

СОСТАВ ИХТИОЦЕНОЗОВ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ РЫБ В ОЗЕРАХ БЕЛАРУСИ

В.Г. Костоусов

РУП "Институт рыбного хозяйства" РУП "Научно-практический центр
Национальной академии наук Беларуси по животноводству"
belniirh@tut.by

STRUCTURE OF ICHTHYOCOENOSIS AND MEETING OF SPECIES OF THE FISHES INTO BELARUSION LAKES

Koustousov V.G.

belniirh@tut.by

RUE «Fish Industry Institute» RUE «Scientific and Practical Centre of the
National Academy of Sciences of Belarus for Animal Husbandry»

(Поступила в редакцию 20.05.2011 г.)

Реферат. Рассматриваются состав ихтиоценозов и встречаемость видов рыб в озерах. Анализируются частота парной встречаемости и зависимость объема ихтиоценоза от некоторых лимнологических признаков.

Ключевые слова: озеро, ихтиоценоз, встречаемость видов.

Abstract. The structure of ichthyocoenosis and meeting of species of the fishes into lakes are examined. Frequency of matching meeting and dependence of volume ichthyocoenosis from some limnological sings are analysed.

Key words: lake, ichthyocoenose, meeting of species.

Введение. Характер ихтиофауны тесно связан с типологией водоемов, обусловлен предыдущей историей становления озерных водоемов, направлением и скоростью сукцессий их рыбного населения. В свою очередь, от объема и состава ихтиоценозов во многом зависит уровень их биологической продуктивности, что имеет важное хозяйственной значение. Понимание тенденций формирования того или иного состава ихтиоценозов и направленности их трансформации позволит лучше планировать рыбохозяйственную деятельность и прогнозировать результаты рыбоводно-мелиоративных мероприятий.

Материалы и методика исследований. При написании статьи использованы данные открытых источников и результаты непосредственных наблюдений авторов по составу рыбного населения озер Беларуси, включающие материалы по 270 разнотипным озерам. При их обработке и анализе использован пакет программных документов STATISTICA 6.0. Корреляционный анализ проведен при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследований и их обсуждение. К концу XX столетия в составе ихтиофауны водоемов и водотоков Беларуси насчитывали 61 таксономическую единицу, включая 44 вида, 15 подвидов и 2 морфы, которые можно было разделить на автохтонную (50 единиц) и аллохтонную (11 единиц) фауны [1]. По последним сведениям состав ихтиофауны расширился до 63 единиц, из которых 16 представляли аллохтонные виды. Расширение списка чужеродных видов идет за счет саморасселения (расширения ареала) преимущественно мелких понто-каспийских солоноватоводных видов, проникающих на территорию Беларуси из бассейна р. Днепр, а также завоза новых, хозяйственно-значимых видов, используемых в аквакультурных хозяйствах, откуда последние могут попадать в естественную среду. Так в 80-х гг. XX столетия чебачок амурский из рыбководного хозяйства, куда он был завезен вместе с импортированным материалом растительных рыб из Молдавии, попал в водотоки бассейна р. Днепр. В 90-х гг. на территории страны были отмечены новые виды бычков (кругляк, гонец) [2], в первое десятилетие нового века список дополнили бычок-цуцик, пухлощекая игла-рыба, колюшка малая южная [3]. Кроме того, расширение перечня аборигенных видов произошло за счет уточнения таксономического статуса отдельных видов рыб, ранее рассматриваемых как монотипические. В частности, за последний период из естественных популяций выделены и описаны ерш Балона, пескарь белоперый и щиповка золотистая [3]. Сокращение числа видов, относимых к аборигенной ихтиофауне, произошло главным образом за счет выпадения проходных [1], а также пересмотра статуса некоторых, ранее относимых к аборигенным (сазан) [3]. Из числа учтенных видов три (ряпушка европейская, сиг и снеток – номинативный подвид европейской корюшки) представляют лимнофильную ихтиофауну и встречаются только в озерах, двадцать – реофильную и встречаются только в реках, изредка в проточных озерах, остальные могут быть классифицированы как озерно-речные или общепресноводные, различных водных угодьях. Максимальное число аборигенных видов рыб, установленное для одного озера, составляет 25, для реки – 42 [4], а с учетом появившихся инвазийных для рек число установленных видов доходит до 50. С учетом интродуцентов и видов, заходящих на нагул из рек, число видов рыб, отмечаемых для озер, достигает 34 [6]. Анализируя произошедшие изменения в видовом разнообразии рыбного населения водоемов Беларуси, можно отметить, что в основном они касаются лотических (речных) водных систем, в минимальной степени затрагивая лентические (озерные). Последнее, на наш взгляд, связано с большей подверженностью антропогенной трансформации первых и относительной изолированностью и устойчивостью вторых. Изменение состава озерной ихтиофауны происходит в основном путем направленного вселения

хозяйственно ценных видов, тогда как в реках доминирующее значение приобретают процессы саморасселения.

