



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 4. С. 466–477

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2021, vol. 21, iss. 4, pp. 466–477

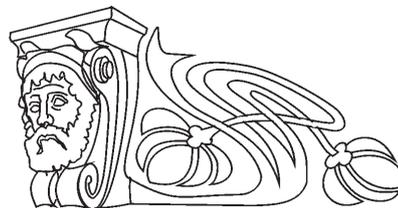
<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-4-466-477>

Научная статья

УДК 574.5:597.5+57.044:504.4.054

Особенности видового состава и структуры сообществ рыб в малых антропогенных водоемах с разным содержанием растворенного минерального азота



Б. Г. Котегов

Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт биологической промышленности, Россия, 141142, Московская область, г. Лосино-Петровский, пос. Биокombината, д. 17

Котегов Борис Георгиевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией санитарии, rutilus@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0749-2899>

Аннотация. В 22 малых антропогенных водоемах площадью от 0.4 до 62 га, расположенных на территории Удмуртской Республики, произведены отловы представителей ихтиофауны и взяты пробы воды на анализ содержания NO_3^- , NO_2^- и NH_4^+ в конце весны. Во многих водоемах отмечены концентрации аммония, превышающие предельно допустимые рыбохозяйственные нормативы качества воды, в некоторых – также нитритов. Пруды, в составе рыбного населения которых присутствовали зоопланктофаги – уклейка *Alburnus alburnus* (L.) и верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel), статистически значимо отличались повышенным содержанием общего растворенного минерального азота от водоемов, где эти два вида рыб зарегистрированы не были. Для окуневых водоемов выявлена отрицательная и статистически значимая связь численной доли речного окуня *Perca fluviatilis* L. в уловах с уровнем загрязнения воды ионными формами азота.

Ключевые слова: пруды, сообщества рыб, зоопланктофаги, антропогенное загрязнение, минеральный азот

Для цитирования: Котегов Б. Г. Особенности видового состава и структуры сообществ рыб в малых антропогенных водоемах с разным содержанием растворенного минерального азота // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21, вып. 4. С. 466–477. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-4-466-477>

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Features of the species composition and structure of fish communities in small anthropogenic reservoirs with different content of dissolved mineral nitrogen

B. G. Kotegov

Russian Research and Technological Institute of Biological Industry, 17 Biocombinat, Losino-Petrovsky141142, Moscow region, Russia

Boris G. Kotegov, rutilus@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0749-2899>

Abstract. In 22 small anthropogenic reservoirs with an area of 0.4 to 62 ha located in the territory of the Udmurt Republic, individuals of different fish species were captured and water samples were taken in late spring for analysis of NO_3^- , NO_2^- and NH_4^+ content. In many reservoirs, concentrations of ammonium exceed the maximum permissible according to the fishing standards for water quality, and in some this is also the case with nitrites. Ponds with zooplanktophages (bleak *Alburnus alburnus* (L.) and belica *Leucaspis delineates* (Heckel)) present in fish communities were statistically significantly different in the increased content of total dissolved mineral nitrogen from reservoirs where these two fish species were not registered. In perch and roach reservoirs, the numerical proportion of river perch *Perca fluviatilis* was negatively and statistically significantly related to the level of their contamination with nitrogen ionic forms.

Keywords: ponds, fish communities, zooplanktophages, anthropogenic pollution, mineral nitrogen

For citation: Kotegov B. G. Features of the species composition and structure of fish communities in small anthropogenic reservoirs with different content of dissolved mineral nitrogen. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2021, vol. 21, iss. 4, pp. 466–477. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-4-466-477>

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)



Введение

Поступление сточных вод с водосборов, трансформированных хозяйственной деятельностью, способствует увеличению концентраций загрязняющих веществ в реках, а зарегулирование речного стока плотинами, в свою очередь, приводит к задержанию и накоплению многих из них в искусственно созданных водоемах – водохранилищах и прудах, снижая показатели качества воды и усиливая процессы их эвтрофирования [1–3]. Примером таких веществ, обладающих разнонаправленными биологическими эффектами действия и приводящих к неоднозначным экологическим последствиям при поступлении их в водоемы в разных формах и концентрациях, могут служить растворимые неорганические соединения азота: соли нитратов, нитритов и аммония. С одной стороны, попадая со сточными водами извне или образуясь автохтонно при разложении органических веществ, они становятся неотъемлемой частью минеральной базы питания водных продуцентов, в первую очередь организмов фитопланктона, способствуя наряду с фосфатами повышению биологической продуктивности и трофического статуса водоемов [4–6]. В то же время в повышенных концентрациях ионы NO_3^- , NO_2^- и NH_4^+ способны вызывать патологические изменения в организмах пресноводных животных, а в случае достижения летальных доз, различающихся для разных таксонов, стадий жизненного цикла, возраста и физиологического состояния, приводить к их избирательной гибели [7–10]. Как следствие, данные химические формы азота могут рассматриваться не только как биогенные вещества, но и как экотоксиканты.

Вклад различных антропогенных источников химического загрязнения в изменение приходно-расходного баланса растворенного минерального азота, содержащегося в континентальных водных экосистемах, достаточно хорошо изучен [11, 12]. Основные «поставщики» нитратов, нитритов и аммония в пресные водоемы – объекты сельского хозяйства, городского коммунального хозяйства и пищевой промышленности. В Удмуртской Республике большинство водоемов и водотоков тоже подвержено загрязняющему влиянию таких хозяйственных объектов. Во многих сельских и городских прудах региона регулярно регистрируются превышения санитарно-гигиенических и рыбохозяйственных нормативов содержания аммония и нитритов, которые наряду с органическими веществами являются основными антропогенными химическими загрязнителями данных водоемов [13, 14] и их притоков [15]. Ранее по результатам исследования ряда малых прудов, расположенных на территории Удмуртии, было

установлено, что при усилении антропогенной нагрузки со стороны сельскохозяйственной деятельности и урбанизированной среды видовая и экологическая структура сообществ рыб, обитающих в них, направленно изменяется [16].

Цель настоящей работы – выяснить особенности видового состава и структуры сообществ рыб в малых антропогенных водоемах, в разной степени подверженных загрязнению растворенными минеральными формами азота.

