

ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

УДК 597.08.574.5

**РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА ВЕРХНЕГО ДОНА.
II. ФАКТОРЫ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ В РАЗЛИЧНЫХ ОРОГРАФИЧЕСКИХ
РАЙОНАХ**

© 2014 г. В. П. Иванчев, Е. Ю. Иванчева, В. С. Сарычев*, В. Г. Терещенко**

Окский государственный природный биосферный заповедник, пос. Брыкин Бор,
Рязанская обл., 391072

*Заповедник «Галичья Гора» Воронежского государственного университета,
с. Донское, Липецкая обл., 399240

**Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, Некоузский район,
Ярославская обл., 152742
E-mail: ivanchev.obz@mail.ru

Поступила в редакцию 27.11.2012 г.

Окончательный вариант получен 27.06.2013 г.

Проведен анализ особенностей распределения рыбного населения малых рек Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнины под воздействием различных факторов среды. На формирование рыбного населения малой реки на Среднерусской возвышенности в различной степени значимое воздействие оказывают все рассматриваемые при анализе факторы (скорость течения, характер грунта, ширина русла и др.), кроме ширины поймы. Наибольшее значение имеют скорость течения и характер грунта. На Окско-Донской равнине для формирования рыбного населения малой реки значимы все факторы, включая ширину поймы.

Ключевые слова: рыбное население, доля в населении, бассейн, верхний Дон, малые реки.

Настоящая статья представляет собой вторую часть работы, опубликованной ранее (Иванчев и др., 2014). В ней продолжен анализ ихтиофауны и факторов, определяющих видовую структуру рыбного населения малых рек бассейна верхнего Дона. Представлены данные по двум орографическим районам — Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнине, в которых гидрологические и физико-географические условия значительно различаются.

**Основные факторы, влияющие
на видовую структуру рыбного населения
малых рек**

Среднерусской возвышенности

На 39 станциях 14 обследованных рек, протекающих по Среднерусской возвышенности, обнаружено 30 видов рыб. Из со-

става ихтиофауны малых рек бассейна верхнего Дона здесь не найдены четыре вида: лещ *Abramis brama*, густера *Blicca bjoerkna*, линь *Tinca tinca* и налим *Lota lota*. Два из них относятся к длинноцикловым фиитофилам. Малые реки Среднерусской возвышенности не имеют развитых пойм, вследствие чего воспроизводство этих видов оказывается затрудненным. Налим — холодноводная рыба, избегающая южных рек (Никольский, 1971), в наших уловах он встречался лишь в реках равнины, имеющих глубины до 2 м или омуты, где вода прогревается меньше, чем на мелководье.

Рассмотрим сходство видовой структуры уловов рыб станций малых рек Среднерусской возвышенности и проанализируем ихтиофауну и физико-гидрологические параметры рек, входящих в один кластер (рис. 1, 2).

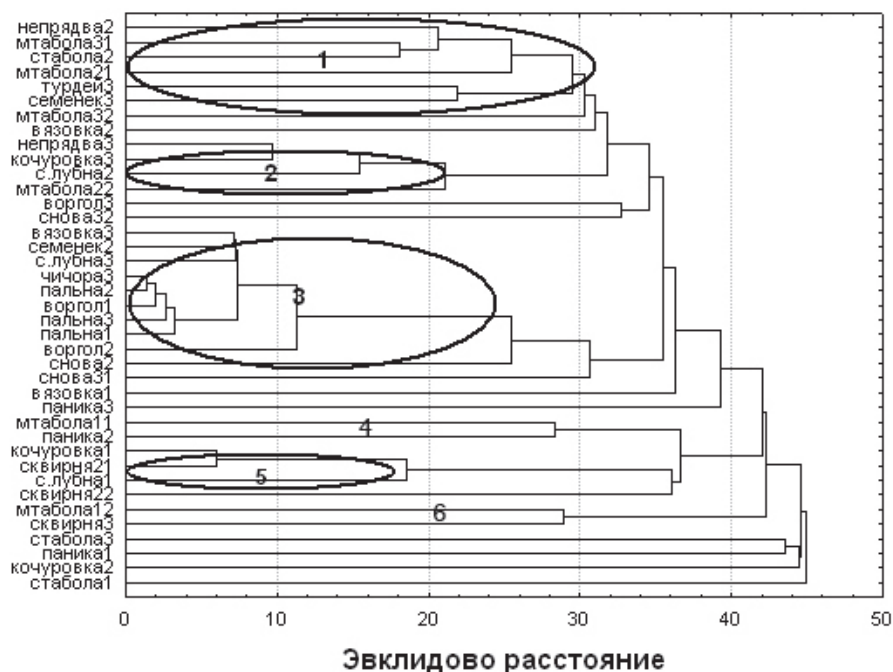


Рис. 1. Дендрограмма сходства видовой структуры уловов рыб на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона (метод ближайшего соседа); 1 – 6 – кластеры.

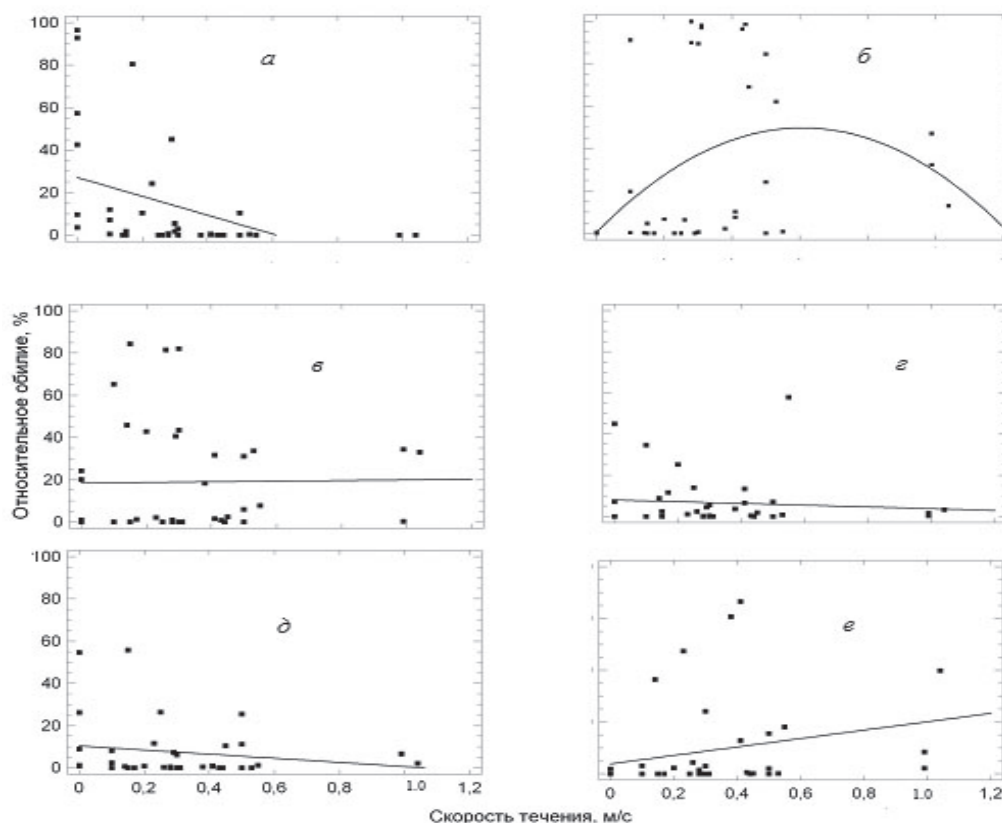


Рис. 2. Связь относительного обилия верховки (а), обыкновенного голяня (б), горчака (в), донского пескаря (г), плотвы (д) и уклейки (е) на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона со скоростью течения.