Рассматривая современный состав (без вселенцев последнего времени) можно сделать вывод о том, что ихтиофауна озер и рек представлена видами, имевшими происхождение от трех источников: остатков третичной фауны, мигрантов из Понто-Каспийского бассейна, выходцев из Балтики. Для водоемов Беларуси выделяют 9 фаунистических комплексов рыб, из которых два полностью представлены видами, появившимися в позднее историческое время, тогда как 7 – преимущественно видами аборигенной ихтиофауны [7, 8, 9]. Последние выглядят следующим образом.

1. К древнему верхне-третичному комплексу отнесены сом, судак, стерлядь, вьюн, горчак, сазан – рыбы обширных речных пойм, теплолюбивые пелофилы и фитофилы. Комплекс расценивают как остаток древней субтропической фауны, сформировавшейся в верхне-третичное время, в своем распространении связанной с зоной широколиственных лесов;

2. К бореальному равнинному отнесены щука, окунь, ерш, плотва, голавль, язь, елец, карась, пескарь, щиповка и озерный голянь, т.е. виды, сложившиеся в прохладном климате таежной зоны, в условиях медленно текущих рек с обилием растительности, слабой аэрацией воды и при значительных концентрациях планктона и бентоса;

3. К бореальному предгорному отнесены лососевые, хариус, голец, голянь обыкновенный и подкаменщик. Комплекс объединяет литофильных и реофильных рыб, обитающих в текущих водах с высоким содержанием растворенного кислорода, но при скудных ресурсах кормовой базы.

4. Наиболее полно представлен понто-каспийский пресноводный комплекс, включающий большинство жилых карповых рыб, а также ершей – носаря и Балона. Экологически эта группа близка к бореальному равнинному, но более теплолюбива, в следствии чего многие ее представители в средней полосе отличаются растянутым порционным нерестом.

5. Арктический пресноводный комплекс объединяет ряпушку, корюшку и налима. Это оксифильные, холодолюбивые рыбы, обитатели преимущественно малопроточных водоемов с хорошо развитой кормовой базой (ряпушка, корюшка), либо водотоков с подходящими условиями среды (налим). В ихтиофауне Беларуси рассматриваются как реликты последнего ледникового периода (гляциореликты).

6. Арктический морской комплекс представлен представителями одного семейства – колюшек (трех- и девятииглая);

7. Бореальный атлантический комплекс представлен европейским речным угрем, а наличие только одного вида свидетельствует об относительной условности его выделения.

Видовой состав ихтиофауны озер изучался многими исследователями и наиболее полно представлен в работах, посвященных описанию сырьевой базы рыболовства [10–13]. По этой причине достаточно подробно изучены состав ихтиофауны наиболее крупных озер и озерных групп (Нарочанская и Браславская группы, Нещердо, Освейское, Лисно, Езерище, Лосвидо и некоторые другие в регионе Белорусского Поозерья, Червонное, Выгонощанское, Бобровичское, Споровское, Погост, Черное и Белое в регионе Белорусского Полесья). Работы, проведенные в последующий период, позволили уточнить списки встречаемых видов и расширить перечень обследованных озер до более чем 270. В числе последних намеренно не учитывали старичные и пойменные водоемы, а также искусственные образования (водохранилища всех типов, карьерные водоемы и пруды-копани), механизмы формирования ихтиофауны которых носят принципиально иной характер. Площадь учтенных водоемов колеблется от 1 до 7962 га, глубины – от минимальных (< 1 м) до максимальных (54 м) для Беларуси. Встречаемость учтенных видов по разнотипным водоемам представлена в таблице 1. В составе ихтиофауны учитывали аборигенные виды, характерные для озерных ихтиокомплексов, из прочих – угря. Всего в анализе использовано 17 лимнофильных и общепресноводных видов, перечень видов сформировали по принципу наличия видов – индикаторов и наиболее часто встречаемых. Введение понятия ихтиоценоза как части биогидроценоза, представляющей множество видовых популяций рыб в данном водоеме [14], позволило структурировать ихтиофауну отдельных озер и лучше понять основные механизмы, определяющие встречаемость того или иного вида. Встречаемость в таком случае рассматривали как производное от числа ихтиоценозов, включающих данный вид к общему числу изученных ихтиоценозов.

Из таблицы 1 следует, что наиболее часто встречаемые виды рыб (более чем в 90% случаев) – окунь, щука, плотва, карась обыкновенный и линь. Частично это можно объяснить резким доминированием среди водоемов небольших эвтрофных озер с различной степенью зарастаемости, формирующей благоприятные условия для жизни и воспроизводства этих рыб. Данная категория озер, как правило, подпадает под категорию плотвично-окуневых водоемов, на долю которых приходится около 40% от общей численности учтенных рыбохозяйственных водоемов [15, 16]. Среди указанных пяти видов три первых можно отнести к массовым, формирующим наряду с лещом в большинстве случаев основу ихтиомассы водоемов и используемым в качестве видов индикаторов при рыбохозяйственной классификации озер.