Материалы и методы

Исследования проведены в центральных и восточных районах Удмуртской Республики на 22 малых водных объектах, представленных плотинными и дамбовыми прудами, а также обводненными карьерами и копанями. Водоемы расположены в черте крупного промышленного города Ижевска, в его пригородной зоне, на территориях добычи полезных ископаемых (нефти, торфа, песка и гравия), а также в сельской местности. Все они относятся к бассейнам правобережных притоков реки Камы, в первую очередь средних рек Иж и Сива (рис. 1, табл. 1), и выполняют средообразующие функции на локальных территориях, измененных антропогенной деятельностью. Большинство водоемов используется для любительского рыболовства, некоторые из них (№№ 1, 6, 16) – в частных рыбохозяйственных целях, другие (№№ 2, 7–10, 17) – для массовой летней рекреации. Ряд водоемов выполняет функции отстойников-биофильтров, принимающих неорганизованные загрязненные стоки с водосборов, трансформированных влиянием нефтедобычи (№№ 4, 18–20, 22) или урбанизации (№№ 3, 12–14). Три водоема (№№ 5, 11, 15), расположенные в пригороде г. Ижевска, выполняют также противопожарные функции. Бессточный карьерный водоем № 21, находящийся в рекреационной зоне национального парка «Нечкинский», используется в учебно-познавательных и научно-просветительских целях.

Протяженность водосборного бассейна каждого из водоемов (кроме № 21) определена как расстояние от места вытекания из него зарегулированной реки или иного постоянного/временного стока до наиболее удаленной точки водораздела по доступным картографическим материалам. Информация о площади водного зеркала большинства плотинных прудов взята из базы данных Экологического портала Удмуртской Республики на интернет-сайте eco18.ru, у остальных водоемов площадь измерена по картографическим материалам с помощью цифровых инструментов интернет-сайта kosmosnimki.ru.

Отловы представителей ихтиофауны в исследованных водоемах произведены в летние

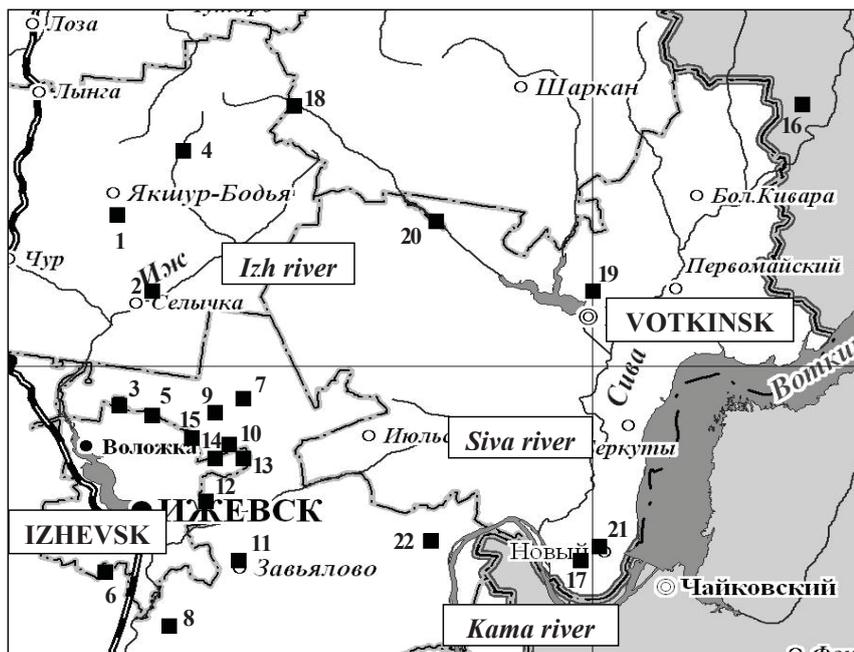


Рис. 1. Карта-схема района исследований с указанием местоположения водоемов (нумерацию см. табл. 1)

Fig. 1. Map of the research area with the location of reservoirs (numbering as in Table 1)

Таблица 1 / Table 1

Основные гидрографические характеристики исследованных водоемов
Main hydrographic characteristics of the studied reservoirs

№ водоема / Reservoir no.	Зарегулированный (или вытекающий) водоток / Regulated (or flowing) watercourse	Речной бассейн / River basin	Протяженность водосбора, км / Catchment length, km	Площадь водоема, га / Reservoir area, ha
1	Сельчка / Selychka	Иж / Izh	12.7	34.9
2	Ручей-приток Ижа / Tributary of Izh	Иж / Izh	0.8	15.7
3	Игерманка / Igermanka	Иж / Izh	3.8	10.2
4	Большой Иж / Bolshoy Izh	Иж / Izh	6.8	7.3
5	Орловка / Orlovka	Иж / Izh	1.0	0.7
6	Пироговка / Pirogovka	Иж / Izh	25.3	38.1
7	Вожойка / Vozhoyka	Иж / Izh	11.0	19.1
8	Старая Кенка / Staraya Kenka	Иж / Izh	9.6	18.9
9	Ягулка / Jagulka	Иж / Izh	7.9	13.6
10	Ручей-приток Вожойки / Tributary of Vozhoyka	Иж / Izh	1.6	10.1
11	Будвайка / Budvayka	Иж / Izh	9.8	7.6
12	Чемошурка / Chemoshurka	Иж / Izh	4.6	6.2
13	Тонковка / Tonkovka	Иж / Izh	3.8	1.6
14	Старковка / Starkovka	Иж / Izh	1.7	1.5
15	Ручей-приток Каркашурки / Tributary of Karashurka	Иж / Izh	1.4	0.4
16	Ручей-приток Вахринки / Tributary of Vakhrinka	Сива / Siva	3.2	1.9
17	Язевка / Jazjovka	Сива / Siva	4.1	62.3
18	Вотка / Votka	Сива / Siva	8.8	23.8
19	Березовка / Berjozovka	Сива / Siva	5.9	7.2
20	Вотка / Votka	Сива / Siva	27.3	0.9
21	Нет / No	Кама / Kama	0.8	0.6
22	Докшанка / Dokshanka	Кама / Kama	6.8	0.7



периоды 2009–2019 гг. различными орудиями лова: набором ставных сетевых экранов размером 1.0 × 0.8 м с ячейей от 12 до 27 мм, ставными жаберными сетями размером 30 × 2 м с ячейей 18 и 30 мм, подъемником размером 1 × 1 м с ячейей 3 мм, придонным ловушками, мальковым сачком и крючковыми снастями. Всего отловлено более 3000 экземпляров рыб, не считая сеголетков. Для более полного выявления видового состава рыб дополнительно проводились осмотры уловов местного населения в полевых условиях. Видовые названия рыб приведены в соответствии с обновляемыми сводками международной электронной базы данных на интернет-сайте fishbase.de.

