

УДК 597—152.6 : 551.482.243.4

О ВЛИЯНИИ ЗАРЕГУЛИРОВАНИЯ СТОКА РЕК НА ОБРАЗОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Н. Е. Сальников, А. О. Мицнер

Гидростроительство на Днепре привело к зарегулированию его стока на протяжении более 1000 км от устья. Река превратилась в каскад из шести озеровидных водохранилищ, общая площадь которых после заполнения Каневского водохранилища до нормального подпорного уровня (НПУ) достигнет 6941 км², а объем воды в них — 43,84 км³.

Условия жизни рыб, которые обитали в реке и придаточных водоемах поймы до зарегулирования, после образования водохранилищ коренным образом изменились. Это коснулось прежде всего условий их размножения и нагула.

Нерестовые ареалы всех фитофильных рыб сузились, а сами условия размножения ухудшились в связи с недостатком нерестовых субстратов, неблагоприятным уровенным режимом, сильным ветровым волнением и заилением нерестилищ, возросшим загрязнением водохранилищ и т. д. Сократилась и зона нагула молоди рыб.

В то же время нагульные ареалы всех видов взрослых рыб («мирных» и хищных) в водохранилищах резко возросли по сравнению с периодом до зарегулирования, а сами условия нагула улучшились благодаря хорошей обеспеченности пищей. Это подтверждается более высоким темпом роста, более ранним половым созреванием (в среднем на один год), более высокой плодовитостью рыб (леща, судака, плотвы, щуки и др.) и т. д.

Гидрофауна водохранилищ представлена преимущественно лимнофильными видами. Реофильные виды рыб и беспозвоночных в настоящее время встречаются только в самых верхних участках. Здесь на небольших отрезках в нижних бьефах ГЭС обычно сохраняется речной режим.

Водоохранилища днепровского каскада не единообразны по своему географическому положению, морфологии, гидрологическому, гидрохимическому, гидробиологическому режимам. Все это определяет специфику условий жизни рыб в каждом водоеме, которая усугубляется тем, что водохранилища отделены друг от друга плотинами гидроузлов. Правда, обмен рыбами между отдельными водохранилищами все же существует. В каскаде водохранилищ Днепра, например, широко распространена тюлька, проникшая из Днепровско-Бугского лимана первоначально в Каховское, а затем последовательно во все другие водохранилища (кроме самого верхнего Киевского). Ежегодно заходят также из низовьев Днепра в Каховское водохранилище тарань, сельдь и другие рыбы, хотя и не в массовом количестве.

Из всех видов прямого и косвенного влияния человеческой деятельности на природу, пожалуй, наибольшее значение имеет зарегулирование стока рек гидроузлами, приводящее к коренным изменениям экосистемы

реки. Численность экологически менее пластичных видов (щука, синец, сазан, чехонь и др.), условия нормального воспроизводства которых изменились, резко сократилась.

Длительное пребывание рыб в специфических условиях отдельных водохранилищ способствует формированию их популяций, черты биологии которых определяются экологическими условиями, но, по-видимому, не являются наследственными.

Основным исходным генетическим фондом при формировании ихтиофауны водохранилищ служили преимущественно местные виды рыб, населявшие Днепр и его придаточные водоемы в зонах затопления. Исключение составляет Каховское водохранилище, ихтиофауна которого в значительной степени формировалась за счет полупроходных видов рыб (лещ, судак, сазан и др.).

Биологический режим и ихтиофауна водохранилищ обычно формируются на протяжении многих лет. В первые годы существования водохранилищ часто наблюдается увеличение численности щуки, синца, чехони. В последующие годы в связи с неблагоприятными условиями их размножения численность этих видов катастрофически снижается. И, наоборот, постепенно от года к году в водохранилищах отмечается увеличение численности леща, судака, плотвы и некоторых других видов, которые лучше остальных приспособились к размножению в новых условиях.

В апреле 1973 г. были проведены исследования наиболее массовых представителей ихтиофауны Киевского и Каховского водохранилищ и низовьев Днепра, чтобы выявить экологически обособленные популяции рыб.

