

ЕСТЕСТВЕННЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ-ВСЕЛЕНЦЕВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2010 Болотова Н.Л.¹, Коновалов А.Ф.², Борисов М.Я.², Думнич Н.В.²

¹ Вологодский государственный педагогический университет, Вологда, Россия;

bolotova@vologda.ru

² Вологодская лаборатория ФГНУ «ГосНИОРХ», Вологда, Россия;

gosniorch@vologda.ru

Поступила в редакцию 26.02.2010

Территория Вологодской области имеет ряд особенностей, которые создают благоприятные условия для миграции водных организмов. Это густая гидрографическая сеть, большая протяженность рек, а также расположение области на водоразделе трех морей (Белого, Балтийского, Каспийского), бассейны которых соединены Волго-Балтийской и Северо-Двинской транспортными системами. В настоящее время основными факторами изменения ихтиофауны служат различные последствия хозяйственной деятельности человека. Анализ исторических и современных причин появления новых видов в водоемах Вологодской области позволил выделить три категории рыб-вселенцев. Это виды, расширяющие свой ареал за счет естественного расселения, а также преднамеренно и случайно интродуцируемые формы. Обсуждаются последствия появления новых видов рыб для водных сообществ северных экосистем.

Ключевые слова: рыбы-вселенцы, саморасселение, интродукция, акклиматизация, Вологодская область.

Введение

Проникновение в экосистемы чужеродных видов стало глобальной экологической проблемой [Биологические инвазии., 2004; и др.]. Процесс вселения видов рыб и его результаты зависят от особенностей природных зон, специфики водных экосистем и стадий сукцессии, а также степени их антропогенной трансформации. В различных регионах нарастает разнообразие чужеродных видов, и этот процесс охватывает все большее число разных типов экосистем.

Исследования, учитывающие специфичность территорий разных регионов, позволяют детализировать пути проникновения, а также значение исторических, природных и антропогенных факторов для расселения и расширения ареалов видов. В этом

плане особый интерес представляют территории с развитой гидрологической сетью, создающей миграционные пути, а также процессы вселения рыб, способных к активному проникновению в другие водные экосистемы и наиболее часто выступающих как объекты интродукции. Отметим важность исследования этой проблемы для эволюционно молодых северных водных экосистем с невысоким биоразнообразием. Появление в них новых видов рыб (особенно хищников-регуляторов) может вызвать быстрый и выраженный ответ сообществ, чему также способствует уязвимость северных экосистем к антропогенному воздействию.

Целью настоящей работы служит анализ причин появления новых видов рыб в водных экосистемах Вологодской области, специфика природных условий

которой позволяет рассматривать ее как ключевую территорию для региональных исследований биологических инвазий в северные регионы.

В круг анализируемых вопросов входит обсуждение естественных и антропогенных факторов, способствующих проникновению вселенцев на территорию Вологодской области. Рассматриваются особенности экологии видов, позволяющие прогнозировать развитие инвазий. Под естественными факторами подразумевается комплекс исторически сложившихся природных условий, связанных с географическим положением рассматриваемой территории. Подчеркнем, что сложный генезис территории в зоне последних оледенений, возникновение приледниковых водоемов определил их мелководность, формирование обширных водосборов, и соответственно их уязвимость к гидрологическим и климатическим флуктуациям.

Сложившаяся уникальная структура территории с бассейнами стока трех морей (Белого, Балтийского и Каспийского), с изменявшимися связями между ними и высоким ландшафтным разнообразием, определила разнообразие водных биотопов как потенциальный спектр местообитаний для заселения разными видами рыб. Благоприятным обстоятельством для распространения рыб служит густая гидрологическая сеть и особенности ее конфигурации. Это, в свою очередь, предопределило прокладку транспортных путей, начиная с древних волоков и каналов до создания магистральных систем (Волго-Балтийской и Северо-Двинской), нарушивших географические барьеры между водными экосистемами трех морей и создавших инвазионные коридоры. Изменение структуры биотопов и абиотических условий, вследствие расширения направлений и интенсификации хозяйственной деятельности, сделало их более пригодными для вселенцев. Перестройка структуры сообществ и биотических

отношений, сопровождающаяся снижением биоразнообразия, облегчает проникновение мигрантов из многовидовых сообществ низких широт в сообщества высоких широт с небольшим видовым разнообразием.

На фоне глобального потепления климата сложившееся сочетание природных и антропогенных факторов, благоприятствующих распространению южных видов, а также разнообразие способов их проникновения, может вызвать резкое прогрессирование инвазионного процесса. Усиление миграций вселенцев на территории Вологодской области, которая является переходной от умеренных широт к широтам Крайнего Севера, будет стимулировать развитие инвазий на Европейском Севере.