Два последних практически не создают большой ихтиомассы (за исключением отдельных озер), но в процессе естественной и антропогенной трансформации (сукцессий) ихтиоценозов сохраняются в их составе максимальное время, тем самым давая возможность также к использованию в качестве видов-индикаторов. К указанной группе видов близки ерш, лещ, красноперка, составляя каждый по частоте встречаемости видов более 70%. И если лещ (наряду с плотвой, щукой и судаком) также используется в качестве вида-индикатора, то ерш и красноперка никогда для этих целей не применялись, выступая только видами, создающими видовое разнообразие [14, 16]. Встречаемость прочих видов в целом закономерно убывает. Из числа последних в качестве индикаторов использованы только ряпушка, снеток и судак, как виды, подчеркивающие рыбохозяйственную значимость определенной группы водоемов.

Встречаемость отдельных видов колеблется в зависимости от рассматриваемых лимнических признаков (табл. 1). В частности установлено, что морфометрические показатели имеют меньшее значение, чем трофические. Так по площади водоема наиболее требовательными видами выступают снеток (не встречается в озерах менее 121 га) и ряпушка (менее 23 га). В последних случаях относительно небольшие площади водоемов обитания компенсируются их глубиной, определяющей объем мета- и гипolimнионов с необходимыми температурно-газовыми условиями. Для прочих видов фактор площади не имеет существенного значения, отражаясь только на количественных показателях развития. Большой интерес представляет анализ встречаемости по генетическим типам водоемов. Этот показатель интересен тем, что сочетает в себе морфометрические признаки (площадь, глубину) с продукционными (уровень трофности) [17]. В частности, в мезотрофных среднеглубоких водоемах с большой площадью (II тип), встречаемость оксифильных гляциореликтов (ряпушка, снеток) вдвое чаще, нежели в мезотрофных глубоководных с малой площадью (I тип), несмотря на то, что стабильность условий среды во втором случае даже выше. Встречаемость указанных видов в слабоэвтрофных неглубоких водоемах со значительной площадью (III₁) снижается по сравнению с двумя рассматриваемыми выше категориями и практически не встречаются они в прочих типах озер, в редких случаях заходя на нагул из постоянных мест обитания.

Встречаемость окуня, щуки и плотвы высока (до 100%) по всем типам водоемов, закономерно снижаясь только в дистрофируемых и дистрофных. Встречаемость ерша высока только в мезотрофных озерах, тогда как по мере роста уровня трофности (и сопровождаемых изменений гидрохимического режима) частота встречаемости снижается. Частота встречаемости леща и красноперки имеет сходную тенденцию к

постепенному нарастанию от мезотрофных к эвтрофным водоемам, с последующим снижением по мере изменения уровней трофности. Частота встречаемости карася и линя достаточно высока по всем категориям мезотрофных и эвтрофных водоемов, несколько снижаясь только для дистрофных озер. Встречаемость таких видов, как судак, угорь, густера, налим, не охватывает полностью ни одну из рассматриваемых категорий, распределяясь сообразно видовым предпочтениям. Особо следует остановиться на верховке. В обычных условиях этот мелкий вид немногочислен и занимает прибрежные экотопы озер, куда вытесняется более крупными и успешными видами. По этой причине установить истинную встречаемость верховки проблематично. Иная картина складывается в малых (и особенно с напряженным газовым режимом) озерах, где верховка получила существенное развитие. Объяснением данному факту может служить способность вида при раннем созревании и снижении пресса хищников быстро восстанавливать численность, занимая экологические ниши, в других условиях ей несвойственные.

Таблица 1.

Встречаемость отдельных видов рыб по обследованным водоемам

Показатели		Виды рыб																
		ряпушка	снеток	налим	щука	судак	окунь	ерш	лещ	плотва	густера	язь	карась	линь	красноперка	укляя	верховка	угорь
Встречаемость по обследованным озерам																		
Наличие видовых популяций	озер	18	17	115	219	56	222	181	169	216	129	119	213	204	176	139	21	51
	%	8,0	7,6	51,1	97,3	24,9	98,7	80,4	75,1	96,0	57,3	50,2	94,7	90,7	78,2	61,8	9,3	22,7
Встречаемость в зависимости от площади озера																		
Площадь зеркала, га	min	23	121	6	1,3	10,1	1,3	3,9	10	1,3	12	12,4	5	1,0	3,9	3,9	1,0	23
	max	7962	4500	7962	7962	7962	7062	7962	7962	7962	7962	7962	7962	7962	7962	7962	4500	7962
Встречаемость в зависимости от генетического типа озера																		
I	озер	3	2	6	9	1	9	9	6	9	6	5	9	9	8	9	–	1
	%	33,3	22,2	66,7	100	11,1	100	100	66,7	100	66,7	55,5	100	100	88,9	100	0	11,1
II	озер	8	5	9	11	3	11	11	11	11	9	10	10	11	11	9	1	7
	%	72,7	45,5	66,7	100	27,3	100	100	100	100	81,8	90,9	90,9	100	100	81,8	9,1	63,6
III ₁	озер	6	7	29	32	21	32	30	32	32	28	18	32	32	32	31	1	18
	%	18,8	21,9	90,6	100	65,6	100	93,8	100	100	87,5	56,3	100	100	100	96,9	3,1	56,3
III ₂	озер	1	2	35	62	18	64	56	51	62	38	34	58	57	51	37	7	12
	%	1,6	3,1	54,7	96,9	28,1	100	87,5	79,7	96,9	59,4	53,1	90,6	89,1	79,7	57,8	10,9	18,8
III ₃	озер	–	1	35	83	13	83	64	60	83	46	44	81	79	65	47	7	13
	%	0	1,2	42,2	100	15,7	100	77,1	72,3	100	55,4	53,0	97,6	95,2	78,3	56,6	8,4	15,7
IV ₁	озер	–	–	1	11	–	11	7	7	11	2	2	12	8	6	7	3	–
	%	0	0	7,7	84,6	0	84,6	53,8	53,8	84,6	15,4	15,4	92,3	61,5	46,2	53,8	23,1	0
IV ₂	озер	–	–	–	11	–	12	4	2	8	–	–	11	8	3	–	2	–
	%	0	0	0	84,6	0	92,3	30,8	15,4	61,5	0	0	84,6	61,5	23,1	0	15,4	0