В качестве критериев оценки биологического состояния рыб и их популяционной обособленности в отдельных водоемах были использованы размерно-весовая характеристика рыб, показатель упитанности по Кларку, содержание азота и белка в мышцах и так называемая йодная или люголевая проба. Исследовали наиболее массовых промысловых рыб — леща, судака, плотву, густеру, а также щуку в основном на III—IV стадиях зрелости.

В Киевском и Каховском водохранилищах пробы рыб были взяты в верхней и нижней частях этих водоемов, отличающихся по условиям, а в низовьях Днепра — в дельтовых водоемах (озера Безмен, Тичковатое).

Биологический анализ рыб и вычисления коэффициента упитанности производили по методике, принятой во ВНИРО при ихтиологических исследованиях.

Для определения содержания белка в мышцах у только что пойманных рыб брали кусочек ткани сбоку под спинным плавником. Пробы хранили в 5%-ном растворе карболовой кислоты в герметически закрытых пробирках при температуре плюс $1 \div 3^\circ \text{C}$. Содержание азота определяли классическим методом Кьельдаля с последующим пересчетом на белок (в % на сухое вещество). Йодную или люголевую пробу в ихтиологических исследованиях впервые применила Р. Ф. Федяхина (1971). Проба характеризует соотношение альбуминовых и γ -глобулиновых фракций сывороточных белков крови. Кровь у рыб брали непосредственно из сердца путем прокола тонкой стенки предсердия микропробиркой на 1—2 мл. Отстоявшуюся в пробирке сыворотку отбирали пипеткой Мора и помещали в заранее приготовленную на стекле каплю 10%-ного водного раствора гипосульфита, а затем добавляли каплю раствора Люголя (40 г йодистого калия и 20 г кристаллического йода на 300 мл воды).

Результаты реакции оценивали по четырехбалльной шкале (Р. Ф. Федяхина, 1971). Если сыворотка оставалась прозрачной, т. е. результат реакции был отрицательным, его обозначали знаком «—», если мутнела,

т. е. была положительной, — знаком «+»; при образовании слабого белого осадка — знаком «2+»; при резко положительной реакции и обильном белом осадке — знаками «3+» и «4+». В наших исследованиях резко положительных реакций не было зарегистрировано.

Киевское водохранилище, самое северное в каскаде водохранилищ Днепра, расположено в зоне Полесья. Его площадь — 92,2 тыс. га, длина по оси — 110 км, средняя ширина — 8,4 км. Водоем мелководный (средняя глубина 4 м). Площадь мелководий, ограниченных двухметровой изобатой, составляет 31 тыс. га (30% акватории). Водоохранилище имеет множество островов, бухт, заливов, особенно в средней и верхней частях. Благодаря наличию речных притоков (реки Ирпень, Тетерев и др.) и открытых вершин в Днепровском и Припятском отрогах (выше зоны выклинивания подпора находятся незарегулированные участки Днепра и Припяти), а также обилию водной растительности на мелководьях в Киевском водохранилище условия для размножения большинства видов фитофильных рыб благоприятны. Кроме того, это наименее загрязненное водохранилище на Днестре. С другой стороны, для этого водоема характерны периодические зимние заморы рыб в результате дефицита кислорода, связанного с поступлением в реку Припять богатых гумусом вод с Пинских болот. Заморы, а также зимняя сработка уровня водохранилища, неблагоприятно сказываются не только на рыбах, но и на кормовой базе, особенно на бентосе.

Каховское водохранилище, наоборот, самое южное и нижнее в Днепровском каскаде. Оно расположено в степной зоне с жарким и сухим летом. Площадь водохранилища — 215 тыс. га, длина по оси — 230 км, средняя ширина — 9,3 км. Площадь мелководий, ограниченных глубиной 2 м, составляет всего 10,7 тыс. га (5% акватории). Каховское водохранилище — наиболее глубоководное из всех водохранилищ Днепра, его средняя глубина 8,5 м. Оно замкнуто с одной стороны плотиной Каховской ГЭС, с другой — плотиной Днепровской (Запорожской) ГЭС.