Материал и методика

Обзорный характер работы определил необходимость обобщения имеющихся материалов для обсуждения специфики природных особенностей территории Вологодской области, сведений об антропогенной трансформации водных экосистем, данных по динамике рыбного населения и появлению новых видов. Для анализа естественных предпосылок миграционных процессов (включая природные условия региона, особенности лимногенеза и ландшафтной структуры территории, наличие гидрографических путей расселения фауны и др.) использованы литературные источники по гидрографии Северо-Запада, результаты многолетних исследований кафедр географии и зоологии Вологодского пединститута, материалы коллективной монографии «Природа Вологодской области» [2007], в подготовке которой участвовали авторы.

Для оценки косвенного и прямого влияния хозяйственной деятельности на процесс проникновения чужеродных видов, в том числе значения выявленных антропогенных сукцессий, использован анализ результатов мониторинга качества водной среды в крупных озерах, кадастровые исследования малых озер и

рек, а также диссертационные работы авторов [Болотова, 1999; Коновалов, 2004; Борисов, 2006].

В основу анализа инвазионного процесса на рассматриваемой территории положены результаты многолетних исследований, связанных с выявлением особенностей распространения новых для ихтиофауны Вологодской области видов рыб и изменению структуры рыбного населения. Ретроспективный обзор работ по изменению ареала некоторых видов рыб, а также по вселению ценных промысловых объектов в водоемы региона выполнен с использованием литературных материалов, которые можно разделить на две категории. К первой из них относятся работы, посвященные водным объектам, расположенным на сопредельных с Вологодской областью территориях. Вторая категория включает публикации по результатам исследований водоемов, расположенных в пределах Вологодской области. При написании работы использовались ежегодные данные официальной рыбопромысловой статистики, ведущейся с 1937 г., а также материалы, полученные в ходе полевых исследований Вологодской лаборатории ФГНУ «ГосНИОРХ» на водных объектах региона за период с 1970-х годов по настоящее время [Думнич и др., 2008].

Результаты и обсуждение

Факторы, способствующие инвазиям на территории Вологодской области. Вологодская область расположена в подзонах средней и южной тайги на Северо-Западе Европейской части России (61°36' – 58°27' с. ш., 34°42' – 47°10' в.д.). Она занимает территорию в 145.7 тыс. км², имеет протяженность с севера на юг 250–380 км и с запада на восток – 650 км [Природа Вологодской..., 2007]. Географическое положение, размеры и конфигурация области делает ее переходной зоной от умеренных широт к широтам Крайнего Севера. В историческом прошлом это определяло формирование разнообразия региональной биоты за счет

представителей разных фаунистических комплексов. В настоящее время эти особенности способствуют проникновению мигрантов с соседних территорий. Исходными историческими предпосылками формирования водных сообществ являлись условия четвертичного периода с оледенениями, резкими изменениями климата и гидрографической сети. Заселение водоемов рыбами происходило из рефугиев в направлении с юга на север по приледниковым водоемам и рекам субмеридионального направления [Николаев, 1974; Кудерский, 1975; Жаков, 1984]. Главным фактором распространения рыб служило попеременное соединение озер с бассейнами разных морей в период отступления Валдайского ледника. Это приводило к смене ихтиофауны, изоляции популяций многих видов и появлению местных (жилых) форм. Рыбное население сформировалось за счет трех основных фаунистических комплексов: арктического, бореального и понтокаспийского.

Территория расположена на стыке двух крупнейших геологических структур (Балтийского кристаллического щита и Русской плиты), что обусловило разнообразие генезиса водных экосистем: от глубоководного Онежского оз. и карстовых озер Прионежья – до мелководных равнинных водоемов [Природа Вологодской..., 2007]. Разнообразие биотопов разнотипных водных объектов создает спектр потенциальных возможностей для заселения территории видами с различной экологической валентностью. В условиях избыточного увлажнения в гумидной зоне образовалась густая гидрологическая сеть, как ключевой компонент данной территории, определяющий специфику ее функционирования и значимость миграционных процессов для формирования ихтиофауны и соответственно ее изменения в настоящем. Водный фонд области включает крупные озера Белое,

Кубенское, Воже, юго-восточную часть Онежского озера, крупные водохранилища (Шекснинское и часть Рыбинского), более 4 тыс. малых озер и свыше 1.5 тыс. рек, включенных в рыбохозяйственный фонд. К крупным рекам относятся Сухона, Юг, Кубена, Вологда, Вытегра, Ковжа, Суда, Молога, значительная протяженность которых и обширность бассейнов служит благоприятной предпосылкой для развития миграционных процессов на территории региона [Болотова, Шабунов, 2007].