Основу уловов на всех станциях первого кластера составляют уклейка и обыкновенный горчак. Кроме них в доминирующие комплексы этих станций входят реофильные виды: донской пескарь *Gobio brevicirris*, обыкновенный елец, обыкновенный голянь и голавль. Станции этого кластера характеризуются умеренными скоростями течения ($0,1\text{--}0,4$ м/с), наличием макрофитов, каменистым или заиленным каменистым грунтом. Ширина русла, как правило, более 10 м. Только на станции среднего течения р. Мокрая Табола, расположенной ниже плотины, в доминирующий комплекс кроме реофильных видов рыб и короткоциклового лимнофила, обыкновенного горчака, входят лимнофильные длиннотелые виды — обыкновенная щука и плотва.

На станциях рек, объединяющихся во второй кластер, присутствует супердоминант обыкновенный горчак (табл. 1). Они характеризуются наличием омутов, а станция среднего течения р. Сухая Лубна представляет собой пруд перед плотиной с умеренной и низкой скоростью ($0,1\text{--}0,3$ м/с) течения, наличием макрофитов, плотным каменистым или песчаным грунтом.

Станции наиболее обширного третьего кластера характеризуются присутствием супердоминанта обыкновенного голяня (табл. 1). На них отмечена умеренная или высокая скорость течения ($0,3\text{--}1,0$ м/с), каменистый грунт. Может присутствовать растительность.

В четвертом кластере в уловах доминируют верховка и обыкновенный горчак (табл. 1). Обе станции представляют собой бочаги с протоками, имеющие низкую скорость течения, растительность, илистое дно.

Пятый кластер объединяет станции, в уловах которых супердоминант — верховка (табл. 1). Они характеризуются низкими скоростями течения ($0\text{--}0,2$ м/с), песчаным заиленным или каменистым заиленным грунтом, присутствием растительности.

Шестой кластер объединяет две станции, характеризующиеся присутствием в

уловах супердоминанта плотвы и доминанта речного окуня (табл. 1). Скорость течения здесь низкая, дно сильно заиленное, макрофиты присутствуют.

Из станций, не вошедших ни в один кластер, только в низовье р. Воргол, среднем течении р. Сквирня, верхнем и нижнем участках р. Сухая Табола в уловах присутствовал супердоминант обыкновенный голянь, доминанты верховка, донской пескарь или речной окунь (табл. 1). На остальных станциях, как правило, в уловах доминировали три вида в различных сочетаниях из следующего списка: уклейка, серебряный карась, донской пескарь, верховка, обыкновенный елец, обыкновенный голянь, обыкновенный горчак, плотва. Однако их соотношение в уловах было иным, нежели в выделенных кластерах.

Таким образом, на исследованных станциях малых рек Среднерусской возвышенности в уловах отмечены супердоминанты верховка, обыкновенный голянь, обыкновенный горчак, донской пескарь, плотва и речной окунь. Кроме того, основу уловов в обширном первом кластере и в станции верхнего участка р. Вязовка составляет уклейка. Поэтому для выявления условий среды, влияющих на формирование видовой структуры рыбного населения малых рек данного региона, рассмотрим связь относительного обилия данных видов с параметрами водотока.

К одному из ведущих экологических факторов, оказывающих как прямое, так и опосредованное воздействие на ихтиофауну рек, относится скорость течения (Никольский, 1974; Павлов, 1979). Для станций малых рек Среднерусской возвышенности отмечена достоверная связь (при уровне значимости $p < 0,05$) относительного обилия в уловах верховки, обыкновенного голяня, речного окуня и уклейки со скоростью течения реки (табл. 2, рис. 2). Обыкновенный голянь был супердоминантом в уловах при скоростях течения $0,3\text{--}0,5$ м/с, а обыкновенный горчак — $0,1\text{--}0,3$ м/с.

Характер грунта станции — интегральный параметр, отражающий экологические условия за длительный период су-

Таблица 1. Состав доминирующего комплекса в уловах на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона, % в уловах

Станция	Плотва	Уклейка	Горчак	Верховка	Гольян	Обыкновенный елец	Донской пескарь	Серебряный карась	Окунь	Голавль	Щука	Усатый голец
4.2.1*	11	15	31							20	10	
4.3.1		24	43									
4.3.2		13	32			21	13					
5.2		40	33		13							
8.3		67			10							
12.2		36	46									
13.3		61	18									
3.3			82									
4.2.2			65	12								
5.3			82									
11.2			84								13	
4.1.1			20	43					10		16	
7.2			41	45								
4.1.2	55		24						13			
9.3	56								26			
3.1				96								
9.2.1				93								
11.1				80			12					
1.1					100							
1.2					85							15
2.3					90							
6.1					97							
6.2					98							
6.3					96							
8.2					89							
10.2	10				69	11						
10.3.1					47	30						

Таблица 1. Окончание

Станция	Плотва	Уклейка	Горчак	Верховка	Гольян	Обыкновенный елец	Донской пескарь	Серебряный карась	Окунь	Голавль	Щука	Усатый голец
1.3			34		62							
2.1	12	47		24								
2.2			43	10			25					
3.2					20	31	35					
7.1							45	34				
7.3	25			10	24				11			
9.2.2	26			57								
10.3.2			34		32							
12.1	26						14		56			
12.3		18					58					

Примечание. Здесь и в табл. 3: * первая цифра — номер реки в табл. 2; цифра после точки — участок реки: 1 — верхний, 2 — средний, 3 — нижний; цифра после второй точки — номер станции на соответствующем участке.

ществования участка. С характером грунта отмечена достоверная связь относительного обилия в уловах верховки, обыкновенного гольяна, речного окуня и уклейки. Чаще всего супердоминант в уловах (верховка, обыкновенный гольян, обыкновенный горчак, уклейка или донской пескарь) встречается на станциях при каменистом с илом или каменистом грунте (рис. 3).

Глубина водоёма может быть фактором, лимитирующим жизненное пространство рыб на нерестовых, нагульных и зимовальных биотопах (Кудерский, 1964). Для малых рек Среднерусской возвышенности с глубиной водотока отмечена только достоверная связь относительного обилия в уловах верховки (табл. 2, 3).

На примере малых рек Рязанской области ранее показано, что в формировании видовой структуры рыбного населения большое значение имеют три фактора: ширина поймы, скорость течения и степень зарастания реки макрофитами (Иванчев и др., 2011).

Однако для малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона с обилием макрофитов отмечена положительная связь у верховки и отрицательная — у уклейки (табл. 2). Связь относительного обилия вида доминанта с шириной поймы отсутствует. Развитая пойма служит местом нереста для фитофильных видов рыб и нагула их молоди. Но на Среднерусской возвышенности ширина поймы не превышает 250 м, а в силу маловодности рек бассейна верхнего Дона период функционирования их пойм краткий. Возможно, этим и обусловлено отсутствие связи относительного обилия доминирующих видов с шириной поймы. Вместе с тем для интегральных характеристик видовой структуры уловов рыб на станции при уровне значимости $p < 0,05$ наблюдается отрицательная связь индекса разнообразия и положительная — индекса доминирования с шириной поймы (показатели корреляции равны соответственно -0,29 и 0,35), а также числа видов с шириной русла (0,36) (табл. 3).