Из-за отсутствия речных притоков (за исключением небольшой степной речки Конки), ограниченной зоны мелководий, отсутствия летних сработок уровня, недостатка нерестовых субстратов и в результате других причин условия размножения фитофильных рыб водохранилища мало благоприятны, особенно для щуки, синца, сазана.

Загрязнение верхней части водохранилища сточными водами ухудшает условия воспроизводства рыб и кормовую базу, влияя прежде всего на кормовые организмы бентоса.

Низовья Днепра — это участок реки от плотины Каховской ГЭС до впадения ее в Днепровско-Бугский лиман. Хотя низовья Днепра после зарегулирования стока внешне изменились мало, условия жизни рыб здесь ухудшились: малые и неравномерные попуски воды через Каховскую ГЭС весной приводят к потере значительного количества нерестилищ, гибели икры в результате резких колебаний уровня, нарушению температурного, солевого режимов и т. д. Неблагоприятно сказываются на условиях жизни рыб и загрязнения сточными водами, особенно ниже Херсона.

В низовьях Днепра, как и до зарегулирования стока, весной основная часть рыбного населения представлена различными видами полупроходных рыб (тарань, лещ, судак и др.), которые заходят сюда из Днепровско-Бугского лимана на размножение.

Результаты всех исследований обработаны статистически и представлены в табл. 1 и 2.

Лещ. Как видно из табл. 1, в Киевском водохранилище в основном обитали молодые, впервые созревающие рыбы на II—III стадии зрелости. В верхней части этого водоема, в Припятском отроге, мелководном, с большим количеством островов и проток, лещ был несколько мельче,

Таблица 1

Основные показатели биологического состояния рыб водохранилищ
и низовьев Днепра (апрель 1973 г.)

Место лова	Показатель	Рыба				
		лещ	плотва	густера	щука	судак
Киевское водохранилище						
Верхняя часть (Припятский отрог)	$\bar{l} \pm$	26,7±5,7	20,9±2,5	19,7±2,2	41,0±7,8	—
	\bar{P}	491	227	197	861	—
	\bar{CF}	2,09	1,67	2,1	1,04	—
	$CЗ$	II—III	IV	III	III, VI	—
	$I_{+, 2+}^-$	45 55	87 13	86 14	27 73	— —
Нижняя часть	$\bar{l} \pm$	27,9±4,9	22,0±2,5	—	—	—
	\bar{P}	549	266	—	—	—
	\bar{CF}	1,96	1,94	—	—	—
	$CЗ$	II—III	IV—V	—	—	—
	$I_{+, 2+}^-$	61 39	58 42	— —	— —	— —
Средний белок		75,6	84,4	70,6	—	—
Каховское водохранилище						
Верхняя часть (Бывшие Конкские плавни)	$\bar{l} \pm$	34,1±2,7	25,9±5,9	22,7±2,7	—	45,0±6,0
	\bar{P}	880	455	319	—	1439
	\bar{CF}	1,89	1,82	2,18	—	1,28
	$CЗ$	III—IV	IV—V	III—IV	—	IV
	$I_{+, 2+}^-$	84 16	91 9	78 22	— —	50 50
Нижняя часть (Рогачикский залив)	$\bar{l} \pm$	33,8—3,7	24,9±3,3	19,8±3,3	—	45,5±2,8
	\bar{P}	893	343	209	—	1437
	\bar{CF}	1,93	1,75	2,11	—	1,29
	$CЗ$	III—IV	IV—V, VI	IV	—	III—IV
	$I_{+, 2+}^-$	83 17	93 7	85 15	— —	15 85
Средний белок		80,0	76,9	63,8	—	67,5
Низовье Днепра						
Дельта (озера Безмен, ичковатое)	$\bar{l} \pm$	38,6±5,2	—	16,5±3,4	56,5±14,5	47,2±4,9
	\bar{P}	1211	—	140	2356	1532
	\bar{CF}	1,82	—	2,10	0,84	1,15
	$CЗ$	IV	—	III—IV	VI	IV, VI—II
	$I_{+, 2+}^-$	39 61	— —	68 32	21 79	11 89
Средний белок		75	—	79,4	75	80