Пробы воды на химический анализ взяты в прибрежной акватории исследованных водоемов в репродуктивных биотопах основных массовых видов рыб в сроки их нереста и эмбриогенеза: в 2018 г. – в первой половине мая, в 2019 г. – во второй половине мая. Анализ проб воды на содержание ионов аммония, нитритов и нитратов проводился в день их отбора в лаборатории Удмуртского государственного университета по аттестованному методикам количественного химического анализа, допущенным для целей государственного экологического контроля.

Суммарное содержание в воде растворенного минерального азота ($N_{\Sigma\text{мин}}$) как биогенного химического элемента определено стандартным расчетным методом по значениям концентраций всех трех ионов для каждой пробы. Кроме того, по первичным результатам химического анализа рассчитан интегральный показатель загрязнения воды неорганическими формами азота (ИЗВ_N) как сумма отношений измеренных концентраций трех ионов к величинам их предельно допустимых концентраций (ПДК), утвержденных Минсельхозом РФ для водоемов рыбохозяйственного значения и составляющих 0.5 мг/дм³ для аммония, 0.08 мг/дм³ для нитритов, 40 мг/дм³ для нитратов.

Для анализа связей количественных показателей между собой использован ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Парный сравнительный анализ данных проведен по ранговому критерию Манна – Уитни (U). Для расчетов использованы стандартные пакеты компьютерных программ MS Excel и Statistica.

Результаты и их обсуждение

По результатам сбора ихтиологического материала в исследованных водоемах было установлено обитание 17 видов рыб (табл. 2).

Таблица 2 / Table 2

Видовой состав ихтиофауны и число видов рыб, обитающих в исследованных водоемах
Species composition of the ichthyofauna and the number of fish species living in the studied reservoirs

№ водоема / Reservoir no.	<i>Rutilus rutilus</i>	<i>Perca fluviatilis</i>	<i>Carassius carassius</i>	<i>Carassius gibelio</i>	<i>Leucaspis delineatus</i>	<i>Alburnus alburnus</i>	<i>Tinca tinca</i>	<i>Esox lucius</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	<i>Gobio gobio</i>	<i>Barbatula barbatula</i>	<i>Abramis brama</i>	<i>Gymnocephalus cernua</i>	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	<i>Sander lucioperca</i>	<i>Phoxinus phoxinus</i>	<i>Squalius cephalus</i>	Общее число видов / Total number of species
1	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	7
2	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	5
3	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
4	+	+	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	6
5	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
6	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
7	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
8	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	5
9	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
10	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
11	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
12	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	9
13	-	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	7
14	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
15	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	5
16	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	4
17	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	7
18	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
19	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
20	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+	9
21	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
22	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	7

Примечание. «+» – вид присутствует в водоеме, «-» – вид отсутствует в водоеме.

Note. “+” – the species is present in the reservoir, “-” – the species is not present in the reservoir.



В плотинных прудах и обводненных карьерах площадью более 5 га, как правило, доминировала по численности плотва *Rutilus rutilus* (L.). Во многих из таких водоемов высокие показатели обилия имел также речной окунь *Perca fluviatilis* L., а в других – наряду с плотвой наиболее многочисленными видами рыб были верховка *Leucaspis delineatus* (Heckel) и уклейка *Alburnus alburnus* (L.). Достаточно обычными, но менее многочисленными представителями ихтиофауны в некоторых из этих водоемов были щука *Esox lucius* L., линь *Tinca tinca* (L.), серебряный карась *Carassius gibelio* (Bloch) и золотой карась *Carassius carassius* (L.). Реже здесь отмечались другие лимнофильные виды рыб – сазан *Cyprinus carpio* L., представленный вселенной одомашненной формой – карпом, а также лещ *Abramis brama* (L.) и ерш *Gymnocephalus cernua* (L.). Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.) зарегистрирована лишь в одном из плотинных прудов (№ 1), который много лет используется для вылова рыбы частным рыболовным хозяйством «Карашурское». В самом большом из исследованных водоемов – выработанном и обводненном карьере песчано-гравийных материалов (№ 17), соединенном протокой с устьевой областью реки Сивы, – был отловлен ювенильный экземпляр судака *Sander lucioperca* (L.). В городском Чемошурском пруду (№ 12) в его подпорных зонах и на мелководьях отмечены также обыкновенный пескарь *Gobio gobio* (L.) и усатый голец *Barbatula barbatula* (L.).

В малых антропогенных водоемах, имеющих площадь менее 2 га, структура сообществ рыб оказалась более разнотипной и во многом зависела от степени проточности конкретного водоема. Так, в одном из прудов, представленном небольшим участком среднего течения реки Вотки, зарегулированным плотиной с поверхностным водосливом и высоким расходом воды (№ 20), как и в крупных прудах доминировала плотва. Наряду с окунем, щукой, уклейкой и рядом типичных лимнофилов здесь был отловлен также голавль *Squalius cephalus* (L.) – реофил, более обычный для проточных участков рассматриваемой реки. В остальных плотинных прудах и проточной копани (№ 15) аналогичного размера перечисленные выше виды ихтиофауны как постоянные их обитатели отсутствовали совсем. Доминирующие комплексы в сообществах рыб были представлены здесь верховкой и одним из двух придонных видов – обыкновенным пескарем или золотым карасем. Из других представителей ихтиофауны с меньшими показателями обилия в этих водоемах зарегистрированы серебряный карась, линь и карп. В одном из самых малых

плотинных прудов (№ 22) отловлен экземпляр обыкновенного голяна *Phoxinus phoxinus* (L.), реофильного вида рыб, по-видимому, случайно попавшего в данный водоем из ручьевых притоков. В единственном полностью бессточном водоеме – старом и мелководном обводненном карьере (№ 21) – отмечен лишь золотой карась с высокой численностью и серебряный карась как редкий вид.

По результатам химического анализа воды в конце весенних периодов 2018–2019 гг. зарегистрировано превышение рыбохозяйственных нормативов предельно допустимого содержания аммония в 12 из 22 исследованных водоемов, нитритов – в четырех из них. Майские концентрации нитратов ни в одном из водоемов не превышали значений ПДК, но абсолютные их величины в разных прудах различались в несколько десятков раз (табл. 3). Наименьшее суммарное содержание растворенного минерального азота ($N_{\Sigma\text{мин}}$ менее 0.3 мг/дм^3) было зарегистрировано в двух обводненных карьерах (№№ 2 и 21), выработанных в результате добычи песчано-гравийных материалов, расположенных за пределами городских территорий и имеющих небольшой удельный водосбор с высокой степенью облесенности. Практически на порядок больше содержалось этого биогенного элемента в конце весны в самом загрязненном водоеме, Чемошурском пруду (№ 12), на водосборе которого сосредоточены разнообразные источники антропогенного загрязнения: промышленные предприятия г. Ижевска, объекты транспортной инфраструктуры (автогаражи, автостоянки и т.п.), многоэтажные жилые здания и коттеджи, садово-огородные массивы и сельхозугодья.