На территории Вологодской области сложились уникальные природные предпосылки для миграции водных организмов, так как здесь проходит водораздел Евразии между бассейнами стока Северного Ледовитого океана (Белого моря – рек Северной Двины и Онеги), Атлантического океана (Онежского озера) и бассейна внутреннего стока (Каспийского моря – реки Волги). Миграционные пути также создаются за счет особенностей расположения русел крупных рек, «коридорной» конфигурации гидрологической сети. Особенно большой протяженностью отличается река Сухона. Ее бассейн занимает 2/3 территории области и включает шесть региональных бассейнов с разнообразно ориентированным поверхностным стоком. Большинство рек имеет субмеридиональное направление течения, что на востоке области способствует расширению ареалов и проникновению с юга на север. Возможности саморасселения рыб увеличиваются при наличии магистральных водных путей, включая Волго-Балтийскую и Северо-Двинскую водные системы, которые соединили бассейны трех морей. Преломление последствий хозяйственной деятельности через специфику природных условий, которые определены историческими причинами, делает достаточно условным разделение естественных и антропогенных факторов для анализа инвазионных процессов.

С одной стороны, развитая гидрографическая сеть обеспечивает разнообразие биотопов и миграционных путей для рыб, чему также способствует и создание судоходных каналов. С другой стороны, изменение биотопов вследствие прямого или косвенного антропогенного воздействия предоставляет мигрантам возможность проникновения или формирования устойчивых популяций в экосистемах-реципиентах. Ориентация экономики Вологодской области на богатые водные и лесные ресурсы определила крупномасштабную трансформацию водосборов и водных экосистем [Болотова, 1999, 2001a; 2009; Болотова, Борисов, 2004; Болотова и др., 2004; Борисов, 2006; Антропогенные сукцессии ..., 2007]. Многофакторное воздействие на экосистемы было связано с изменением твердого стока и гидрологических параметров при сведении лесов, осушении болот, зарегулировании стока, создании плотин, водохранилищ, строительстве крупнейших транспортных водных систем, каналов, водозаборов. Техногенные преобразования водных экосистем, изменение связей между бассейнами, органическое и токсическое загрязнение привели к выраженным антропогенным сукцессиям. Ухудшение качества водной среды является результатом комплексного воздействия, включая лесосплав, судоходство, рыболовство, добычу песчано-гравийных смесей, водоснабжение, сброс сточных вод и т. д. Ускоряются процессы эвтрофирования, зарастания, заиления, ухудшается газовый режим, усиливается токсификация, повышается мутность воды, происходят другие негативные сдвиги в абиотических условиях. Эти факторы создают конкурентное преимущество эврибионтным видам. Смена абиотических условий, селективный промысел повлекли за собой изменения в структуре рыбного населения и биотических отношений [Болотова, 1999, 2005, 2006b, 2009; Болотова, Коновалов, 2002, 2008]. Все это облегчило освоение мигрантами

новых местообитаний, и стало для некоторых видов предпосылкой для встраивания в сложившиеся сообщества за счет вытеснения из экологических ниш аборигенных видов.

Рыбы-вселенцы в водных экосистемах Вологодской области. В настоящее время к рыбам-вселенцам в водных экосистемах Вологодской области можно отнести 28 видов, что заметно влияет как на динамику видового богатства рыбного населения региона в целом, так и отдельных экосистем. Значительная доля вселенцев в структуре ихтиофауны, насчитывающей свыше 60 видов, свидетельствует об интенсивности инвазионного процесса. Этому способствует разнообразие способов появления разных видов рыб в составе сообществ, вследствие разноплановой хозяйственной деятельности, быстрого изменения условий обитания и воспроизводства в водных объектах, а также за счет экологической пластичности вселенцев.

Ввиду сложности и неоднозначности инвазионного процесса существуют разные подходы к его анализу, включая способы проникновения чужеродных видов, результаты вселения, изменение их ареала [Биологические инвазии..., 2004]. В нашей работе, где внимание акцентировано на специфичности территории Вологодской области, правомерно будет рассмотрение распространения вселенцев с точки зрения их ареала. Поэтому всех рыб-вселенцев по отношению к рассматриваемой территории можно разделить на 2 группы. К первой из них относятся неаборигенные виды, которые попали теми или иными способами в водные экосистемы Вологодской области с других территорий (например, ротан, каспийская тюлька и др.). Вторую группу составляют популяции аборигенных видов, ареал которых расширился за счет инвазии в другие водные бассейны в пределах рассматриваемой территории (например, судак, белоглазка и др.). Следовательно, инвазионный процесс на региональном уровне имеет

иерархический характер и включает видовую и популяционную составляющие. Это необходимо учитывать для прогностического анализа последствий инвазий.

Так, расселению аборигенного вида на рассматриваемой территории и формированию новых популяций в сходных условиях других водоемов могло препятствовать только отсутствие путей проникновения. Это подтверждает успех акклиматизации судака из Белого озера, входящего в его естественный ареал, в озера Кубенское и Воже [Титенков, 1953; Кудерский, 1982; Болотова и др., 1995; Коновалов, 2004]. Появление же новых для территории видов в целом может свидетельствовать о значительных изменениях условий в водных экосистемах (например, распространение бычка-цуцика и других южных вселенцев). Отметим также неоднозначность результатов расселения от не натурализовавшихся видов (муksун, угорь речной и др.) до формирования локальных популяций (судак, бычок-кругляк) и широко натурализовавшихся (головешка-ротан).