Примечание. Средние: длина \bar{l} (в см), масса \bar{P} (в г), коэффициент упитанности по ларк \bar{CF} , содержание белка в мышцах (в % на сухую массу), результаты йодной пробы (в %), преобладающие стадии зрелости $CЗ$.

Реакция йодной пробы у некоторых видов рыб водохранилищ и низовьев Днепра
(апрель, 1973 г.) *

Виды рыб	Киевское водохранилище				Каховское водохранилище				Низовья Днепра	
	верхняя часть		нижняя часть		верхняя часть		нижняя часть		дельта	
	—	+, 2+	—	+, 2+	—	+, 2+	—	+, 2+	—	+, 2+
Лещ	45	55	61	39	84	16	83	17	39	61
Плотва	87	13	58	42	91	9	93	7	—	—
Густера	86	14	—	—	78	22	85	15	68	32
Щука	27	73	—	—	—	—	—	—	21	79
Судак	—	—	—	—	50	50	15	85	11	89

* Достоверность различий в показателях йодной пробы у отдельных видов рыб в различных водоемах оценивалась по критерию T Стьюдента.

чем в озеровидном участке (в районе села Лютеж), но упитанность его была выше. Возможно, это связано с тем, что ранней весной условия нагула леща были лучше в мелководной части водохранилища в результате более быстрого прогрева воды и выноса зоопланктона с поймы реки Припять с участков, расположенных в основном выше города Черновыля.

В нижнем участке водохранилища, где преобладали глубины до 6—8 м, вода прогревалась медленно, что отрицательно отражалось как на развитии кормовой базы, так и на интенсивности питания рыб.

В Каховском водохранилище лещ был более крупный, чем в Киевском. Все особи половозрелые — на III—IV стадии. Упитанность была ниже, чем в Киевском водохранилище, по-видимому, потому что Каховское водохранилище — наиболее глубоководное в каскаде, вода здесь прогревается медленно, что сказывается на развитии кормовой базы и на условиях нагула.

В низовьях Днепра держится полупроходная форма леща, которая из Днепро-Бугского лимана заходит на нерест в дельту и другие участки низовьев. Это — наиболее крупный лещ, но упитанность его была меньше, чем в водохранилищах. Возможно, это связано с тем, что у полупроходной формы леща больше расходуется энергии на миграционные процессы, чем у туводных рыб.

В содержании белка в мышцах леща из различных водоемов значительных изменений не обнаружено, хотя у леща из Каховского водохранилища его несколько больше, чем из Киевского и низовьев Днепра.

По йодной пробе (см. табл. 2) прослеживается статистически достоверные различия между лещами Каховского водохранилища и верхней части Киевского водохранилища ($t_{\phi} = 5,03 > t_{st} = 2,62$ при $P = 0,99$), лещами из дельты Днепра и нижней части Киевского водохранилища ($t_{\phi} = 2,0 > t_{st} = 1,98$ при $P = 0,95$), лещами из Каховского водохранилища и дельты Днепра ($t_{\phi} = 6,65 > t_{st} = 2,62$ при $P = 0,99$).

Р. Ф. Федяхина (1971), исследовавшая популяционную структуру вида у скумбрии северо-восточной Атлантики, отмечает видоспецифичность показателя йодной пробы (осажденная белковая реакция крови) и то, что этот показатель не зависит от размера и пола особи, стадии зрелости, наполнения желудка, ожирения внутренностей и т. д. Реакция зависит от белкового состава сыворотки крови, который, по мнению Р. Ф. Федяхиной, обусловлен генетически.