Концентрации отдельных ионов (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+) и суммарного минерального азота в исследованных водоемах в мае 2019 года были положительно и статистически значимо связаны с протяженностью их водосборов (табл. 4). Аналогичная тенденция прослежена и в 2018 г., что свидетельствует о преимущественно аллохтонном характере весеннего происхождения рассматриваемых неорганических веществ, особенно нитратов, растворенных в воде этих водоемов. С учетом значительной степени антропогенной трансформации водосборной территории тех прудов, в которых отмечено наибольшее содержание минеральных форм азота (в первую очередь № 11 и 12), следует признать хозяйственную деятельность основным фактором, влияющим на уровни поступления этого биогенного элемента в рассматриваемые пресноводные экосистемы.

Таблица 3 / Table 3

Майское содержание нитратов, нитритов, аммония и общего минерального азота ($N_{\Sigma\text{мин}}$) в исследованных водоемах (мг/дм^3), а также интегральный показатель загрязнения воды тремя ионами (ИЗВ_N)

May content of nitrates, nitrites, ammonium and total mineral nitrogen ($N_{\Sigma\text{мин}}$) in the studied reservoirs (mg/dm^3), as well as the integral index of water contamination with three ions (IWC_N)

№ водоема / Reservoir no.	2018 год / Year 2018					2019 год / Year 2019				
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$N_{\Sigma\text{мин}} / N_{\Sigma\text{мин}}$	ИЗВ _N / IWC _N	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$N_{\Sigma\text{мин}} / N_{\Sigma\text{мин}}$	ИЗВ _N / IWC _N
1	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	4.36	0.044	0.38	1.293	1.42
2	0.32	0.021	0.26	0.279	0.79	0.55	<0.020	0.18	0.270	0.62
3	3.20	0.056	0.94*	1.470	2.66	1.71	<0.020	0.51*	0.789	1.31
4	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	2.39	0.040	0.49	0.933	1.54
5	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	0.53	<0.020	0.27	0.337	0.81
6	4.70	0.052	0.68*	1.606	2.13	0.37	0.029	0.79*	0.706	1.95
7	3.39	0.080	1.14*	1.676	3.36	0.68	0.078	1.22*	1.126	3.43
8	3.90	0.090*	0.58*	1.359	2.38	2.32	0.068	0.46	0.902	1.83
9	3.80	0.055	0.39	1.178	1.56	2.02	0.042	0.74*	1.044	2.06
10	0.35	0.032	0.47	0.454	1.35	0.74	0.021	0.28	0.391	0.84
11	8.30	0.090*	0.55*	2.329	2.43	7.11	0.073	0.33	1.884	1.75
12	11.30	0.180*	0.55*	3.034	3.63	13.10	0.181*	0.40	3.324	3.39
13	0.90	0.031	0.27	0.426	0.96	0.67	0.022	0.26	0.358	0.81
14	0.80	0.047	0.80*	0.817	2.21	0.60	<0.020	0.92*	0.857	2.11
15	4.40	0.100*	1.11*	1.887	3.58	0.97	<0.020	1.03*	1.026	2.33
16	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	0.84	<0.020	0.37	0.484	1.01
17	0.70	<0.020	0.29	0.390	0.85	1.00	<0.020	0.33	0.489	0.94
18	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	2.02	0.028	0.40	0.776	1.20
19	0.70	<0.020	0.58*	0.615	1.43	1.73	<0.020	0.39	0.700	1.07
20	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	нд / nd	4.78	0.067	0.63*	1.590	2.22
21	0.24	<0.020	0.30	0.295	0.86	0.13	<0.020	0.24	0.218	0.72
22	4.20	0.08	0.63*	1.463	2.37	2.28	0.032	0.40	0.836	1.26

Примечание. «нд» – нет данных, * – величины, превышающие ПДК для водоемов рыбохозяйственного значения.

Note. “nd” – no data, * – values exceeding the maximum permissible concentration (MPC) for reservoirs of fishery significance.

Таблица 4 / Table 4

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) майского содержания нитратов, нитритов, аммония и общего минерального азота ($N_{\Sigma\text{мин}}$) в исследованных водоемах со значениями их площади и протяженности водосборов

Rank correlation coefficients (r_s) of the may content of nitrates, nitrites, ammonium and total mineral nitrogen ($N_{\Sigma\text{мин}}$) in the studied reservoirs with the values of their area and length of catchments

Характеристика водоема / Characteristics of the reservoir	2018 год / Year 2018				2019 год / Year 2019			
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$N_{\Sigma\text{мин}} / N_{\Sigma\text{мин}}$	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$N_{\Sigma\text{мин}} / N_{\Sigma\text{мин}}$
Площадь водоема / Reservoir area	-0.019	-0.124	-0.088	-0.059	0.104	0.268	0.076	0.098
Протяженность водосбора / Catchment length	0.637*	0.396	0.347	0.563*	0.578*	0.770*	0.479*	0.673*

Примечание. * – значения, соответствующие уровню значимости $p < 0.05$.

Note. * – values corresponding to the significance level $p < 0.05$.



С использованием данных табл. 2 и 3 нами проведен сравнительный анализ гидрохимических особенностей водоемов, предварительно разделенных на альтернативные группы по критерию присутствия/отсутствия в составе их сообществ того или иного вида рыб. Выяснено, что водоемы, в которых обитали верховка и уклейка, статистически значимо отличались от водоемов,

где эти виды ихтиофауны зарегистрированы не были, повышенным содержанием растворенных минеральных соединений азота. Наоборот, линь отловлен в тех водоемах, где концентрации ионных форм азота в конце весны в среднем были значительно ниже, чем в водоемах, характеризующихся отсутствием этого вида в составе сообществ рыб (табл. 5, рис. 2).