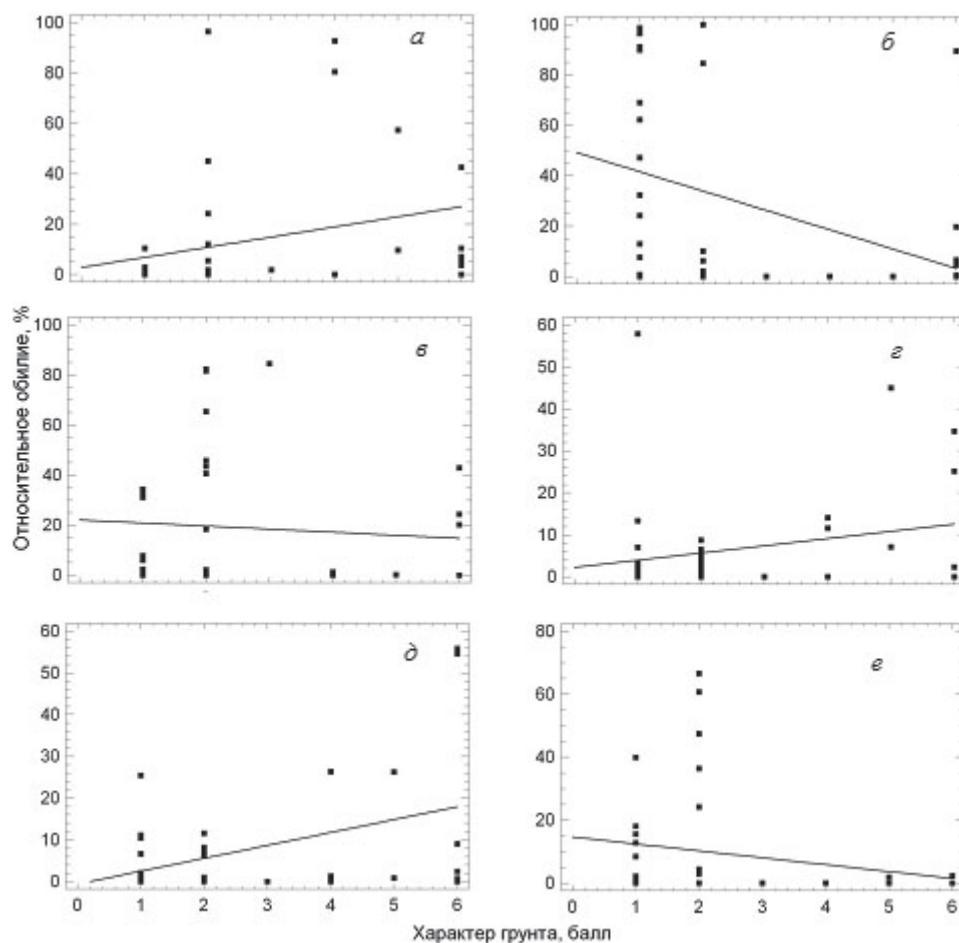


Рис. 3. Связь относительного обилия верховки (а), обыкновенного голяня (б), горчака (в), донского пескарёка (г), плотвы (д) и уклейки (е) на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона с характером грунта на станции: 1 — каменистый, 2 — каменистый с илом, 3 — песчаный, 4 — песчаный с илом, 5 — глинистый с илом, 6 — сильно заиленный.

Таблица 2. Связь относительного обилия доминирующих видов на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона с параметрами водотока (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $p < 0,05$)

Вид	Скорость течения	Характер грунта	Глубина русла	Обилие макрофитов	Ширина	
					русла	поймы
Уклейка	0,42	-0,34	-	-0,27	0,38	-
Донской пескарёк	-	-	-	-	-	-
Верховка	-0,62	0,48	0,44	0,34	-	-
Обыкновенный голянь	0,52	-0,52	-	-	-	-
Горчак	-	-	-	-	-	-
Плотва	-	-	-	-	-	-
Речной окунь	-0,32	0,34	-	-	-	-

Таблица 3. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона с параметрами водотока (показатель корреляции Спирмена при уровне значимости $\rho < 0,05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Характер грунта	Глубина русла	Обилие макрофитов	Ширина	
					русла	поймы
Разнообразие	-	-	-	-	-	-0,29
Видовое богатство	-	-	-	-	0,37	-
Доминирование	-	-	-	-0,28	-	0,35

Бочаг — это аккумулятор аллохтонной органики; в нем замедлено течение и отмечается увеличение глубины участка. Поэтому наличие бочага не может не сказаться на видовой структуре уловов рыб. На всех станциях с бочагом, прерывающем русло, верховка — супердоминант, хотя она может быть супердоминантом и при его отсутствии (рис. 4, а). А относительное обилие осталь-

ных видов-доминантов в малых реках выше при отсутствии бочага, нежели при его наличии (рис. 4).

В целом влияние плотины на структуру уловов рыб на станции сходно с влиянием бочага. Кроме того, за исключением донского пескаря относительное обилие доминантных видов выше плотины меньше, чем ниже ее (рис. 5).

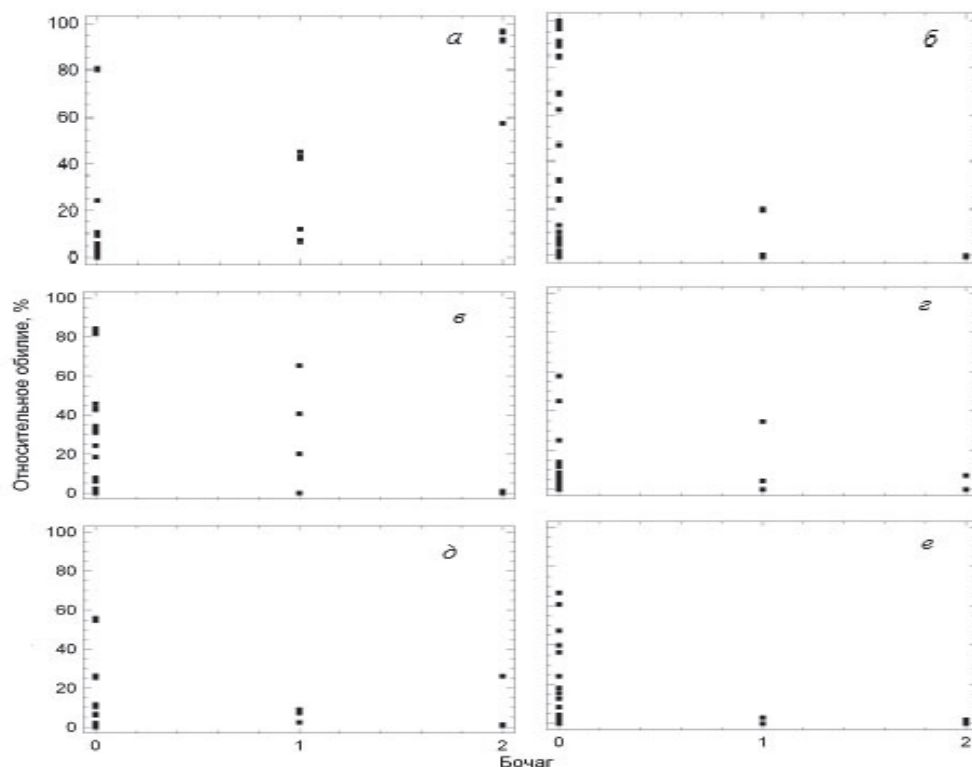


Рис. 4. Относительное обилие верховки (а), обыкновенного голяна (б), горчача (в), донского пескаря (г), плотвы (д) и уклейки (е) на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона при наличии бочага. По оси абсцисс: 0 — бочага нет, 1 — бочаг с протокой, 2 — бочаг прерывает русло.