Для оценки угроз появления чужеродных видов на территории Вологодской области более детально проанализируем способы их проникновения и результаты инвазии. С этой точки зрения рыб-вселенцев можно объединить в три категории: виды, проникшие на рассматриваемую территорию в результате саморасселения, случайные интродуценты и преднамеренно вселявшиеся виды [Болотова и др., 2005].

Следует подчеркнуть условность данной классификации, так как на процесс самостоятельного расширения или случайного расселения в той или иной степени влияло косвенное или прямое воздействие человека. Кроме того, возможно сочетание способов проникновения, например, самостоятельное расширение ареала видами после случайной (ротан) или преднамеренной (судак) интродукции. Или проникновение одного вида

(стерлядь) в различные водоемы разными способами (самостоятельно или за счет интродукции). Тем не менее, в основе развития инвазионного процесса лежат виды, самостоятельно расширяющие свой ареал. Поэтому выделим наиболее многочисленную категорию вселенцев, которую составляют **самопроизвольно расселяющиеся** виды.

К этой группе на территории Вологодской области могут быть отнесены 13 видов рыб. Часть из них являются неаборигенными видами: стерлядь *Acipenser ruthenus*, черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, игла черноморская *Syngnathus nigrolineatus*, бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*, бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus*, головешка-ротан *Perccottus glenii*, колюшка малая южная *Pungitius platygaster*. К аборигенным видам, расширяющим свой ареал на территории Вологодской области и за ее пределами, относятся: белоглазка *Abramis sapa*, жерех обыкновенный *Aspius aspius*, колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*, ряпушка сибирская *Coregonus sardinella*, корюшка европейская (снеток) *Osmerus eperlanus*, судак обыкновенный *Sander lucioperca*.

Главной причиной расселения большинства отмеченных видов являются гидротехнические работы, в результате которых соединились прежде разделенные водные бассейны или существенно улучшились условия обитания за пределами естественного ареала рыб. Примером освоения созданных человеком миграционных коридоров служит стерлядь. Ее проникновение из Волжского бассейна на северо-запад и северо-восток по территории Вологодской губернии осуществлялось двумя путями. Первый путь включал миграцию в первой половине XIX в. через Северо-Екатерининский канал и формирование популяций стерляди в сходных для ее естественного ареала условиях в бассейне рек Сухоны и Северной Двины [Кичин, 1847]. Во второй половине XIX в.

в бассейнах этих рек стерлядь стала важным промысловым объектом. Однако в XX в. ее численность постепенно снижалась вследствие ухудшения условий обитания и воспроизводства, чрезмерного вылова при интенсивной многофакторной антропогенной нагрузке, включая последствия лесосплава, судоходства, загрязнения. [Болотова, Думнич, 2000а].

В настоящее время популяция сухонской стерляди находится под угрозой исчезновения и внесена в Красную книгу Вологодской области [Болотова, 2006а]. Другой путь проникновения волжской стерляди из Белого оз. в Онежское был связан с постройкой в XIX в. Мариинской водной системы [Кудерский, 1983]. В пределах Вологодской области стерлядь в основном вылавливали в устьях рек Вытегра, Мерга и Ошта, в которых обитало нерестовое стадо. В настоящее время этот вид редок и включен в Красную книгу Карелии [2007].

По Мариинской системе в XIX в. через р. Вытегра, принадлежащую к бассейну Онежского оз., также распространились представители понтокаспийского комплекса белоглазка и жерех, обитавшие в Белом оз. на северной границе ареала и соответственно характеризовавшиеся естественной редкостью. В настоящее время эти виды зарегистрированы в бассейне р. Вытегры в Белоусовском, Новинкинском и Вытегорском водохранилищах. Следует подчеркнуть, что наличие миграционных коридоров является только предпосылкой инвазий, а ее развитие и результат зависят от состояния экосистем-реципиентов, включая абиотическую и биотическую составляющие. Это подтверждает дальнейшее развитие инвазионного сценария в отношении данных видов. Так, белоглазка и жерех при наличии миграционного пути в бассейн Северной Двины (канал Принца Вюртембергского, преобразованный в Северо-Двинскую систему) только почти через столетие в конце 1990-х гг. проникли в Кубенское

озеро, а затем в бассейн р. Сухоны. В настоящее время жерех регулярно встречается в уловах в Кубенском озере и р. Сухоне, а белоглазка – в исследовательских уловах в нижнем течении р. Юг и в Малой Северной Двине. Вселение этих видов в другие экосистемы Вологодской области послужило этапом освоения и бассейна Северной Двины вплоть до ее устья, то есть распространения в высокие широты до Белого моря [Новоселов, 2000, 2003; Новоселов, Студенов, 2002]. Для этих фитофильных видов благоприятным обстоятельством является усиление количества зарослевых биотопов как следствие антропогенного эвтрофирования, охватившего и экосистемы высоких широт.