Таблица 5 / Table 5

Значения критерия Манна – Уитни (U) при сравнении альтернативных групп водоемов, в которых присутствовали или отсутствовали отдельные виды рыб, по содержанию минеральных форм азота
Values of the Mann – Whitney criterion (U) when comparing alternative groups of reservoirs in which certain fish species were present or absent, according to the content of mineral forms of nitrogen

Вид рыб / Species of fishes	2018 год / Year 2018				2019 год / Year 2019			
	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	N _{Σмин} / N _{Σmin}	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	N _{Σмин} / N _{Σmin}
Плотва / Roach	24.0	25.5	25.0	22.0	22.0*	22.0*	42.0	27.0
Окунь речной / European perch	24.0	25.5	25.0	22.0	22.0*	22.0*	42.0	27.0
Карась золотой / Scusian carp	24.0	21.0	31.0	30.0	52.0	55.0	48.0	52.0
Карась серебряный / Prussian carp	15.0	18.5	20.0	15.0	45.0	51.0	50.5	53.0
Верховка / Belica	8.0*	8.5*	12.0*	6.0*	31.0	24.0	18.5	17.0*
Уклейка / Bleak	6.0*	12.0	22.0	6.0*	29.0	11.0**	26.5*	16.0**
Линь / Tench	19.0	10.5*	16.5	13.0	47.5	42.0	30.5	27.0*
Щука / Northern pike	22.0	16.5	25.0	20.0	43.0	46.0	52.5	51.0

Примечание. * – значения, соответствующие уровню значимости $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.
 Note. * – values corresponding to the significance level $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

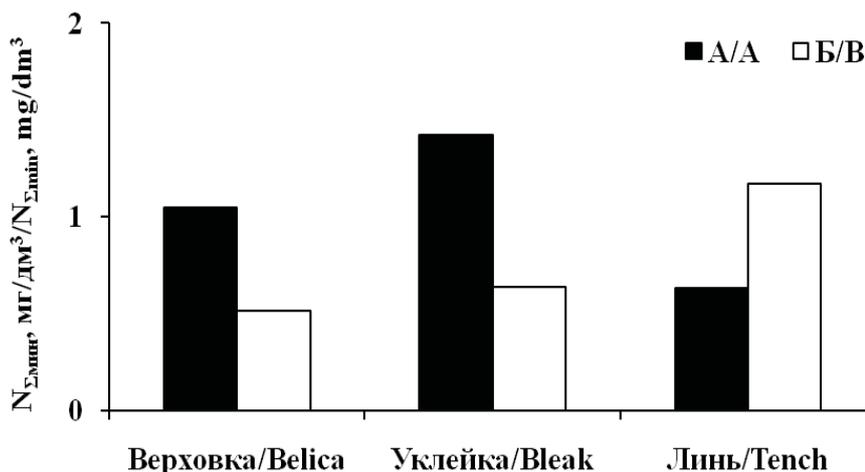


Рис. 2. Средние значения суммарного содержания растворенного минерального азота (N_{Σмин}, мг/дм³) в водоемах, где в составе сообществ присутствовали (А) или отсутствовали (Б) определенные виды рыб

Fig. 2. Average values of the total content of dissolved mineral nitrogen (N_{Σmin}, mg/dm³) in reservoirs where certain fish species were present (A) or absent (B) as part of communities



Известно, что особи первых двух видов рыб чаще всего занимают трофическую нишу зоопланктофагов в небольших европейских водоемах и водотоках, имея в своем рационе существенную долю планктонных пищевых объектов и питаясь ими в течение всей жизни. Тогда как третий вид – наиболее специализированный бентофаг малых прудов и озер, употребляющий в пищу преимущественно донные и зарослевые формы водных беспозвоночных животных [17, 18]. Мы предполагаем, что благодаря повышенному весеннему поступлению биологически доступных ионных форм азота в некоторые малые пруды, расположенные на антропогенно трансформированных территориях Удмуртии, могла усилиться роль пастбищных планктонных цепей питания в продукционных процессах их экосистем. Так, по литературным данным, самый быстрый прирост численности в водоемах в начале вегетационного сезона за счет внешней биогенной нагрузки происходит у мелкоклеточных активно делящихся пелагических видов водорослей [1, 19]. В свою очередь, массовые представители одноклеточного фитопланктона наиболее эффективно выедаются планктонными консументами-фильтраторами, в первую очередь, низшими ракообразными из отр. *Daphniiformes* [20, 21], которые часто составляют основу кормовой базы пресноводных рыб-зоопланктофагов в летний период. Вероятно, повышение продуктивности планктона и трофического статуса ряда прудов на фоне их антропогенного загрязнения минеральным азотом способствовало появлению в составе сообществ рыб этих водоемов специализированных планктоядных видов, таких как верховка и уклейка.

Увеличение доли некоторых короткоцикловых видов-планктофагов в сообществах пресноводных рыб в условиях прогрессирующего эвтрофирования отмечалось ранее другими авторами – на примере озер Северо-Запада России [22, 23]. Не исключено, что устойчивое повышение трофического статуса многих пресных водоемов наряду с изменением региональных температурных условий является также фактором, благоприятствующим в последние десятилетия активному расселению верховки и уклейки за пределы их естественного ареала – в водоемы и водотоки, относящиеся к бассейну Северного Ледовитого океана [24–27]. Оба вида рыб в целом достаточно теплолюбивы и занимают сходные трофические ниши. По нашим наблюдениям, уклейка более требовательна к степени проточности водоема и не встречается в самых малых, сильно зарастающих застойных прудах и пойменных озерах, где верховка часто доминирует по численности

вместе с золотым карасем. Однако в крупных и проточных плотинных прудах с доминированием плотвы уклейка может иметь более высокую численность, чем верховка, проявляя повышенную конкурентоспособность при совместном их обитании, возможно, в силу более раннего начала нереста и большей абсолютной плодовитости.