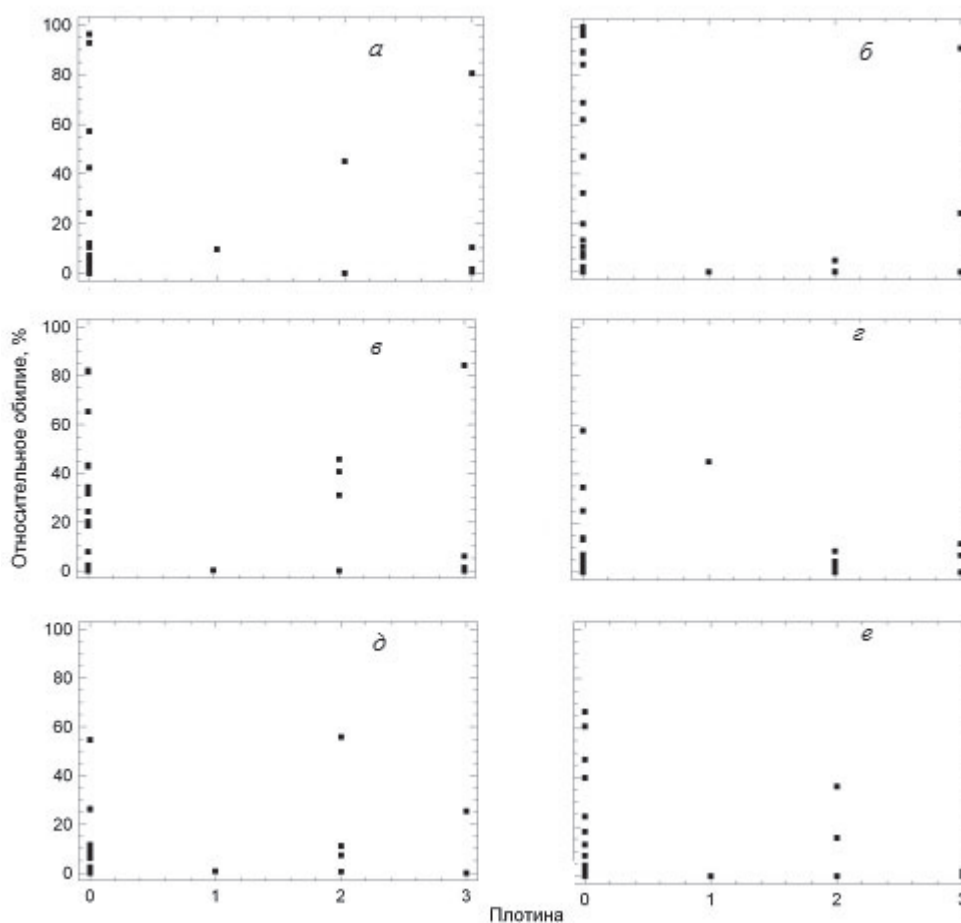


Рис. 5. Относительное обилие верховки (а), обыкновенного голяня (б), горчака (в), донского пескаря (г), плотвы (д) и уклейки (е) на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона при наличии плотины. По оси абсцисс: 0 — плотины нет, 1 — станция выше плотины, 2 — станция ниже плотины, 3 — пруд перед плотиной.

Число видов в улове, как правило, выше при отсутствии на станции малых рек Среднерусской возвышенности бочага или плотины (рис. 6). При этом разнообразие уловов ниже, чем на станциях с бочагом с протокой, но выше с бочагом, прерывающим русло, и на станциях выше и ниже плотины. Доминирование улова станций, когда бочаг прерывает русло высокое, очевидно, связано с неблагоприятным воздействием условий стоячей воды, в которых может существовать небольшое число видов возвышенности. Доминирование уловов на станциях малых рек Среднерусской возвышенности слабо зависит

от наличия плотины, за исключением станций, расположенных выше ее.

Основные факторы, влияющие на видовую структуру рыбного населения малых рек Окско-Донской равнины

На 33 станциях 12 малых рек, протекающих по Окско-Донской равнине, обнаружено 28 видов круглоротых и рыб. Из состава ихтиофауны малых рек бассейна верхнего Дона здесь не найдены шесть видов: волжский подуст *Chondrostoma variable*, обыкновенный голянь, амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, вырезуб *Rutilus frisii*

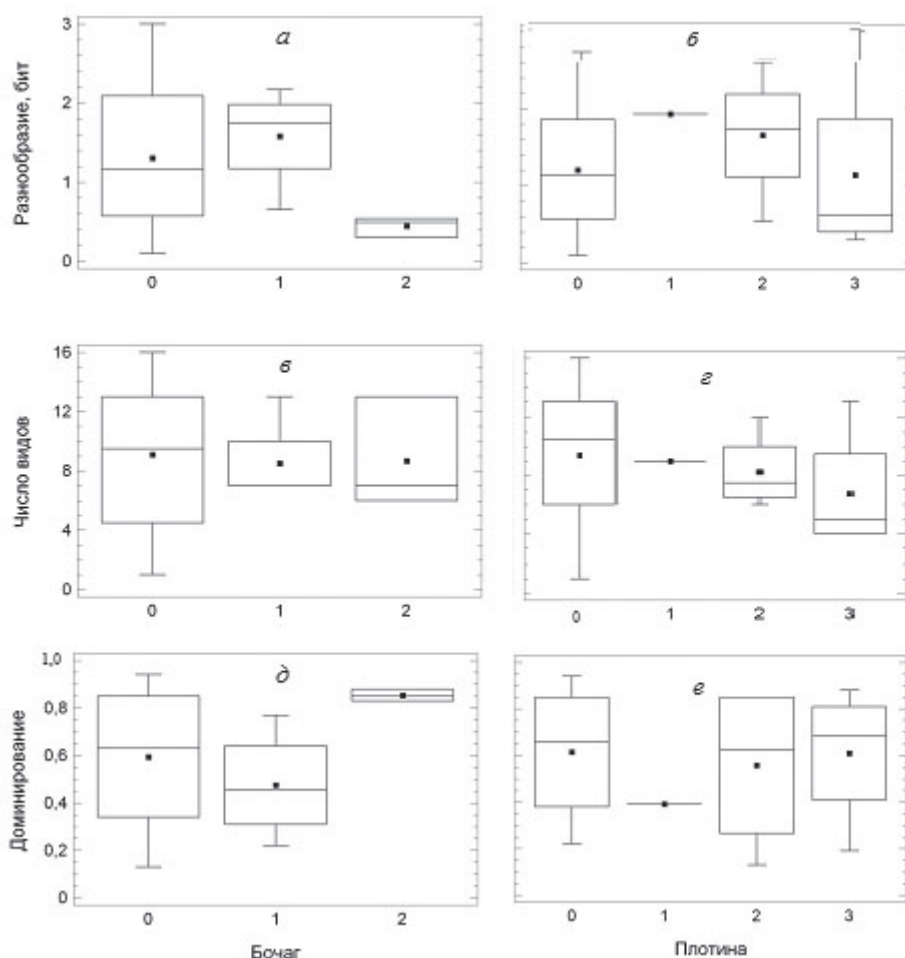


Рис. 6. Квартильные графики Бокса и Вискера интегральных характеристик видовой структуры улова на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона при наличии бочага и плотины; (•) — среднее значение интегрального индекса. По оси абсцисс — бочаг: 0 — бочага нет, 1 — бочаг с протокой, 2 — бочаг прерывает русло; плотина: 0 — плотины нет, 1 — станция выше плотины, 2 — станция ниже плотины, 3 — пруд перед плотинной.

frisii, рыбец *Vimba vimba vimba*, сибирская щиповка Гладкова *Cobitis melanoleuca gladkovi*.

Рассмотрим сходство видовой структуры уловов рыб на станциях малых рек Окско-Донской равнины и проанализируем ихтиофауну и физико-гидрологические параметры рек, входящих в один кластер (рис. 7).

Первый кластер объединяет две станции с доминантом красноперкой, кроме того, входят в доминирующий комплекс или в категорию обычных длинноцикловые фи-

тофильные виды плотва и густера. Станции характеризуются развитыми поймами (до 300 м), руслами шириной до 60 м и низкой скоростью течения.