Встречаемость рыб на определенной территории не всегда соответствует их значению в сообществе видов водоема (ихтиоценозе). На примере рыбного населения озер трех национальных парков Беларуси было показано различие значения составляющих ядра ихтиоценозов видов, установленное с учетом индекса относительной значимости [14, 18]. Результаты расчетов показывают, что для анализируемой территории парков основу ядер ихтиоценозов для озер I–III генетических типов составляла плотва (индекс значимости 42,4–71,2), близки – окунь и щука (6,3–9,7). В эвтрофных водоемах в ядро добавляется лещ (11,6–24,2). Карась, распространенный в водоемах всех типов, в состав ядра входит только в дистрофирующихся озерах (31,4–41,5). Линь по удельному значению может примыкать к ядру, но в состав последнего не входит и, соответственно, служит только маркером. Гляциореликты (ряпушка и снеток), хотя и имеют довольно высокую степень встречаемости по отдельным категориям водоемов, не входят в состав ядер и также могут быть отнесены только к маркирующей части.

Сопоставление частоты встречаемости видов на территории Беларуси и других регионов Европы (табл. 2) дает основание говорить о формировании некой закономерности в сокращении встречаемости карповых рыб (преимущественно понто-каспийского пресноводного комплекса) в направлении к северу – северо-востоку, и представителей арктического пресноводного комплекса (налим) в обратном направлении. Распространение некоторых представителей северных и умеренных комплексов (ряпушка, снеток, отчасти угорь) связано с Балтикой, поэтому их встречаемость больше зависит от удаленности территории от морского побережья, нежели от широтных показателей.

Анализ частоты встречаемости одного вида рыб от наличия другого (парной встречаемости) свидетельствует, что теснота связи между видами имеет разное значение. В таблице 3 представлена частота парной встречаемости по обследованным водоемам, при этом расположение видов приведено по мере убывания показателя встречаемости. Наиболее наглядно эта картина просматривается на примере крайних значений. В частности, в левой части таблицы хорошо выражен блок видов (окунь, щука, плотва), встречающихся практически повсеместно. В многовидовых ихтиоценозах число видов с парной встречаемостью 100% возрастает. Наименьшие показатели парной встречаемости отмечены для ряпушки, снетка и верховки. Частично это объясняется тем фактором, что снеток и ряпушка населяют сравнительно крупные водоемы с благоприятными факторами среды и многокомпонентной структурой ихтиоценозов, верховка же больше характерна для малых озер с обедненной ихтиофауной.

Для щуки, окуня и плотвы – ряпушка и снеток являются партнерами только в 8% случаев, тогда как ни ряпушка ни снеток без этих видов не

встречаются. Уклея встречается в 100% озер, населенных ряпушкой и снетком, но в озерах с уклеей указанные виды отмечены только в 12–13% случаев. Второй пелагический планктофаг – верховка, отмечена только в 6% озер с ряпушкой и снетком, также как последние – в 5% случаев озер с верховкой. Судак характерен лишь для многовидовых ихтиоценозов и повсеместно обитает в озерах с обязательным наличием щуки, окуня, плотвы, ерша, карася, линя, красноперки, но сам встречается с этими видами лишь в 26–33% случаев. Примерно сходная картина наблюдается для налима и угря.

Интересным представляется сопоставление встречаемости видов с карасем и линем. Как отмечалось выше, оба вида в условиях Беларуси широко распространены, встречаясь в 90–95% обследованных водоемов. В этом плане они являются практически обязательным элементом ихтиоценозов с различным числом компонентов. В свою очередь, лишь щука, окунь, плотва, карась и линь (без учета взаимной встречаемости с верховкой) имеют самые высокие показатели парной встречаемости (97–100%), меньше – ерш, красноперка, лещ и уклея (63–100%), тогда как прочие виды – существенно ниже.