Статистически значимые отличия окунево-плотвичных водоемов от тех, где эти два вида рыб зарегистрированы не были, по содержанию нитратов и нитритов в мае 2019 г. (см. табл. 5), скорее всего, носили косвенный характер. Так, на более значимом уровне рассматриваемые альтернативные группы водоемов отличались по протяженности водосбора ($U = 15.5$; $p < 0.01$), а выше мы уже отмечали наличие достаточно тесной связи значений концентраций NO_3^- и NO_2^- с протяженностью водосбора исследованных водоемов по результатам анализа этого года (см. табл. 3). По нашему мнению, больший интерес представляет тенденция в изменении количественного соотношения плотвы и речного окуня в окунево-плотвичных прудах с разным уровнем загрязнения минеральным азотом в конце весны. Численная доля плотвы от общей величины уловов рыб ставными экранами и сетями во всех водоемах, в которых она была отмечена, составляла около 50% или более (табл. 6). Речной окунь встречался там же, где и плотва, но его доля в уловах из разных водоемов заметно различалась. В одних случаях число пойманных экземпляров плотвы и окуня было сопоставимо (водоемы № 2, 8, 17, 19), а в других – доля окуня в уловах не превышала 4–6% (водоемы № 4, 6, 11, 18), и он уступал свои позиции кодоминанта плотвы по численности уклейке и/или верховке. Последний вид рыб хотя и отсутствовал в уловах объячеивающими орудиями, но в больших количествах был отловлен подъемником в прудах № 4 и 18. При этом выявлена тесная и статистически значимая связь относительной численности трех массовых видов рыб в уловах с содержанием растворенного минерального азота в пробах воды, взятых из 11 водоемов в первой половине мая 2018 г.: положительная у плотвы и уклейки, отрицательная у речного окуня (табл. 7). По наиболее полным данным химического анализа воды, проведенного во второй половине мая 2019 г. для всех 15 окунево-плотвичных водоемов, аналогичная связь достигала уровня статистической значимости только у уклейки. В то же время у окуня величины относительной численности в уловах отрицательно и статистически значимо коррелировали с интегральным показателем загрязнения воды ИЗВ_N , рассчитанным по концентрациям нитратов, нитритов и аммония.



Таблица 6 / Table 6

Относительная численность разных видов рыб, отловленных обьечивающими орудиями лова в окунево-плотвичных водоемах

The relative abundance of different fish species caught by embracing fishing gear in perch-roach reservoirs

№ водоема / Reservoir no.	Плотва / Roach	Окунь речной / European perch	Уклейка / Bleak	Линь / Tench	Щука / Northern pike	Карась золотой / Crucian carp	Лещ / Freshwater bream	Ерш / Ruffe	Красноперка / Rudd	Карась серебряный / Prussian carp	Всего, экз. / Total, ex.
1	0.555	0.377	0	0.011	0.017	0	0	0	0.040	0	175
2	0.464	0.473	0	0.009	0	0	0.018	0.036	0	0	110
3	0.606	0.394	0	0	0	0	0	0	0	0	94
4	0.646	0.049	0.305	0	0	0	0	0	0	0	82
6	0.783	0.043	0.145	0.029	0	0	0	0	0	0	69
7	0.857	0.114	0.029	0	0	0	0	0	0	0	70
8	0.512	0.448	0	0	0.016	0.008	0.016	0	0	0	125
9	0.716	0.266	0.018	0	0	0	0	0	0	0	109
10	0.616	0.372	0	0	0.012	0	0	0	0	0	86
11	0.697	0.047	0.256	0	0	0	0	0	0	0	86
12	0.631	0.230	0.085	0	0	0.048	0	0	0	0.006	165
17	0.543	0.415	0	0.008	0.017	0	0	0.017	0	0	118
18	0.785	0.062	0.015	0.015	0	0.123	0	0	0	0	65
19	0.519	0.466	0	0.015	0	0	0	0	0	0	133
20	0.523	0.315	0.027	0	0.009	0.099	0.027	0	0	0	111

Таблица 7 / Table 7

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) относительной численности массовых видов рыб в уловах из окунево-плотвичных водоемов с майским содержанием минеральных форм азота и интегральным показателем загрязнения тремя ионами (ИЗВ_N)

Rank correlation coefficients (r_s) of the relative abundance of mass fish species in catches from perch-roach reservoirs with the may content of mineral forms of nitrogen and an integral index of three-ion water contamination (IWC_N)

Вид рыб / Species of fishes	2018 год / Year 2018					2019 год / Year 2019				
	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	N _{Σмин} / N _{Σmin}	ИЗВ _N / IWC _N	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	NH ₄ ⁺	N _{Σмин} / N _{Σmin}	ИЗВ _N / IWC _N
Плотва / Roach	0.533	0.370	0.411	0.645*	0.527	-0.057	0.357	0.499	0.307	0.454
Окунь / Perch	-0.702*	-0.507	-0.388	-0.764*	-0.582	-0.198	-0.494	-0.447	-0.468	-0.532*
Уклейка / Bleak	0.800*	0.560	0.249	0.798*	0.565	0.322	0.585*	0.464	0.576*	0.648*

Примечание. * – значения, соответствующие уровню значимости $p < 0.05$.

Note. * – values corresponding to the significance level $p < 0.05$.

Последний факт свидетельствует о том, что механизмы влияния растворенных минеральных соединений азота на изменение видового состава и структуры сообществ рыб в малых водоемах могут быть связаны не только с повышением их биологической продуктивности в условиях дополнительной биогенной нагрузки и, как следствие, с изменением качественных и количественных характеристик их кормовой

базы. Вероятен также вклад в поддержание рассматриваемых структурных перестроек в сообществах рыб различных их отдельных таксонов по чувствительности к токсическому воздействию высоких концентраций восстановленных и недоокисленных ионных форм азота (NH₄⁺ и NO₂⁻) и пониженному содержанию растворенного кислорода, которое неизбежно сопровождает процессы биологической минерализации азотсодержащих



органических веществ в загрязненных водоемах. В обоих аспектах возможного влияния ионных форм азота постепенная замена пресноводных представителей сем. Percidae на лимнофильных рыб сем. Cyprinidae выглядит вполне закономерной. Для эвтрофируемых озерных экосистем умеренного климата подобные направленные перестройки в сообществах рыб отмечались ранее разными авторами [22, 28]. В нашем случае в качестве подтверждения такой закономерности можно отметить присутствие еще двух видов окуневых помимо речного окуня – ерша и судака – только в водоемах с наименьшим содержанием растворенных минеральных форм азота, особенно нитритов и аммония (см. табл. 2, 3).

Заключение

Таким образом, во многих малых антропогенных водоемах, расположенных в центрально-восточных районах Удмуртии, вода не соответствует рыбохозяйственным нормативам качества по содержанию ионов аммония и нитритов в конце весны – в период нереста и эмбриогенеза массовых видов рыб. Наибольшую биогенную нагрузку в виде растворенных неорганических форм азота испытывают плотинные пруды, расположенные в г. Ижевске и его пригородной зоне, наименьшую – выработанные и обводненные песчано-гравийные карьеры.