Второй кластер объединяет станции рек, у которых в доминирующем комплексе присутствуют плотва (с относительным обилием в уловах от 38,7 до 76,5%), в меньшей степени — усатый голец, красноперка, уклейка, горчак, пескарь, елец, елец Данилевского, верховка, обыкновенная щука и язь. Плотва — наиболее распространенная рыба на Окско-

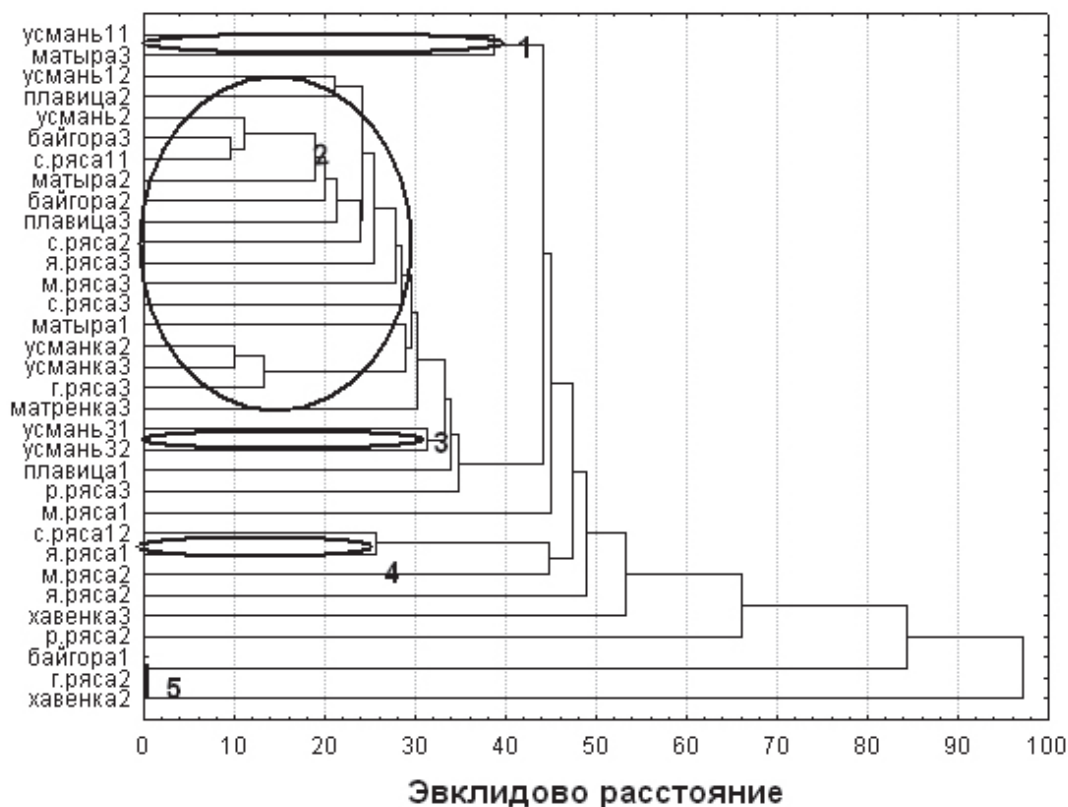


Рис. 7. Дендрограмма сходства видовой структуры уловов рыб на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона (метод ближайшего соседа); 1–5 — кластеры.

Донской равнине. Многочисленные станции, объединенные в кластере 2, несмотря на некоторые различия в физико-гидрологических показателях, вероятно, находятся в границах нормы реакции этого очень пластичного вида-убиквиста (Кулиев, Багирова 1979; Касьянов, Изюмов, 1995) и удовлетворяют его жизненным потребностям. Станции характеризуются низкими или умеренными скоростями течения (0–0,4 м/с), дно обычно заиленное, ширина русла от 4 до 20 м, размеры поймы варьируют от слабо до умеренно развитых.

Следует отметить, что все длинноцикловые фитофильные виды предпочитают нереститься на пойме. Но у плотвы, обыкновенной щуки, до некоторой степени красноперки и речного окуня годовой жизненный цикл может полностью проходить на станциях с неразвитой поймой. Однако максимальные значения относительного обилия красноперки и окуня отмечены все же на станциях с развитой поймой.

Третий кластер также объединяет станции рек с развитыми поймами. Доминанты на обеих станциях — уклейка и плотва (табл. 4). В нижнем течении р. Усмань в уловах доминанты еще красноперка и речной окунь.

На станциях четвертого кластера практически отсутствует течение, сильно заиленное дно и обилие высшей водной растительности. Здесь преобладают обыкновенный горчак и верховка (табл. 4).

Пятый кластер объединяет станции, на которых в уловах встречена только обыкновенная щука, обитающая в сильно заросших бочагах.

В малых реках Окско-Донской равнины встречаются станции с практически моновидовой структурой уловов. На зарегулированной р. Хавенка создались благоприятные условия для серебряного карася (ст. 25.2) и речного окуня (ст. 25.3). Обыкновенный елец нашёл типично реофильный биотоп

Таблица 4. Состав доминирующего комплекса в уловах на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона, % в уловах

Станция	Плотва	Уклейка	Горчак	Верховка	Красноперка	Обыкновен- ный елец	Елец Данилевского	Донской пескарь	Серебряный карась	Окунь	Голавль	Щука	Усатый голец	Язь	Густера
24.1.2*	67				15					10			10		
20.2	77														
24.2	49	35													
15.3	45	36													
22.1.1	50	30													
18.2	39	31	16												
15.2	63	19													
20.3	54	12			10			11							11
22.2	47	13				17		15							
26.3	50							21					14		
19.3	39					21							16		
22.3	56		23												
18.1	49			15			20								
23.2	65			35											
23.3	59			31											
16.3	73							25							
17.3	45											17		19	
24.3.1	12	58									11				
24.3.2	19	38				19									
22.1.2			47		32					10					
26.1	26		48		25										
15.1													100		
16.2													100		
18.3	22		15												10
19.1	50									50					
19.2			37							10			27		
20.1	56											37			
21.2						81									
21.3	18	13				21		21			18				
24.1.1			20			63									
25.2										91					
25.3											76				
26.2			23	75											

на слабо заросшем макрофитами среднем течении р. Раковая Ряса (ст. 21.2) с умеренной скоростью течения и песчаным грунтом.

В качестве синергетического действия факторов следует отметить, что часто на станциях, где в уловах доминирует обыкновенная щука, имеется бочаг, заросший более чем на 30% высшей водной растительностью.

Видовую структуру рыбного населения рек, не вошедших в кластеры, определяют, за исключением верховки, те же виды, что и в кластерах. Однако их соотношение в уловах иное, нежели на станциях, вошедших в кластеры. В уловах на ряде станций заметную роль играют также густера, усатый голец, обыкновенный елец, голавль, серебряный карась и речной окунь.

Таким образом, на исследованных станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона в уловах отмечены супердоминанты восьми видов: уклей-

ка, серебряный карась, обыкновенный елец, обыкновенный горчак, плотва, красноперка, обыкновенная щука и речной окунь. Кроме того, более 30% улова ряда станций составляла верховка (табл. 4). Поэтому для выявления условий среды, влияющих на формирование видовой структуры рыбного населения малых рек данного региона, рассмотрим связь относительного обилия этих видов с параметрами водотока: скоростью течения, характером грунта, глубиной и шириной русла, обилием макрофитов и шириной поймы. Для станций малых рек Окско-Донской равнины отмечена достоверная связь (при уровне значимости $p < 0,05$) скорости течения реки с относительным обилием в уловах лишь одного вида — уклейки (табл. 5, 6), а супердоминантом она была при скорости течения 0,2–0,3 м/с. Серебряный карась, горчак, красноперка, обыкновенная щука и речной окунь были супердоминантами в уловах на станциях при скорости течения

Таблица 5. Связь относительного обилия доминирующих видов на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона с параметрами водотока (при уровне значимости $p < 0,05$).