Отдельный интерес представляет встречаемость видов рыб в анализируемых озерах в зависимости от объема ихтиоценоза (табл. 4), под которым понимается число видовых популяций, входящих в состав рыбного сообщества водоема. Закономерно предположить, что по мере роста объема ихтиоценоза будет увеличиваться и вероятность встречаемости определенных видов рыб на данной территории. Из данных таблицы 4 эта закономерность довольно наглядно вырисовывается и в то же время, подтверждает предположение Л.А. Жакова [14], что чем больше видов в ихтиоценозе, тем однообразнее он становится по отношению к другим сообществам того же объема. Из анализа таблицы 4 следует, что основу как малокомпонентных, так и многовидовых ихтиокомплексов озер Беларуси составляют виды бореального равнинного комплекса. Представители второго по частоте встречаемости комплекса – понто-каспийского пресноводного начинают отмечаться только при пятивидовом составе (за исключение верховки), остальных ихтиокомплексов – с 6–12 видов. В сообществе из двух видов рыб наибольшую вероятность встречаемости имеют окунь и верховка, в меньшей степени щука и карась. В трех- и четырехвидовом составе окунь становится уже обязательным элементом ихтиофауны, а щука, плотва и карась – в большинстве случаев. В пяти- и семивидовом составе число таких обязательных видов возрастает до трех (за счет щуки и плотвы). Указанные три вида повсеместно встречаются во всех ихтиокомплексах по мере нарастания объемов ихтиоценозов, не уменьшая своего значения ни по одной градации. Не смотря на широкую распространенность карася и линя, стопроцентную встречаемость эти виды приобретают при объеме

ихтиоценоза 10, ерш – 13, лещ, укляя, густера – 15, язь – 19, красноперка – 20 видов. Представители отряда лососеобразных (ряпушка, снеток) начинают встречаться при численном составе ихтиоценозов 11–15, но наибольшего развития достигают при максимальных значениях (> 20), что свойственно для относительно крупных водоемов.

Таблица 2.

Встречаемость видов рыб в обследованных озерах различных регионов Европы, %

Виды рыб	Беларусь	Литва*	Эстония*	Ленинградская обл. РФ*	Вологодская обл. РФ*	Швеция*
Окунь	99	100	97	97	89	96
Щука	97	100	97	94	82	72
Плотва	96	100	83	78	76	67
Ерш	75	80	63	71	63	2
Налим	51	45	49	70	56	68
Лещ	75	90	58	38	46	10
Язь	50	–	11	37	43	1
Карась	95	50	54	30	38	–
Укляя	62	100	26	19	18	10
Густера	57	90	20	11	12	–
Линь	91	100	63	15	5	–
Красноперка	78	78	58	13	7	–
Судак	25	39	–	3	7	–
Ряпушка	8	50	3	3	–	32
Снеток	8	0,5	1	5	6	1
Угорь	23	–	–	3	–	58

* – приведено по Л.А. Жакову [14]

Таблица 3.

Частота парной встречаемости видов рыб в озерах Беларуси, %

Виды	Окунь	Щука	Плот- ва	Ка- рась	Линь	Ерш	Крас- но- перка	Лещ	Уклея	Гус- тера	Язь	Налим	Судак	Угорь	Вер- хов- ка	Ряпуш- ка	Снеток
Окунь	–	99	97	95	91	82	78	76	63	58	56	52	25	23	9	8	8
Щука	100	–	98	98	85	83	79	78	67	59	51	52	26	23	8	8	8
Плотва	100	100	–	97	94	85	81	78	64	60	52	53	26	24	7	8	8
Карась	99	98	99	–	93	82	81	78	64	59	53	52	26	24	9	8	8
Линь	100	100	99	98	–	88	84	81	74	64	57	56	27	25	9	9	8
Ерш	100	100	100	97	98	–	88	87	76	67	59	63	31	28	6	10	9
Красно- перка	100	100	100	97	98	91	–	89	81	62	61	61	32	28	7	10	9
Лещ	100	100	100	97	97	94	92	–	75	72	64	62	33	30	6	9	10
Уклея	100	100	100	99	100	98	94	91	–	79	73	73	37	37	4	13	12
Густера	100	100	100	98	99	96	94	95	84	–	74	73	41	38	5	12	13
Язь	100	100	100	99	100	80	94	92	89	69	–	80	44	43	5	14	14
Налим	100	100	100	97	100	100	92	91	88	83	76	–	47	56	4	16	15
Судак	100	100	100	100	100	100	100	100	96	95	91	96	–	68	4	11	11
Угорь	100	100	100	100	100	100	98	98	100	90	96	100	72	–	4	24	31
Вер- ховка	90	81	90	90	62	52	62	48	24	43	29	24	14	10	–	5	5
Ряпушка	100	100	100	100	100	100	94	83	100	89	94	100	33	61	6	–	44
Снеток	100	100	100	100	100	100	94	100	100	100	100	100	65	94	6	47	–

Таблица 4.