С другой стороны, Р. Ф. Федяхина (1971) считает, что йодная проба (изменение альбуминно-глобулинового коэффициента) отражает вполне

закономерные физиологические изменения в организме. Наши данные по лещу также говорят о том, что йодная проба, по-видимому, может характеризовать не только видовые генетические группировки, но и внутривидовые экологические группировки на популяционном уровне.

В самом деле, лещи из Киевского и Каховского водохранилищ, а также из дельты Днепра по йодной пробе различаются между собой, но это, по-видимому, связано не с генетикой, а с различными условиями жизни леща в этих водоемах, хотя между полупроходным лещем из низовьев Днепра и туводным лещем из Киевского водохранилища генетические различия возможны. По йодной пробе различаются также лещи из низовьев Днепра и из Каховского водохранилища, несмотря на то что стадо Каховского леща первоначально в значительной степени формировалось за счет полупроходной формы.

Следовательно, можно предположить, что наблюдающиеся сейчас различия в белковом составе сыворотки крови лещей из Киевского, Каховского водохранилищ и низовьев Днепра связаны главным образом с различными условиями их жизни, которые влияют на метаболизм и физиологическое состояние организма.

Плотва. Как видно из табл. 1, плотва Киевского водохранилища значительно различается по размерам и упитанности в зависимости от того, поймана она в верхней или нижней частях этого водоема. В нижней части (район села Лютеж) плотва крупнее и упитаннее, чем в верхней части водохранилища (Припятский отрог), так как для плотвы как моллюскоеда условия для нагула лучше в прилотинной части, где в больших количествах встречается дрейссена. В верхней части водохранилища в питании плотвы значительное место занимают растения, детрит и т. д.

В Каховском водохранилище запасы дрейссены огромны, условия нагула плотвы почти всюду исключительно благоприятны, в том числе и в верхней части этого водоема (район Скельки — Попово — Приморское — Канкриновка — Кушугум — Острова Большие Кучугуры и др.).

Плотва из Каховского водохранилища значительно крупнее плотвы из Киевского, но в период исследований ее упитанность была несколько ниже, так как он совпал с разгаром нереста, когда рыба практически не питается, а энергетические запасы расходуются особенно интенсивно.

Упитанность плотвы в верхней части водохранилища была несколько выше, чем в нижней (Рогачикский залив). Содержание белка в мышцах выше у плотвы из Киевского водохранилища. Различия по йодной пробе (см. табл. 2) у плотвы из верхней и нижней частей Киевского водохранилища ($t_{\phi} = 3,49 > t_{st} = 2,62$ при $P = 0,99$) вызваны только экологическими причинами, так как генетически и в нижней, и в верхней частях этого водоема плотва принадлежит к туводному стаду верхнего течения Днепра.

Различия между плотвой из Каховского водохранилища и из нижней части Киевского водохранилища ($t_{\phi} = 4,58 > t_{st} = 2,62$ при $P = 0,99$) также связаны с условиями жизни. Но здесь могут сказываться и генетические причины. Стадо каховской плотвы в значительной степени представлено гибридными формами туводной плотвы и полупроходной тарани.

Густера. Более крупная густера встречается в водохранилищах, более мелкая — в низовьях Днепра (см. табл. 1). Упитанность густеры высока и примерно одинаковая во всех исследуемых водоемах. Несколько больше белка содержится в мышцах густеры из Киевского водохранилища и низовьев Днепра.

Йодная проба (см. табл. 2) показала достоверное различие между густерой из Киевского водохранилища и из дельты Днепра ($t_{\phi} = 2,59 > t_{st} = 1,98$ при $P = 0,95$), а также между густерой из Каховского водо-

хранилища и из низовьев Днепра ($t_{\Phi}=2,13 > t_{st}=1,98$ при $P=0,95$).

Судак. В Каховском водохранилище обитает жилая форма, в низовьях Днепра — полупроходная. По размерам, упитанности исследованные рыбы были близки между собой (см. табл. 1), но содержание белка в мышцах было значительно выше у судака из дельты реки (80%).