Виды	Скорость течения	Характер грунта	Глубина русла	Обилие макрофитов	Ширина	
					русла	апоймы
Уклейка	0,31	-0,33	-	-	-	-
Серебряный карась	-	-	-	0,38	0,49	-
Верховка	-	-	-	-	-	-
Обыкновенный елец	-	-0,38	-	-0,38	-0,31	-0,35
Горчак	-	-	-	-	-	-
Плотва	-	-	-	-	-	-
Красноперка	-	-	-	0,35	0,53	-
Обыкновенная щука	-	-	-	-	-	-
Речной окунь	-	-	-	-	-	-

Таблица 6. Связь интегральных индексов видовой структуры уловов на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона с параметрами водотока (при уровне значимости $p < 0,05$)

Структурные индексы	Скорость течения	Характер грунта	Глубина русла	Обилие макрофитов	Ширина	
					русла	поймы
Разнообразие	0,40	-0,56	-	-0,35	-	-
Видовое богатство	-	-0,43	-	-	0,35	-
Доминирование	-0,42	-	0,32	-	0,51	-

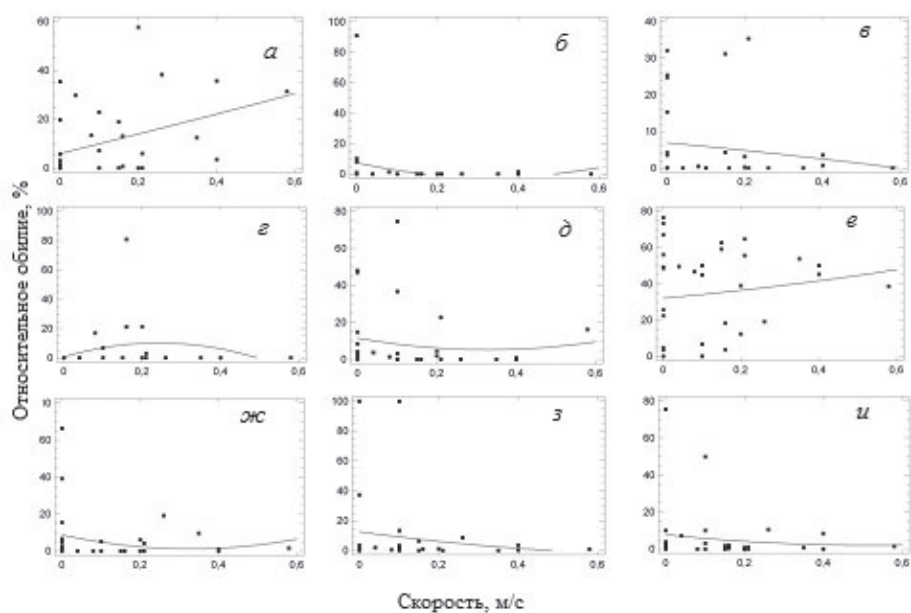


Рис. 8. Связь относительного обилия уклейки (а), серебряного карася (б), верховки (в), обыкновенного ельца (г), горчача (д), плотвы (е), красноперки (ж), обыкновенной щуки (з) и речного окуня (и) на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона со скоростью течения.

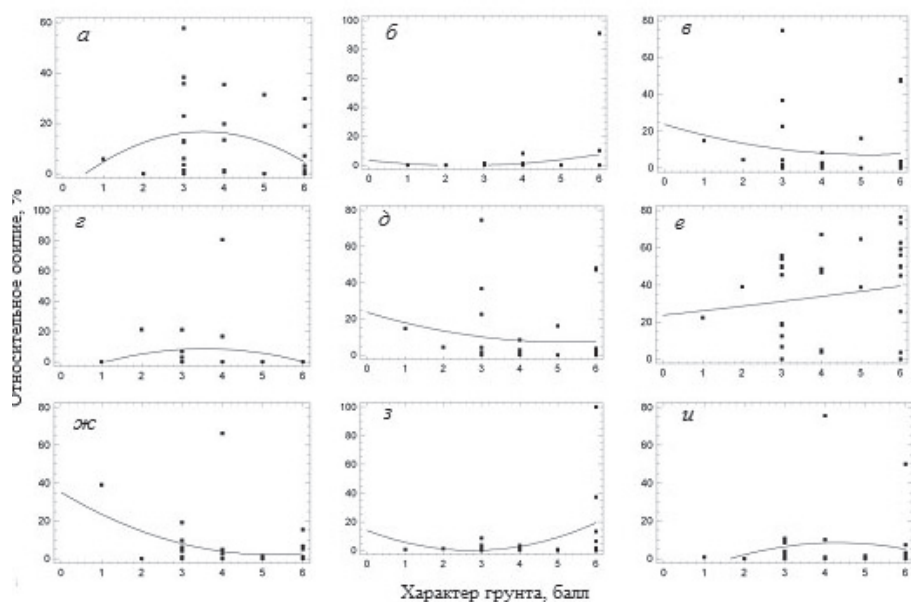


Рис. 9. Связь относительного обилия уклейки (а), серебряного карася (б), верховки (в), обыкновенного ельца (г), горчача (д), плотвы (е), красноперки (ж), обыкновенной щуки (з) и речного окуня (и) на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона с характером грунта: 1 — каменистый, 2 — каменистый с илом, 3 — песчаный, 4 — песчаный с илом, 5 — глинистый с илом, 6 — сильно заиленный.

0—0,1 м/с, елец — 0,2 м/с, а плотва на ряде станций оставалась супердоминантом до скорости течения 0,4 м/с (рис. 8).

С характером грунта отрицательно связано относительное обилие уклейки и обыкновенного ельца. При этом уклейка, верховка и обыкновенный горчак были в уловах супердоминантами на станциях с песчаным грунтом; обыкновенный елец, красноперка и обыкновенная щука — на станциях с песчаным грунтом и илом, серебряный карась — при сильно заиленном грунте, а плотва — на станциях с грунтом от песчаного до сильно заиленного (рис. 9).

С обилием макрофитов положительно связано относительное обилие в уловах красноперки и серебряного карася и отрицательно — обыкновенного ельца. При этом елец был супердоминантом в уловах на станциях с зарастанием высшей водной растительностью в 2 балла, а серебряный карась и красноперка — на сильно заросших участках (4 балла).

С шириной русла положительно связано относительное обилие серебряного карася и красноперки (табл. 5), которые были супердоминантами на станциях с шириной русла 30 м, а отрицательно — обилие обыкновенного ельца, который был супердоминантом на станциях с шириной русла 10 м. С шириной поймы отрицательно связано только относительное обилие обыкновенного ельца (табл. 5). Он был супердоминантом на станциях, у которой пойма отсутствовала.

На разнообразие улова на станции влияет скорость течения, характер грунта и обилие макрофитов, на число видов в улове — характер грунта и ширина русла, а на доминирование — скорость течения, глубина и ширина русла. Не выявлено связи ни одного интегрального структурного показателя с шириной поймы (табл. 6). Возможно, это связано, как и для малых рек Среднерусской возвышенности, со слабым ее развитием (максимальная ширина поймы на равнине составляет 500 м, но в основном не превышает 300 м).

В уловах станций малых рек Окско-Донской равнины при отсутствии бочага наблюдались супердоминанты — серебряный

карась, обыкновенный елец, плотва, красноперка и речной окунь, хотя плотва чаще была супердоминантом в уловах при наличии бочага. Обыкновенная щука была в уловах супердоминантом на станциях с бочагом с протокой и с бочагом, прерывающим русло, а уклейка — только на станциях с бочагом с протокой (рис. 10). При отсутствии бочага относительное обилие серебряного карася, обыкновенного ельца, обыкновенного горчака и красноперки было выше, чем при его наличии, а для обыкновенной щуки — ниже. За исключением серебряного карася, красноперки и речного окуня относительное обилие доминантных видов на станциях при отсутствии плотины было больше, чем при ее наличии (ниже плотины) (рис. 11). Кроме того, относительное обилие всех доминирующих видов, кроме обыкновенной щуки, на станциях выше плотины больше, чем на станциях, расположенных ниже плотины.