Зависимость вероятности встречаемости видов рыб от объема ихтиоценоза, %

Виды	Объем ихтиоценоза, видов																			
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21–25
Окунь	75	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Щука	50	50	89	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Плотва			89	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Карась	50	100	89	100	77	91	94	88	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Линь			11	63	77	91	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Ерш			11	13	38	45	76	88	95	94	95	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Красно-перка					38	64	71	75	100	100	90	93	100	100	100	100	100	80	100	100
Лещ				13	15	64	65	69	95	88	95	100	85	100	100	100	100	100	100	100
Уклея							6	63	45	81	95	100	85	100	100	100	100	100	100	100
Густера					38		35	38	55	50	75	87	69	100	100	100	100	100	100	100
Язь					8		12	19	20	69	70	60	92	100	89	100	83	100	100	100
Налим					8	9	18	25	25	44	55	80	92	92	100	100	100	80	100	94
Судак										6	10	47	54	67	55	100	100	40	67	72
Угорь											5	20	46	33	55	50	67	60	100	94
Верховка	75	100	11	38	8	18	12	6	5			7		8	11		17			6
Ряпушка										6		7	15	8	22		17	20		44
Снеток														8	22		17	40	33	55

Процессы формирования и сукцессии ихтиоценозов наиболее наглядно проявляются на примере малых и небольших озер, поэтому представляет интерес анализ ситуации, проведенный для этой категории озерных водоемов применительно локальной площади [19]. В качестве полигона для исследований были выбраны три средних по озерности района (Городокский, Полоцкий и Россонский) Витебской обл. Всего было обследовано 50 озер площадью от 1 до 134 га. Установлено, что состав ихтиоценозов малых озер представлен 2–13 видами рыб. Доминируют виды бореального равнинного комплекса, такие как окунь, плотва, щука, в заморных – карась. При наличии водных связей к ним добавляется лещ. Эти виды в большинстве водоемов составляют ядра ихтиоценозов. Сопутствующими являются представители других фаунистических комплексов (лινь, густера, верховка). Уклея, язь и налим встречаются только в сточно-проточных водоемах с благоприятным газовым режимом. Установлено, что встречаемость отдельных видов и объем ихтиоценоза (количество видов в его составе) находятся между собой во взаимосвязи. Озер с количеством сочленов ихтиоценоза один нами не выявлено. Минимальный объем ихтиоценозов для малых озер Белорусского Поозерья – 2, причем в сочетании окунь – щука, окунь – верховка, карась – верховка. Наиболее часто встречаемые сочлены ядер ихтиоценоза – окунь и щука: их присутствие обнаружено в 47 из 50 озер. Если в озере встречается три и более видов, то окунь в нем присутствует обязательно, щука – в большинстве случаев. В свою очередь, если ихтиоценоз представлен четырьмя видами, то как правило три из них – окунь, щука и плотва. Плотва – самый распространенный вид карповых рыб в малых озерах, ее наличие зафиксировано в 84% обследованных озер, тогда как лещ присутствует только в 42%. Если плотва встречается практически во всех малых озерах, где есть окунь и щука, то ерш, преимущественно, отмечается только в тех, где в составе ихтиофауны имеется лещ. Густера является экологическим аналогом леща и в составе ихтиоценозов некоторых малых озер заменяет его. Широкое распространение в малых озерах получил обыкновенный карась. В водоемах с многовидовым составом ихтиофауны он является немногочисленным дополнительным видом, но в мелководных заморных водоемах входит в состав ядер ихтиоценозов. Наличие карася зафиксировано в 84% обследованных малых озер, но только в 10% он является основной рыбой. Это подчеркивает факт роста значения карася по мере развития сукцессий водоемов.

Установлено, что встречаемость рыб и объем ихтиоценозов малых озер в большей степени зависят от морфометрии водоема, чем от состояния среды и кормовой базы (табл. 5).

Таблица 5.

Корреляция между объемом ихтиоценозов и лимническими характеристиками малых озер [19]

Лимнологические характеристики	Коэффициент корреляции
Площадь	+0,61
Глубина максимальная	+0,17
средняя	+0,18
Прозрачность воды	-0,31
Цветность	-0,11
Концентрация гидрокарбонатов	+0,01
Концентрация фосфатов	+0,09
Биомасса зоопланктона	+0,19
Биомасса зообентоса	+0,22

Так, обнаружена значительная положительная корреляция с площадью озер, меньшая – с глубиной и биомассой кормовой базы, и не наблюдается корреляции с солевым составом воды. Низкая прозрачность и высокая цветность воды являются признаком дистрофикации озер, поэтому отрицательная их корреляция с объемом ихтиоценозов вполне закономерна.

Анализ более широкого спектра водоемов, с охватом не только малых, но средних и крупных озер, в целом подтвердил ранее высказанные выводы (табл. 6).

Таблица 6.

Объем ихтиоценоза озер в зависимости от площади водного зеркала

Площадь озер, га	Количество учтенных озер	Число видовых популяций рыб			
		минимум	максимум	среднее	ошибка средней
до 50	120	2	15	8,1	+/-0,28
51–100	50	5	17	11,9	+/-0,39
101–500	68	6	22	12,8	+/-0,46
более 501	34	8	25	17,4	+/-0,79
Всего	272	2	25	11,1	+/-0,28

Проведенный регрессионный анализ собранных данных позволил сделать вывод, что тенденция увеличения числа видовых популяций рыб с ростом площади водоема изменяется по экспоненциальной кривой и описывается степенным уравнением вида [20]:

$$y = a x^b,$$

где x – площадь водоема.

Для нашего случая цифровые значения уравнения приобретают следующий вид: $y = 5,25 x^{0,16}$.