Характерно, что в Каховском водохранилище, судя по йодной пробе (см. табл. 2), существуют две группировки судака. Одна обитает в мелководной верхней части водохранилища, другая — в нижней (приплотинной) части. Между двумя этими стадами судака существует достоверное различие ($t_{\Phi} = 2,84 > t_{st} = 2,7$ при $P = 0,99$).

Каховский судак из нижней части водохранилища по показателям йодной пробы ближе к судаку из низовьев Днепра, который также имеет достоверные различия с судаком из верхней части водохранилища ($t_{\Phi}=3,64 > t_{st}=2,66$ при $P=0,99$). Это, вероятно, можно объяснить, с одной стороны, тем, что генетически стадо судака в Каховском водохранилище в значительной степени происходит от полупроходной формы: в момент перекрытия Днепра плотиной Каховской ГЭС в зоне затопления находился и полупроходной судак. С другой стороны, не исключено, что какая-то часть нерестового стада полупроходного судака и в настоящее время проходит, как и некоторые другие виды рыб (сельдь, тарань и др.), по судоходному шлюзу Каховского гидроузла из низовьев Днепра в Каховское водохранилище. Кроме того, условия нагула полупроходного судака в Днепровско-Бугском лимане достаточно близки к условиям его нагула в глубоководных средней и нижней частях Каховского водохранилища, где он питается, как и в лимане, в основном бычками и тюлькой.

Щука. В верхней части Киевского водохранилища ловилась рыба более мелкая, чем в дельте Днепра, но более упитанная. Содержание белка в мышцах так же, как и йодная проба, заметно не различались (см. табл. 1, 2). По-видимому, это объясняется тем, что в Припятском отроге Киевского водохранилища и в дельте Днепра условия жизни щуки сходны: она обитает в типичных для нее условиях — в пойменных водоемах и заросшей прибрежной зоне реки.

Выводы

1. При изучении и оценке влияния зарегулирования стока и комплексного использования водных ресурсов на биологические особенности рыб и образование их обособленных популяций в водоемах с различными экологическими условиями, кроме длины, массы и упитанности рыб, эффективно может быть использована так называемая йодная, или люголевая проба (осадочная реакция белков сыворотки крови), характеризующая биологическое состояние организмов.

2. Йодная проба позволила выявить достоверные различия между представителями различных популяций днепровских рыб (лещ, плотва, густера, судак), образование которых связано с зарегулированием стока и неодинаковыми условиями жизни в отдельных водохранилищах и низовьях Днепра.

Таким образом, по-видимому, йодная проба отражает устойчивые физиологические изменения в организме рыб в результате адаптации к новым условиям жизни.

3. Зарегулирование стока и расчленение рек в связи с гидростроительством на относительно изолированные водоемы со специфическими условиями жизни рыб в каждом способствуют формированию экологических популяций рыб с характерными биологическими показателями (размер, темп роста, упитанность, йодная проба и т. д.).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Федяхина Р. Ф. О возможности использования йодной пробы в ихтиологических исследованиях.— «Труды АтлантНИРО», 1971, вып. 35, с. 135—143.
- Федяхина Р. Ф. Об исследовании популяционной структуры вида у скумбрии *Scomber colas* и *Scomber scomber* L. с помощью йодной пробы.— «Труды АтлантНИРО», 1971, вып. 41, с. 131—141.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973, с. 155—156.

Influence of regulated flows on the formation of ecologic populations of fish

N. E. Salnikov, A. O. Mitsner

SUMMARY

The investigations of various biological indices of commercial species of fish including iodine samples of blood serum (a residual protein reaction) aimed at finding isolated ecological populations of fish, were carried out in the Kiev and Kakhovsk Reservoirs in April 1973. The analysis of iodine samples indicates valid biological variations among ecological populations of bream, white bream, roach and pike-perch from different isolated sites of the Dnieper River. The formation of ecological populations is associated with construction of hydro-power schemes and regulation of the Dnieper flow.