В XIX в. после строительства Северо-Двинской водной системы из оз. Белого в Кубенское оз. проник снеток [Данилевский, 1862]. Эта озерная форма корюшки, как представитель арктического комплекса, не образовала многочисленной популяции в худших условиях прогреваемого и интенсивно зарастающего более мелководного водоема. Так, озеро имеет среднюю глубину около 2.5 м, и характеризуется резким падением уровня воды в зимнюю межень при ее спуске через плотину в истоке р. Сухоны после навигации. Очевидно, немаловажной причиной сокращения численности популяции снетка явилась интродукция в 1936 г. в Кубенское озеро судака, для которого снеток служит наиболее подходящим кормовым объектом при переходе на хищное питание [Кудерский, 1982]. Дополнительное негативное влияние на популяцию снетка через ухудшение качества водной среды связано с интенсивным загрязнением озера при трансформации водосбора в период начавшейся химизации сельского хозяйства с 1960-х гг. Несмотря на воздействие целого комплекса угнетающих популяцию факторов, снеток отмечался в составе ихтиофауны оз. Кубенского вплоть до конца 1970-х гг. [Лебедев, 1977]. В неблагоприятных

абиотических условиях среды и при высоком прессе хищников поддержание популяции обеспечивалось r-стратегией ее выживания за счет короткого жизненного цикла.

Еще одним из немногочисленных примеров расширения ареала рыбами арктического комплекса служит девятиглая колюшка, которая из Онежского оз. через Волго-Балтийскую систему распространилась в бассейн Белого оз. Ее немногочисленная популяция обнаружена в устье р. Кемы [Яковлев и др., 2001]. При наличии миграционного пути распространение холодноводных рыб в более южные водоемы ограничивает температурный фактор. Из них только виды с коротким жизненным циклом, способные быстро восстанавливать численность после неблагоприятных условий, могли проникнуть в новые биотопы водохранилищ. Так, снеток и ряпушка из Белого оз. по р. Шексне попали в 1940-е гг. в созданное тогда Рыбинское водохранилище [Васильев, 1950]. В дальнейшем эти северные виды расселились вниз по Волге вплоть до Саратовского водохранилища [Коскова, 1977; Атлас пресноводных..., 2003]. Учитывая особенности экологии рыб арктического комплекса и трудности встраивания вселенцев в систему пищевых взаимоотношений в многовидовых ихтиоценозах низких широт, можно прогнозировать естественную редкость этих видов и, очевидно, дальнейшее угнетение и выпадение из состава ихтиофауны техногенных экосистем. Таким образом, проникновение видов высоких широт в водоемы низких широт затруднено их меньшей эврибионтностью по отношению к температурному фактору, кислородному режиму, требовательностью к нерестовому субстрату, поэтому ограничивается рыбами мелких размеров с r-стратегией выживания популяций.

В XX в. масштабные техногенные преобразования водных экосистем в связи с гидростроительством и созданием

каскада волжских водохранилищ привели к коренному преобразованию связей между бассейнами Каспийского и Балтийского морей. Волго-Балтийская магистральная транспортная система создала миграционный путь в основном для южных вселенцев на территорию Вологодской области, а также их дальнейшего распространения в высокие широты через Онежское оз. и Северо-Двинскую водную систему. Это связано с антропогенными сукцессиями северных экосистем, которые изменили абиотические условия и вызвали перестройку биотических отношений в сообществах, что наглядно проявилось в мелководных водоемах [Bolotova et al., 1996; Bolotova, 2002b]. С одной стороны, их зарастание вследствие эвтрофирования, наряду с обмелением расширило жилую зону и увеличило площадь нерестилищ для тепловодных фиитофилов. С другой стороны, ухудшение кислородного режима, качества воды при органическом и

токсическом загрязнении, неблагоприятное для псаммофилов заиление грунтов, вызвало угнетение рыб арктического фаунистического комплекса, чувствительных к неблагоприятным условиям. Конкурентное преимущество получили виды с высокой толерантностью, результатом которой явилась перестройка рыбной части сообществ с увеличением доли рыб понтоткаспийского фаунистического комплекса [Болотова, Коновалов 2005]. Немаловажное значение для сдвига рыбной части сообществ водоемов Вологодской области в сторону угнетения видов арктического комплекса имел селективный промысел, подорвавший запасы этих ценных рыб. В настоящее время фактором, благоприятствующим расселению южных видов, становится потепление климата, о чем свидетельствует зарегистрированное повышение среднегодовых температур на территории Европейской части России (рис. 1).