Одно из выявленных последствий загрязнения рассматриваемых водоемов минеральным азотом – появление в составе их рыбного населения видов-зоопланктофагов, таких как уклейка и верховка, с тенденцией увеличения их численности в наиболее загрязненных прудах. Вероятнее всего, это связано с повышением сезонной продуктивности фито- и зоопланктона в условиях весеннего поступления дополнительных концентраций минерального азота с поверхности водосборов, трансформированных хозяйственной деятельностью. Рассматриваемые виды рыб, появляясь в небольших пресных водоемах с повышенной биогенной нагрузкой, выполняют важную функцию биомелиораторов, которые встраиваются в их пелагические пищевые сети и активно используют увеличивающуюся продукцию планктонных сообществ. К тому же уклейка и верховка способствуют выносу избытка биогенов из водных экосистем в наземные, так как являются значимым компонентом питания многих рыбоядных птиц, кормящихся или гнездящихся в акватории таких водоемов. Как следствие, появление этих короткоцикловых верхнепелагических видов рыб в составе лимнических сообществ и дальнейшее увеличение

их численности в небольших стоячих водоемах может служить индикаторным показателем, отражающим изменение их химических условий в части повышения содержания в воде растворенных минеральных форм азота.

В окунево-плотвичных водоемах наряду с увеличением численности уклейки наблюдается также уменьшение численности речного окуня, статистически значимо связанное с повышением содержания в их воде в конце весны ионных форм азота. Вероятно, особи этого вида рыб по сравнению с представителями сем. Cyprinidae более уязвимы по отношению к негативному действию повышенных концентраций аммония, нитритов и нитратов, особенно на ранних стадиях онтогенеза.

Список литературы

1. Даценко Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ: гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.
2. Kim B., Park J.-H., Hwang G., Jun M.-S., Choi K. Eutrophication of reservoirs in South Korea // *Limnology*. 2001. Vol. 2, № 3. P. 223–229. <https://doi.org/10.1007/s10201-001-8040-6>
3. Nikanorov A. M., Khoruzhaya T. A. Intra-waterbody processes in large reservoirs of southern Russia (pollution, eutrophication, toxification) // *Geography and Natural Resources*. 2014. Vol. 35, № 2. P. 135–142. <https://doi.org/10.1134/S1875372814020048>
4. Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 184 с.
5. Минеева Н. М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
6. Elser J. J., Bracken M. E. S., Cleland E. E., Gruner D. S., Harpole W. S., Hillebrand H., Ngai J. T., Seabloom E. W., Shurin J. B., Smith J. E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems // *Ecology Letters*. 2007. Vol. 10, № 12. P. 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
7. Tomasso J. R. Comparative toxicity of nitrite to freshwater fishes // *Aquatic Toxicology*. 1986. Vol. 8, № 2. P. 129–137. [doi.org/10.1016/0166-445X\(86\)90059-7](https://doi.org/10.1016/0166-445X(86)90059-7)
8. Tomasso J. R. Toxicity of nitrogenous wastes to aquaculture animals // *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 1994. Vol. 2, № 4. P. 291–314.
9. Camargo J. A., Alonso A., Salamanca A. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates // *Chemosphere*. 2005. Vol. 58, № 9. P. 1255–1267. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2004.10.044>
10. Aquatic life ambient water quality criteria for ammonia – freshwater / ed. L. Huff. Washington: U.S. Environmental Protection Agency, 2013. 242 p.
11. Howarth R. W., Billen G., Swaney D., Townsend A., Jaworski N., Lajtha K., Downing J. A., Elmgren R., Caraco N.,



- Jordan T., Berendse F., Freney J., Kudeyarov V., Murdoch P., Zhao-Liang Z. Regional nitrogen budget and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: nature and human influences // *Biogeochemistry*. 1996. Vol. 35, № 1. P. 75–139. <https://doi.org/10.1007/BF02179825>
12. Caraco N. F., Cole J. J. Human impact on nitrate export: An analysis using major world rivers // *Ambio*. 1999. Vol. 28, № 2. P. 167–170.
13. Безносков А. И., Баймаков Л. Б., Нелюбин В. Г. Агро-экологическая оценка территории Удмуртии. Ижевск: ИжГСХА, 2005. 120 с.
14. Котегов Б. Г., Аксенова Н. П., Захаров В. Ю., Холмогорова Н. В., Фефилова К. К. Биологические и химические эффекты антропогенного эвтрофирования Ижевского водохранилища. Ижевск: Удмуртский университет, 2013. 178 с.
15. Котегов Б. Г., Аксенова Н. П., Захаров В. Ю., Холмогорова Н. В., Каргапольцева И. А. Экологическое состояние реки Иж и ее основных притоков в водосборе Ижевского водохранилища в аспекте биогенного и органического загрязнения // *Современные проблемы водохранилищ и их водосборов*. Пермь: ПГНИУ, 2017. Т. 2. С. 96–100.
16. Kotegov B. G. Fish communities of small ponds in the Udmurt Republic: Structural features and trends in anthropogenic successions // *Russian Journal of Ecology*. 2005. Vol. 36, № 6. P. 408–413. <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0094-y>
17. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.
18. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol, Switzerland, Berlin, Germany: Kottelat & Freyhof, 2007. 646 p.
19. Судницына Д. Н. Экология водорослей Псковской области. Псков: ПГПУ, 2005. 128 с.
20. Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124 с.
21. Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 320 с.
22. Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
23. Жаков Л. А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
24. Зиновьев Е. А., Бакланов М. А. Фауна рыб и ее необычные элементы в водоемах Челябинской и Курганской областей // *Вестник Пермского университета*. 2007. № 5 (10). С. 53–56.
25. Захаров А. Б., Бознак Э. И. Современные изменения рыбного населения крупных рек европейского Севера-Востока России // *Российский журнал биологических инвазий*. 2011. № 1. С. 23–33.
26. Ядренкина Е. Н. Распределение чужеродных видов рыб в озерах умеренного климатического пояса Западной Сибири // *Российский журнал биологических инвазий*. 2012. № 1. С. 98–115.
27. Интересова Е. А. Чужеродные виды рыб в бассейне реки Оби // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. № 1. С. 83–100.
28. Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G., Hamrin S. F. Shifts in fish communities along the productivity gradient in temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions // *Journal of Fish Biology*. 1991. Vol. 38, № 2. P. 281–293. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03114.x>