Число видов в улове, как правило, выше при отсутствии на станции малых рек Окско-Донской равнины бочага или плотины (рис. 12). При этом разнообразие улова выше, чем на станциях с бочагом с протокой и на станциях выше плотины. Доминирование уловов на станциях малых рек Окско-Донской равнины слабо зависит от наличия бочага с протокой и от плотины за исключением станций, расположенных выше нее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зависимости от рельефа водосборной территории малой реки бассейна верхнего Дона ведущие факторы, определяющие видовую структуру рыбного населения, различны. Для рек сильно рассечённой глубокими оврагами Среднерусской возвышенности характерны высокие уклоны, узкие поймы и высокие скорости течения, а для рек Окско-Донской равнины — пологие долины, умеренные скорости течения, неширокие, но развитые поймы. На Окско-Донской равнине образуется большее количество разнообразных биотопов, поэтому расположенные здесь станции более разнообразны по струк-

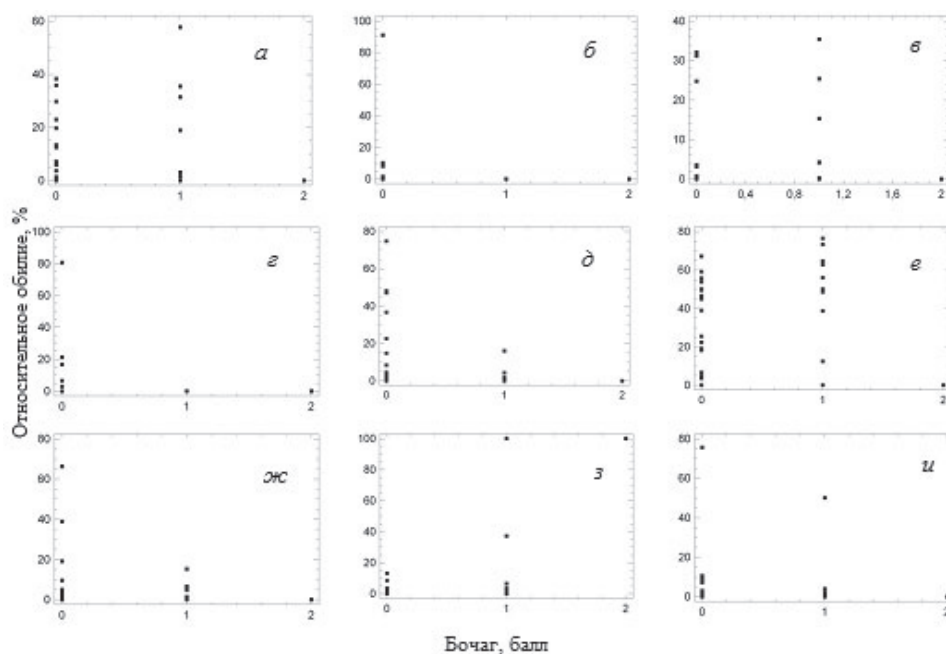


Рис. 10. Относительное обилие уклейки (*а*), серебряного карася (*б*), верховки (*в*), обыкновенного ельца (*з*), горчача (*д*), плотвы (*е*), красноперки (*ж*), обыкновенной щуки (*з*) и речного окуня (*и*) на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона при наличии бочага. По оси абсцисс: 0 — бочага нет, 1 — бочаг с протокой, 2 — бочаг прерывает русло.

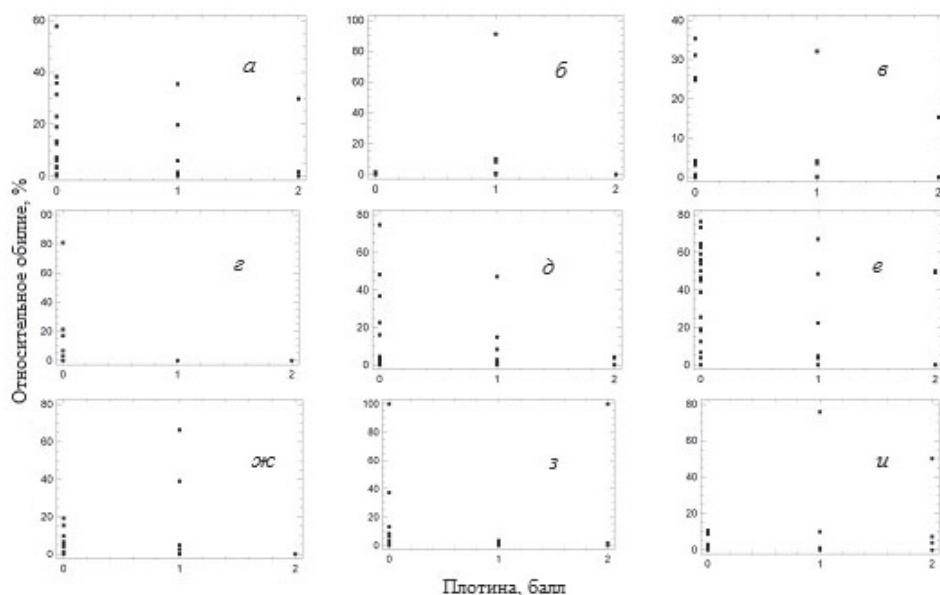


Рис. 11. Относительное обилие уклейки (*а*), серебряного карася (*б*), верховки (*в*), обыкновенного ельца (*з*), горчача (*д*), плотвы (*е*), красноперки (*ж*), обыкновенной щуки (*з*) и речного окуня (*и*) на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона при наличии плотины. По оси абсцисс: 0 — плотины нет, 1 — станция — выше плотины, 2 — станция ниже плотины.