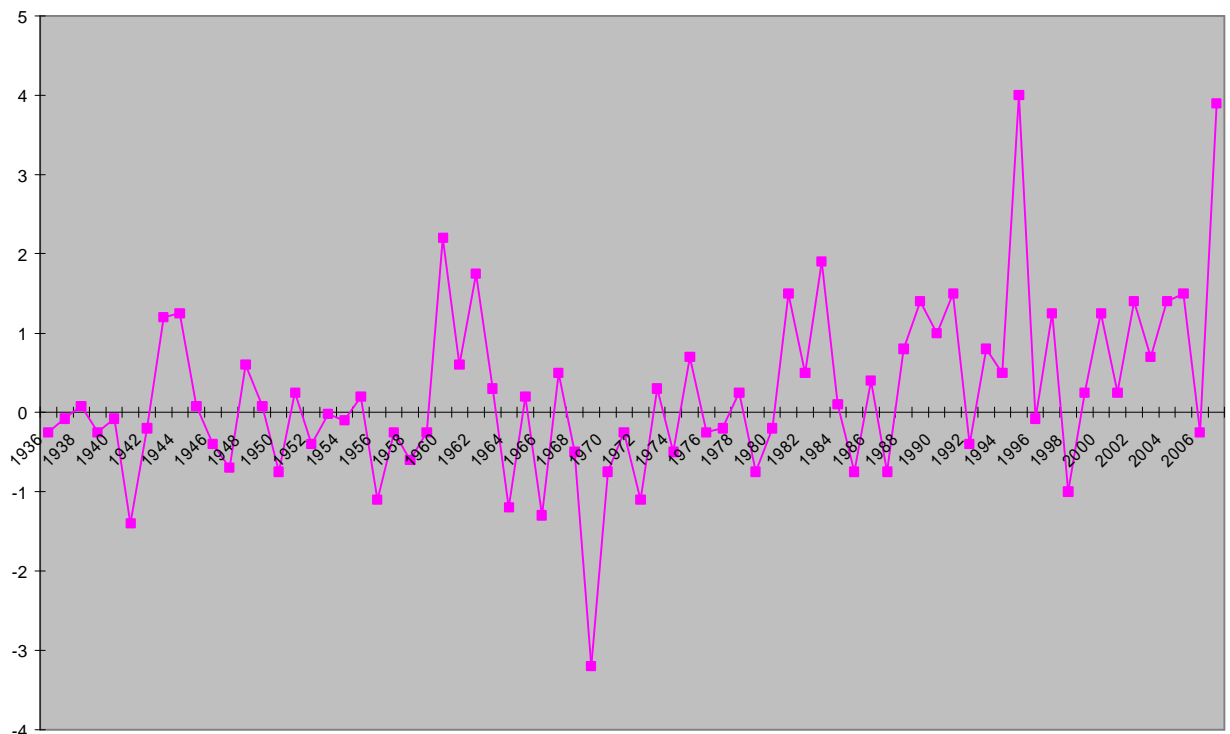


Рис. 1. График изменения среднегодовой температуры Европейской части России за период с 1936 по 2007 г. [приводится по: Изменения климата..., 2009]. Среднегодовые температуры представлены в виде отклонений от среднего за период наблюдений.

Активному распространению на север других южных вселенцев способствуют особенности водохранилищ с замедленным водообменом, обширными мелководьями, где некоторые виды оказались в условиях более благоприятных, чем исходные. Так, в последние годы в Рыбинском водохранилище зарегистрированы черноморская игла, малая южная колюшка и два вида бычковых рыб – бычок-кругляк и бычок-цуцик [Яковлев и др., 2001; Атлас пресноводных..., 2003]. Это связано с особенностями экологии тепловодных видов, особенно фитофилов, которые могут быть реализованы в новых биотопах при интенсивном зарастании мелководных водоемов вследствие антропогенного эвтрофирования и обмеления. В частности, бычок-цуцик может высоко подниматься по рекам и предпочитает заросли мягких макрофитов в мелководных прибрежных зонах [Биологические инвазии..., 2004]. В притоках он может осваивать небольшие заросшие заливчики, поэтому можно прогнозировать его дальнейшее распространение в бассейнах северных водоемов, благодаря густой гидрографической сети, большому количеству зарастающих малых речек, с небольшой скоростью течения. Стенотопность цуцика, определяющая его небольшую численность во всех частях ареала, является фактором, ограничивающим его успешную инвазию.

Успех инвазии бычка-кругляка можно объяснить его способностью обитать в разнообразных условиях среды и в разных местообитаниях, многократным нерестом, агрессивным поведением, эффективной заботой о потомстве и широким пищевым спектром, включающим дрейссенид [Биологические инвазии..., 2004]. Предпочтение кругляком дрейссены в питании определяет развитие сопряженной инвазии. Это позволяет прогнозировать дальнейшее распространение бычка-кругляка в водоемах Вологодской области, в которых происходит колонизация дрейссены *Dreissena*

polymorpha и отмечается резкое нарастание ее численности [Болотова, 2003].