Для всех категорий водоемов прослеживается тенденция роста объема ихтиоценоза с ростом площадных показателей, при этом наиболее ярко эта тенденция вырисовывается между размерными группами до 50 га и от 50 до 100 га площади. Коэффициент корреляции составил $r = 0,7$. Поскольку, как отмечено выше, не выявлено существенных связей объема ихтиоценоза по ряду других морфометрических, гидробиологических и гидрохимических показателей [18, 19], мы расширили анализируемый перечень, проведя сравнение с такими показателями, как генетический тип водоема [17, 20] и группа по рыбохозяйственной классификации [15, 16, 20].

Понятие генетического типа комплексно совмещает показатели трофического уровня, площади и глубины водоема. В этом случае отмечается достаточно четкая картина изменения объема ихтиоценоза в ряду мезотрофные → эвтрофные → дистрофные водоемы. Отрицательное значение коэффициента корреляции ($r = -0,5$) подчеркивает тенденцию уменьшения числа встречаемых видовых популяций по мере изменения трофического статуса водоема (табл. 7).

Таблица 7.

Объем ихтиоценоза в зависимости от генетического типа озер

Генетический тип озер	Количество учтенных озер	Число видовых популяций рыб			
		минимум	максимум	среднее	ошибка средней
I	13	6	20	11,62	+/- 1,0
II	11	7	25	16,09	+/- 1,99
III ₁	36	6	24	15,69	+/- 0,74
III ₂	81	2	22	11,02	+/- 0,43
III ₃	107	4	23	10,22	+/- 0,35
IV ₁	11	2	12	7,36	+/- 0,94
IV ₂	13	2	10	5,15	+/- 0,66
Всего	272	2	25	11,13	+/- 0,28

Примерно сходная картина отмечена и для групп водоемов классифицируемых по рыбохозяйственной значимости ($r = 0,6$). Так в ряду от сигово-сетковых к карасево-линевым водоемам отмечено закономерное убывание объема ихтиоценоза (табл. 8).

Частичным объяснением этого тренда может служить тот факт, что максимальные объемы ихтиоценозов установлены для крупных мезотрофных и слабоэвтрофных водоемов, относимых по генетическому типу к категориям II и III₁, а по рыбохозяйственной классификации к сигово-сетковой и лещево-судацкй группам. В Беларуси типичные олиготрофные озера не представлены, сукцессии рыбного населения идут путем замены сиговых непосредственно карповыми рыбами [6, 18], поэтому сиговые рыбы и корюшка использованы в классификации как

виды-маркеры, тогда как основу ихтиоценозов повсеместно составляют виды, относимые к другим фаунистическим комплексам. По этой причине количество экологических ниш, свойственных крупным мезотрофным и слабоэвтрофным озерам, существенно больше, чем в таких же, но с меньшей площадью либо с большей степенью эвтрофирования. Минимальные значения объемов ихтиоценозов (2) отмечены для малых озер, лежащих на водоразделах и среди верховых болот, дистрофный статус которых приобретен, минуя стадию гиперэвтрофикации, вследствие особенностей водосбора.

Таблица 8.

Объем ихтиоценоза в зависимости от группы водоема по рыбохозяйственной классификации

Классификационная группа озер	Количество учтенных озер	Число видовых популяций рыб			
		минимум	максимум	среднее	ошибка средней
Сигово-нетковые	8	10	25	17,75	+/- 2,06
Лещево-судачьи	26	12	24	17,46	+/- 0,62
Лещово-щушь-плотвичные	82	6	23	12,87	+/- 0,42
Окунево-плотвичные	110	2	18	9,23	+/- 0,31
Карасево-линевые	46	2	17	7,87	+/- 0,48
Всего	272	2	25	11,13	+/-0,28

Заключение. 1. Встречаемость рыб в водоемах Беларуси определена предшествующей историей развития и зависит от лимнологических показателей.

2. Минимальный объем ихтиоценозов по анализируемым водоемам – 2 вида, максимальный – 25, без учета интродуцентов последнего времени.

3. При встречаемости три и более видов окунь присутствует всегда, щука – в большинстве случаев. В многовидовом составе ихтиоценозов обязательные элементы – окунь, щука, плотва.

4. В составе ихтиоценозов доминирующее значение приобрели представители двух равнинных пресноводных ихтиокомплексов – бореального и понто-каспийского, неизменно входящие в состав ядер. Представители других ихтиокомплексов не получили подобного распространения и могут служить как маркирующая часть, определяющая своеобразие анализируемых сообществ.

5. В многовидовых ихтиоценозах число видов с парной встречаемостью 100% возрастает.

6. Карась и линь в условиях Беларуси широко распространены, встречаясь в 90–95% обследованных водоемов и являются практически обязательным элементом ихтиоценозов с различным числом компонентов.

В ядро ихтиоценозов карась входит только в деградирующих водоемах, при снижении значения прочих видов.

6. Объем ихтиоценоза в значительной степени определяет рыбохозяйственную значимость водоема и больше зависит от площади озера, нежели от глубины и трофического уровня. Не выявлено зависимости объема ихтиоценоза от солевого состава.