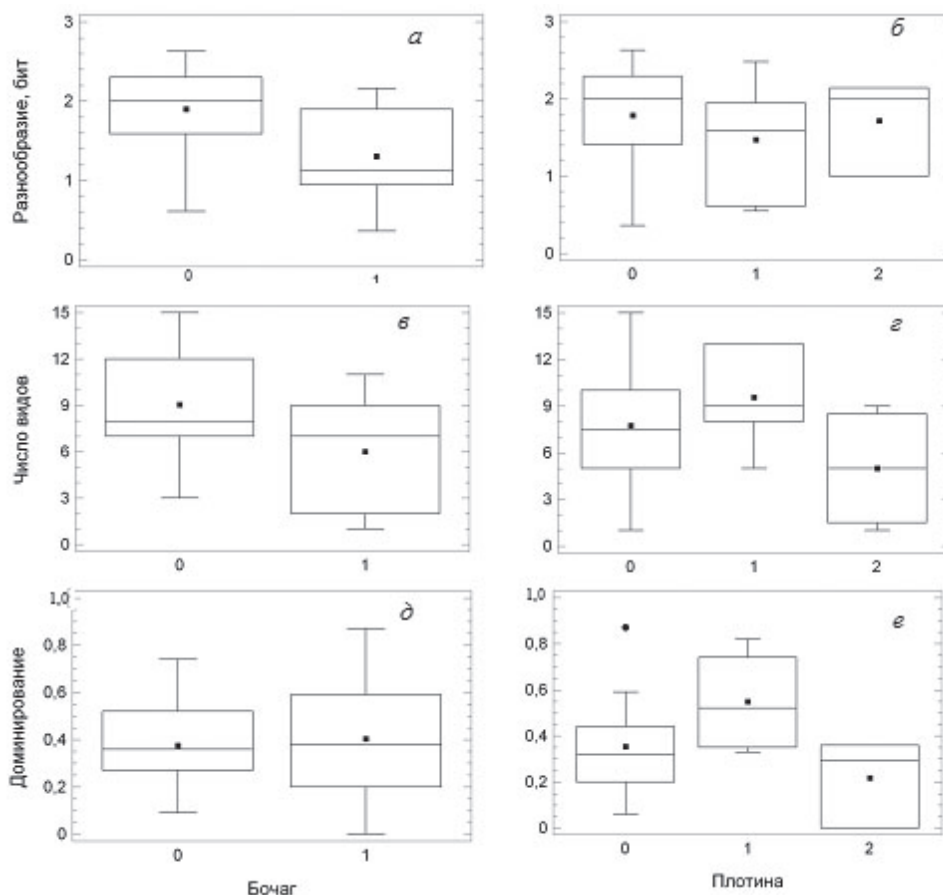


Рис. 12. Квартильные графики Бокса и Вискера интегральных характеристик видовой структуры улова на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона при наличии бочага и плотины; (▪) — среднее значение интегрального индекса, (·) — отдельно стоящее значение. По оси абсцисс — бочаг: 0 — бочага нет, 1 — бочаг с протокой, 2 — бочаг прерывает русло; плотина: 0 — плотины нет, 1 — станция — выше плотины, 2 — станция ниже плотины.

туре рыбного населения, чем таковые на Среднерусской возвышенности: евклидово расстояние между крайними станциями равнины приближается к 100, в то время как для станций Среднерусской возвышенности это значение не превышает 50 единиц (рис. 1, 7). Видовое разнообразие станций, оцениваемое индексом Шеннона, для Среднерусской возвышенности колеблется от 0 до 2,9, в среднем составляя 1,2 бит, а для Окско-Донской равнины — от 0 до 2,6, в среднем 1,6 бит.

Функционирование рыбного населения реки определяют, прежде всего, доминирующие виды. Различные условия обитания в малых реках возвышенности и

равнины приводят к различиям в числе и составе доминирующих видов рыб. Только на станциях рек возвышенности среди доминирующих видов можно встретить типичного реофила — обыкновенного голяна, а на станциях равнины — длинноплавниковых филогенов: красноперку, густеру и язя. В уловах на станциях малых рек Среднерусской возвышенности отмечено 7 доминирующих видов, а в уловах рек Окско-Донской равнины — 9 (табл. 2, 7, 8).

Из рассмотренных физико-гидрологических факторов для формирования рыбного населения малой реки на Среднерусской возвышенности в той или иной степени значимы

Таблица 7. Связь относительного обилия доминирующих видов в уловах на станциях малых рек Среднерусской возвышенности бассейна верхнего Дона (показатель корреляции Спирмена при $\rho < 0,05$)

Вид	Верховка	Гольян	Горчак	Окунь	Донской пескарь	Плотва	Уклейка
Верховка							
Гольян	-0,49						
Горчак	-	-0,36					
Речной окунь	-	-0,58	-				
Донской пескарь	-	-	-	0,32			
Плотва	-	-0,5	-	0,75	-		
Уклейка	-	-	0,56	-	0,4	-	

Таблица 8. Связь относительного обилия доминирующих видов в уловах на станциях малых рек Окско-Донской равнины бассейна верхнего Дона (показатель корреляции Спирмена при $\rho < 0,05$)

Вид	Уклейка	Серебряный карась	Верховка	Обыкновенный елец	Горчак	Плотва	Красноперка	Щука
Уклейка								
Серебряный карась	-							
Верховка	-	-						
Обыкновенный елец	-	-	-					
Горчак	-	-	-	-				
Плотва	-	-0,37	-	-	-0,38			
Красноперка	0,42	-	-0,33	-0,29	-	-		
Щука	-	-0,33	-0,40	-	-	-	-	
Речной окунь	0,33	-	-0,30	-	-	-	-	-

все факторы, кроме ширины поймы. Наибольшее значение имеют скорость течения и характер грунта. На Окско-Донской равнине для формирования рыбного населения малой реки значимы все факторы, включая ширину поймы.

На интегральные индексы структуры уловов рыб в малых реках возвышенности не оказывают влияние скорость течения, характер грунта и глубина русла. Отмечена только слабая отрицательная связь разнообразия с шириной поймы, положительная связь видового богатства с шириной русла, а для индекса доминирования характерна отрицательная связь с обилием макрофитов и положительная — с ши-

риной поймы (табл. 6). На разнообразие уловов рыб равнины оказывают влияние скорость течения, характер грунта и обилие макрофитов, на видовое богатство — характер грунта и ширина русла, а на доминирование — скорость течения, глубина и ширина русла (табл. 5).

Маловодность как климатический и антропогенный фактор вследствие высокой освоенности земель водосборных территорий обеспечивает бочажный тип рек. Бочаги на Среднерусской возвышенности невелики по площади и заселены короткоцикловыми лимнофильными видами — верховкой и горчаком. Бочаги на Окско-Дон-

ской равнине гораздо больше по площади (до 400 м²) и функционируют как небольшие озера. Они заселены кроме короткоциклового также и длиннотелыми лимнофильными видами — обыкновенной щукой, серебряным карасем и речным окунем. Устройство плотин как антропогенный и зоогенный (деятельность бобра) факторы нарушают гидрологический режим рек и приводят к образованию прудов, заселённых лимнофильными видами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь при отлове рыб Е.В. Барбашина, Н.В. Иванчева, Б.Н. Койдана, С.В. Косова, В.А. Самсонова, В.Ю. Недосекина, М.Н. Цурикова и О.И. Головченко; за помощь в определении щиповок — Е.Д. Васильеву (Зоомузей МГУ).

Исследование поддержано грантом РФФИ №11-04-97537-р_центр_а «Оценка состояния ихтиофауны малых рек Липецкой области».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю., Терещенко В.Г. Роль поймы в формировании

рыбного населения малых рек Рязанской области // *Вопр. ихтиологии*. 2011. Т. 51. №5. С. 642–656.

Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю., Сарычев В.С., Терещенко В.Г. Рыбное население малых рек бассейна верхнего Дона. I. Общая характеристика и определяющие факторы // *Вопр. рыболовства*. 2014. Т. 15. №1. С. 36-47.

Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // *Вопр. ихтиологии*. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 546–548.

Кудерский Л.А. Условия существования и перспективы расселения судака водоемов Карелии // *Рыбное хозяйство Карелии*. Петрозаводск: Карел. книж. изд-во, 1964. С. 154–209.

Кулиев З.М., Багирова Ш.М. Особенности карликовой популяции воблы *Rutilus rutilus caspius* (Jakowlew) // *Вопр. ихтиологии*. 1979. Вып. 4. С. 633–639.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 472 с.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1974. 367 с.

Павлов Д.С. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука, 1979. 319 с.

THE FISH POPULATION OF THE SMALL RIVERS OF THE UPPER DON BASIN. II. THE FACTORS OPERATING IN VARIOUS OROGRAPHICAL AREAS

© 2014 y. V. P. Ivanchev, E. Yu. Ivancheva, V. S. Sarychev*, V. G. Tereshchenko**

Okskii Biosphere State Nature Reserve, Brykin Bor, Ryazan oblast, 391072

* *Reserve «Galichya gora» of Voronezh state university, Donskoe, Lipetsk oblast, 399240*

** *Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast, 152742*

The analysis of features of the fish population distribution of the Central Russian upland and the Oka-Don plain small rivers under the influence of various factors of environment is carried out. All analyzed factors influence formation of the fish population of the small river on Central Russian upland in various degree significant (speed of a current, nature of a ground, bed width etc.), except flood-plain width. Speed of a current and nature of a ground have the greatest value. On the Oka-Don plain for formation of the fish population of the small river all factors are significant including flood-plain width.

Keywords: fish population, percentage in population, basin, Upper Don, small rivers.