Отмечается развитие инвазионного процесса, связанное с распространением черноморско-каспийской тюльки по системе волжских водохранилищ через Рыбинское водохранилище в речную часть Шекснинского водохранилища в конце 1990-х – начале 2000-х гг. В настоящее время существует вероятность проникновения данного вида в Белое озеро. Учитывая продолжительную депрессию популяции белозерского снетка, тюлька, занимающая сходную экологическую нишу, в ближайшие годы может сформировать многочисленную популяцию в Белом оз.

Особенно опасным моментом для развития инвазий может быть попадание объектов аквариумного содержания в естественные водоемы, в которых есть подходящие условия обитания, кормовые объекты и не функционирует механизм регуляции в системе отношений «хищник – жертва» благодаря экзотичности последних. Примером является известный инвазийный вид ротан-головешка. Появление данного вида в Вологодской области, вероятно, связано с его проникновением из более южных областей Европейской части России, где он широко расселяется после выпуска аквариумистами в естественные водоемы [Атлас пресноводных..., 2003]. Головешка-ротан был впервые обнаружен в 1990-е гг. в прудах и некоторых естественных водотоках города Вологды. Возможно, эти популяции сформировались в результате выпуска ротана аквариумистами. В 2001 г. ротан был впервые пойман в Онежском озере [Атлас пресноводных..., 2003]. В конце 2000-х гг. этот вид также отмечен в некоторых водотоках верхневолжского бассейна на территории Вологодской области.

Другой причиной, способствующей саморасселению чужеродных видов рыб, являются последствия их успешной акклиматизации, создающие благоприятные условия для распространения

рыб в водные системы, связанные с водоемом-реципиентом. Так, акклиматизация судака в озерах Кубенском и Воже явилась причиной его самостоятельного расселения в бассейне Белого моря [Коновалов, 2004]. Из Кубенского озера судак по реке Сухоне проник в Северную Двину, где стал промысловым видом [Новоселов, 2000]. Из оз. Воже судак распространился в бассейне р. Онеги, где встречается как в самой реке, так и в оз. Лача.

К группе **случайных интродуцентов** принадлежат виды рыб, появившиеся в результате случайного их привнесения человеком в водные объекты, расположенные за пределами ареала постоянного обитания. К этой категории вселенцев могут быть отнесены 6 видов рыб: стерлядь *Acipenser ruthenus*, радужная форель *Parasalmo mykiss*, карп обыкновенный *Cyprinus carpio*, верховка *Leucaspius delineatus*, сом обыкновенный *Silurus glanis*.

Отдельного рассмотрения требует нельма *Stenodus leucichthys*, сформировавшая в пределах естественного ареала жилую форму в Кубенском озере за счет случайного разделения мигрантов нерестового стада. Это было связано со строительством в 1834 г. плотины в 7 км от истока реки Сухоны и изоляцией зашедшей на нерест в озеро северодвинской нельмы [Данилевский, 1862]. Вплоть до середины 1960-х гг. нельма составляла заметную долю в составе уловов, а в настоящее время ее популяция находится на грани исчезновения [Болотова, Коновалов, 2008; Bolotova, 2002a].

Примерами случайного вселения хозяйственно ценных южных видов в северные озерные экосистемы является проникновение стерляди и сома в Онежское оз. с живорыбных судов при перевозке в Петрозаводск и Санкт-Петербург рыбы, добытой в волжском бассейне [Кесслер, 1868; Данилевский, 1875]. После включения в ихтиоценоз водоема популяции данных видов могли дополнительно пополняться мигрантами из верхневолжских водоемов по системе

каналов. Они также не заняли заметного места в многовидовом сообществе Онежского оз. и входят в категорию редких видов [Красная книга..., 2007].

Другим результатом случайной интродукции является формирование популяций верховки в озерах Лозско-Азатской группы (Белозерский муниципальный район) в 1980-е гг., вследствие случайного занесения ее икры при работах с сиговыми рыбами [Бионормативы по выращиванию..., 1987]. Это можно рассматривать как бракеражную акклиматизацию, то есть случайный занос в ходе планомерной акклиматизации. В первые годы после вселения отмечалось резкое увеличение численности верховки, она проникла в Белое оз., а к настоящему времени этот вид редко встречается в составе уловов.