Список использованных источников

1. Петухов, В.Б. Ихтиофауна водоемов Беларуси на рубеже XXI века, принципы ее сохранения и использования / В.Б. Петухов // Разнообразие животного мира Беларуси: итоги изучения и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф., Минск, 28–30 ноября 2001 г. – Минск: БГУ, 2001. – С. 241–243.
2. Гулюгин, С.Ю. Новые данные по расширению ареала бычков рода *Neogobius*: песочника *N. fluviatilis*, кругляка *N. melanostomus*, гонца *N. gymnotrachelus* / С.Ю. Гулюгин, Д.Ф. Куницкий // Тез. докл. Международной науч.-техн. конф., посвященной 40-летию пребывания КГТУ на Калининградской земле и 85-летию высшего рыбохозяйственного образования в России (17–19 ноября 1998 г.). – Калининград, 1999. – Ч. 1. – С. 5.
3. Ризевский, В.К. Изменение видового состава ихтиофауны естественных водоемов Беларуси / В.К. Ризевский, А.В. Зубей // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси: сборник научных трудов. – Минск: Бизнесофсет, 2007. – Вып. 23. – С. 176–182
4. Жуков П.И. Рыбы Белоруссии / П.П. Жуков. – Минск: Наука и техника, 1965. – 416 с.
5. Шевцова, Т.М. Ихтиоценозы озер Белорусского Поозерья / Т.М. Шевцова // Весці нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 1999. – № 2. – С. 89–92.
6. Шевцова, Т.М. Сукцессии рыбного населения озер Белорусского Поозерья / Т.М. Шевцова. // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. – Минск, 2003. – С. 631–633.
7. Костоусов, В.Г. Современное состояние ихтиоценоза оз. Нарочь. / В.Г. Костоусов, Г.И. Полякова, И.И. Оношко // Проблемы изучения, сохранения и использования биологического разнообразия животного мира. Тезисы докл. VII зоолог. конференции, Минск, 27–29 сентября 1994 г. – Минск: Наука и техника, 1994. – С.35–37
8. Шевцова, Т.М. Состав фаунистических комплексов рыб водоемов Беларуси. / Т.М. Шевцова, И.А. Ермолаева // Разнообразие животного мира Беларуси: итоги изучения и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф., Минск, 28–30 ноября 2001 г. – Минск: БГУ, 2001. – С. 257.
9. Шевцова, Т.М. Фаунистические комплексы рыб водоемов Беларуси / Т.М. Шевцова, И.А. Ермолаева // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси: сборник научных трудов / Республиканское унитарное предприятие "Институт рыбного хозяйства Национальной академии наук Беларуси". – Минск, 2006. – Вып. 22. – С. 225–240.
10. Савина, Н.О. Рыбные ресурсы озер Белорусской ССР и перспективы их улучшения / Н.О. Савина // Тр. Белорусского отд. ВНИОРХ. – 1957. – Т. 1. – С. 71–103.

11. Савина, Н.О. Сырьевые рыбные запасы Нарочанской группы озер / Н.О. Савина // Труды V науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. – Минск, 1959. – С. 109–117.
12. Штейфельд, А.Л. Состояние запасов и уловы рыб в оз. Дривяты / А.Л. Штейфельд, Т.Г. Соболев // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. – М.: Наука, 1970. – С.150–164.
13. Боровик, Е.А. Рыбопромысловые озера Белоруссии / Е.А. Боровик. – Минск, Наука и техника, 1970. – 200 с.
14. Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-запада СССР / Л.А. Жуков. – М.: Наука, 1984. – 144 с.
15. Система рыбохозяйственной классификации озер Беларуси. / Костоусов В.Г. [и др.] // Материалы I конгресса ихтиологов России. Астрахань, сентябрь, 1997. – М., 1997. – С. 116.
16. Костоусов, В.Г. Система рыбохозяйственной классификации водоемов и критерии, ее определяющие / В.Г. Костоусов // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси: сборник научных трудов / Научно-исследовательское республиканское унитарное предприятие "Белорусский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства". – Минск, 2002. – Вып.18. – С. 164–172.
17. Озера Белоруссии / О.Ф. Якушко [и др.]. – Мн.: Ураджай, 1988. – С. 25–29.
18. Костоусов, В.Г. Структура ихтиоценозов и направление сукцессий в них на примере озер национальных парков Республики Беларусь / В.Г. Костоусов / Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. – Минск: БГУ, 2003. – С. 589–591.
19. Костоусов, В.Г. Видовое разнообразие и продуктивность ихтиоценозов малых озер и причины их определяющие / В.Г. Костоусов // Разнообразие животного мира Беларуси: итоги изучения и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф., Минск, 28–30 ноября 2001 г. – Мн.: БГУ, 2001. – С. 215–217.
20. Костоусов, В.Г. Рыбопродуктивность озер Беларуси и факторы, ее определяющие / В.Г. Костоусов // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси: сборник научных трудов / Республиканское дочернее унитарное предприятие "Институт рыбного хозяйства" Республиканского унитарного предприятия "Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по животноводству". – Минск, 2010. – Вып. 26. – С. 158–172.