References

1. Datsenko Ju. S. *Evtrofirovaniye vodokhranilishch: gidrologo-gidrokhimicheskiye aspekty* [Eutrophication of reservoirs: Hydrological and Hydrochemical Aspects]. Moscow, GEOS Publ., 2007. 252 p. (in Russian).
2. Kim B., Park J.-H., Hwang G., Jun M.-S., Choi K. Eutrophication of reservoirs in South Korea. *Limnology*, 2001, vol. 2, no. 3, pp. 223–229. <https://doi.org/10.1007/s10201-001-8040-6>
3. Nikanorov A. M., Khoruzhaya T. A. Intra-waterbody processes in large reservoirs of southern Russia (pollution, eutrophication, toxification). *Geography and Natural Resources*, 2014, vol. 35, no. 2, pp. 135–142. <https://doi.org/10.1134/S1875372814020048>
4. Trifonova I. S. *Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and Succession of Lakes Phytoplankton]. Leningrad, Nauka, Leningr. otd-nie Publ., 1990. 184 p. (in Russian).
5. Minejeva N. M. *Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishchakh Volgi* [Primary Production of Plankton in the Reservoirs of the Volga]. Jaroslavl', Printhus Publ., 2009. 279 p. (in Russian).
6. Elser J. J., Bracken M. E. S., Cleland E. E., Gruner D. S., Harpole W. S., Hillebrand H., Ngai J. T., Seabloom E. W., Shurin J. B., Smith J. E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, vol. 10, no. 12, pp. 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
7. Tomasso J. R. Comparative toxicity of nitrite to freshwater fishes. *Aquatic Toxicology*, 1986, vol. 8, no. 2, pp. 129–137. [https://doi.org/10.1016/0166-445X\(86\)90059-7](https://doi.org/10.1016/0166-445X(86)90059-7)
8. Tomasso J. R. Toxicity of nitrogenous wastes to aquaculture animals. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 1994, vol. 2, no. 4, pp. 291–314.
9. Camargo J. A., Alonso A., Salamanca A. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere*, 2005, vol. 58, no. 9, pp. 1255–1267. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2004.10.044>
10. L. Huff, ed. *Aquatic Life Ambient Water Quality Criteria for Ammonia – Freshwater*. Washington, U.S. Environmental Protection Agency Publ., 2013. 242 p.
11. Howarth R. W., Billen G., Swaney D., Townsend A., Jaworski N., Lajtha K., Downing J. A., Elmgren R., Caraco N., Jordan T., Berendse F., Freney J., Kudeyarov V., Murdoch P., Zhao-Liang Z. Regional nitrogen budget and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: nature and human influences. *Biogeochemistry*, 1996, vol. 35, no. 1, pp. 75–139. <https://doi.org/10.1007/BF02179825>



12. Caraco N. F., Cole J. J. Human impact on nitrate export: An analysis using major world rivers. *Ambio*, 1999, vol. 28, no. 2, pp. 167–170.
13. Beznosov A. I., Bashmakov L. B., Neljubin B. G. *Agroekologicheskaya otsenka territorii Udmurtii* [Agroecological assessment of the territory of Udmurtia]. Izhevsk, Izhevsk State Agricultural Academy Publ., 2005. 120 p. (in Russian).
14. Kotegov B. G., Aksjonova N. P., Zakharov V. Ju., Kholmogorova N. V., Fefilova K. K. *Biologicheskiye i khimicheskiye efekty antropogenogo evtrofirovaniya Izhevskogo vodokhranilishcha* [Biological and Chemical Effects of Anthropogenic Eutrophication of the Izhevsk Reservoir]. Izhevsk, Udmurt State University Publ., 2013. 178 p. (in Russian).
15. Kotegov B. G., Aksjonova N. P., Zakharov V. Ju., Kholmogorova N. V., Kargapol'tseva I. A. Ecological state of the Izh river and its main tributaries in the catchment area of the Izhevsk reservoir in the aspect of biogenic and organic pollution. *Modern problems of reservoirs and their discharges*. Perm', Perm State University Publ., 2017, vol. 2, pp. 96–100 (in Russian).
16. Kotegov B. G. Fish communities of small ponds in the Udmurt Republic: structural features and trends in anthropogenic successions. *Russian Journal of Ecology*, 2005, vol. 36, no. 6, pp. 408–413 (in Russian). <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0094-y>
17. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii: v 2 t., pod red. Yu. S. Reshetnikova* [Yu. S. Reshetnikov, ed. Atlas of Freshwater Fishes in Russia]. Moscow, Nauka Publ., 2003. Vol. 1. 379 p. (in Russian).
18. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European Freshwater Fishes*. Cornol, Switzerland, Berlin, Germany, Kottelat & Freyhof Publ., 2007. 646 p.
19. Sudnitsyna D. N. *Ekologiya vodorosley Pskovskoy oblasti* [Ecology of Algae in the Pskov Region]. Pskov, Pskov State Pedagogical University Publ., 2005. 128 p. (in Russian).
20. Krjuchkova N. M. *Troficheskiye vzaimootnosheniya zoo- i fitoplanktona* [Trophic Relationships of Zoo- and Phytoplankton]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 124 p. (in Russian).
21. Monakov A. V. *Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh* [Nutrition of Freshwater Invertebrates]. Moscow, Institute of Ecology and Evolution Publ., 1998. 320 p. (in Russian).
22. Reshetnikov Ju. S., Popova O. A., Sterligova O. P., Titova V. F., Bushman L. G., Ieshko E. P., Makarova N. P., Malakhova R. P., Pomazovskaja I. V., Smirnov Ju. A. *Izmeneniye struktury rybnogo naseleniya evtrofiruyemogo vodoyema* [Changes in the Structure of the Fish Community of the Eutrophied Reservoir]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 248 p. (in Russian).
23. Zhakov L. A. *Formirovaniye i struktura rybnogo naseleniya ozer Severo-Zapada SSSR* [Formation and Structure of the Fish Communities of Lakes in the North-West of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 144 p. (in Russian).
24. Zinovjev E. A., Baklanov M. A. Fish fauna and its unusual elements in reservoirs of Chelyabinsk and Kurgan regions. *Perm University Herald*, 2007, no. 5 (10), pp. 53–56 (in Russian).
25. Zakharov A. B., Boznak E. I. Current changes in the fish communities of large rivers in the European North-East of Russia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, no. 1, pp. 23–33 (in Russian).
26. Jadrjonkina E. N. Distribution of alien fish species in lakes of the temperate climate zone of Western Siberia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2012, no. 1, pp. 98–115 (in Russian).
27. Interesova E. A. Alien fish species in the Ob river basin. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2016, no. 1, pp. 83–100 (in Russian).
28. Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G., Hamrin S. F. Shifts in fish communities along the productivity gradient in temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions. *Journal of Fish Biology*, 1991, vol. 38, no. 2, pp. 281–293. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb03114.x>

Поступила в редакцию 15.11.20, после рецензирования 15.03.21, принята к публикации 17.03.21
 Received 15.11.20, revised 15.03.21, accepted 17.03.21