitiia Ob'-Irtyskogo basseina*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. P. 126–128.

11. Vyshegorodtsev A. A. Nekotorye osobennosti formirovaniia ikhtiofauny Krasnoiar'skogo vodokhranilishcha [Some peculiarities of ichthyofauna formation of the Krasnoyarsk reservoir]. *Vestnik Krasnoiar'skogo gosudarstvennogo universiteta*, 2003, no. 5, pp. 77–83.

12. Romanov V. I., Karmanova O. G. Osobennosti formirovaniia ikhtiofauny zapoliarnogo Khantaiskogo vodokhranilishcha [Peculiarities of ichthyofauna formation in the transpolar Khantaisk water reservoir]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2004, no. 4, pp. 513–520.

13. Tereshchenko V. G., Trifonova O. V., Tereshchenko L. I. Formirovanie struktury rybnogo naseleniia vodokhranilishcha pri introduktsii novykh vidov ryb s pervykh let ego sushchestvovaniia [Formation of fish population composition in the water reservoir while introducing new fish species since the first years of its existence]. *Voprosy ikhtiologii*, 2004, vol. 44, iss. 5, pp. 619–631.

14. Evgrafov A. A. *Sovremennoe sostoianie ikhtiotsenoza Saiano-Shushenskogo vodokhranilishcha* [Present state of ichthyocenosis in the Sayano-Shushensk water reservoir]. Issledovano v Rossii, 2006, no. 23, pp. 227–235. Available at: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2006/023.pdf> (accessed: 15.12.2013).

15. Popov P. A. K prognozu formirovaniia ikhtiotsenoza Evenkiiskogo vodokhranilishcha [To the forecasting of the ichthyocenosis formation in the Evenki water reservoir]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniia*, 2009, no. 3 (15), pp. 18–25.

16. Feneva I. Iu., Budaev S. V. Modelirovanie invazionnykh protsessov v usloviakh ekspluatatsionnoi konkurentsii Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike [Modeling of the invasive processes in conditions of exploitation competition. Invasions of alien species in Holarctic]. *Materialy rossiisko-amerikanskogo simpoziuma po invaziinym vidam (Borok, 27–31 avgusta 2001 g.)*. Borok, 2003. P. 35–48.

17. Shakirova F. M. *Sovremennoe sostoianie ikhtiofauny Kuibyshevskogo vodokhranilishcha i faktory, vliiaushchie na ee izmeneniia* Biologicheskie resursy Belogo moria i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa [Present state of ichthyofauna of Kuibyshev water reservoir and factors influencing its changes. Biological resources of the White Sea and inner water reservoirs of the European North]. *Materialy XXVIII Mezhdunarodnoi konferentsii (5–8 oktiabria 2009 g.)*. Petrozavodsk, 2009. P. 622–625.

18. Zhakov L. A. *Formirovanie i struktura rybnogo naseleniia ozer Severo-Zapada SSSR* [Formation and composition of fish population in the Lakes of the North-West of USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 143 p.

The article submitted to the editors 6.11.2014

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Baranov Vadim Yurievich – Russia, 620144, Ekaterinburg; Institute of Plant and Animal Ecology of Russian Academy of Sciences, Ural Branch; Candidate of Biology; Research Scientist of the Laboratory of Population Ecology; vadimb4@yandex.ru.

Lugaskov Alexander Victorovich – Russia, 620144, Ekaterinburg; Institute of Plant and Animal Ecology of Russian Academy of Sciences, Ural Branch; Research Scientist of the Laboratory of Population Ecology; avl@ipae.uran.ru.