Расширением области распространения теплолюбивых интродуцентов без их естественного воспроизводства служит выращивание товарной рыбы в индустриальных условиях в садках с использованием подогретых вод. Так, примерами случайной интродукции может быть проникновение в 1980–1990-е гг. в бассейн р. Суды карпа и радужной форели из садков Кадуйского рыбоводного хозяйства. По всей вероятности данные виды не способны к естественному воспроизводству и отмечаются в составе ихтиофауны за счет систематического ската их молоди из пруда хозяйства. Регулярные случаи поимки радужной форели, убегающей из садков форелевых хозяйств, отмечаются и в Онежском оз. [Лукин, Ивантер, 2008]. Однако данный вид вряд ли способен сформировать устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию.

К категории **преднамеренно вселявшихся видов** относятся хозяйственно ценные виды рыб, которые интродуцировались в водоемы с целью обогащения состава ихтиофауны. К этой группе относятся 9 видов рыб: ряпушка европейская (килец и рипус) *Coregonus albula*, омуль *Coregonus autumnalis*, сиг обыкновенный *Coregonus lavaretus* (сиги чудской, лудога), муксун *Coregonus*

muksun, пелядь *Coregonus peled*, нельма *Stenodus leucichthys*, угорь речной *Anguilla anguilla*, сазан (каrp обыкновенный) *Cyprinus carpio*, судак обыкновенный *Sander lucioperca*, а также гибрид пеляди и чира.

Масштабные эксперименты по зарыблению крупных и малых озер Вологодской области ценными видами рыб начались в 1920–1930-е гг. [Тихий, 1941]. Первые опыты по акклиматизации проводились на Белом озере, а также малых озерах Белозерского и Кирилловского районов. Эти работы включали посадку икры, молоди и производителей обыкновенного сига (чудской сиг и сиг-лудога), корюшки, судака, а также леща, карася и уклей. Причем, новыми для ихтиоценозов водоемов являлись только первые три вида. Остальные рыбы вселялись для пополнения популяций аборигенных видов. Из этих мероприятий кратковременным успехом увенчалось лишь вселение чудского сига в Лозско-Азатское оз., в котором данная форма в течение нескольких лет размножалась и отмечалась в уловах [Тихий, 1941].

Неудачей закончились и попытки акклиматизации кубенской нельмы и сига-нельмушки в оз. Воже, которые проводились в 1950-е гг. [Титенков, 1961]. Тем не менее, в 1990-е гг. с целью создания маточного стада кубенской нельмы, этот вид вселялся в один из наиболее крупных по площади малых водоемов Вологодской области – оз. Ковжское Вытегорского муниципального района. В 2000-е гг. в данном озере нельма отмечалась в составе уловов. Однако формирование и поддержание маточного стада нельмы в малом озере невозможно без комплекса регулярно осуществляемых рыбоводных и генетико-селекционных мероприятий, которые не проводятся. Столь же неудачным оказалось вселение в Рыбинское водохранилище четырех видов сиговых рыб (нельма, пелядь, сиг, ряпушка), а также карпа и угря [Ильина, 1972; Терещенко, Стрельников, 1997; Яковлев и др., 2001]. Результаты неоднократно

предпринимавшихся в XX в. попыток вселения в Онежское оз. пеляди и байкальского омуля после прекращения рыбоводных работ до сих пор не проявились [Лукин, Ивантер, 2008]. Все это свидетельствует о бесперспективности преднамеренной интродукции, если абиотические условия водоемов-реципиентов не соответствуют экологической валентности вселяемых рыб и видовая насыщенность сообществ более конкурентоспособными аборигенными видами препятствует занятию новыми видами экологических ниш.

Другим способом осуществления преднамеренной интродукции новых видов в озера Вологодской области являлась организация товарного выращивания ценных рыб на базе Лозско-Азатского озерного рыбоводного хозяйства в 1970–1980-е гг. Рыбоводные работы охватывали 13 преимущественно малых водоемов Лозско-Азатской группы, включая озера Лозско-Азатское, Буозеро-1, Обручевское, Моткозеро и др. В эти водоемы вселялись карп и сиговые рыбы (пелядь, муксун, килец, сиг обыкновенный, гибрид пеляди и чира), которые так и не сформировали самовоспроизводящиеся популяции [Болотова и др., 1990, 2005]. Одновременное вселение нескольких видов представляет собой путь интенсивного рыбоводства, который требует принципиально иного использования озер. Такой путь предусматривает выращивание ценных рыб в поликультуре, то есть вселение нескольких видов, в том числе и со сходным типом питания, но при условии коренной перестройки существующего состава ихтиофауны при первоначальном уничтожении местных видов рыб (химическая обработка озер, тотальные обловы). Последующее выращивание вселенной молоди разных видов возможно только через искусственное поддержание высокого уровня развития кормовой базы на основе внесения дополнительного количества биогенов в форме удобрений. Далее необходима пересадка молоди в высококормные

нагульные озера (желательно без хищников), в которых их популяции также поддерживаются ежегодной подсадкой. Без такого интенсивного и дорогостоящего хозяйственного давления получение дополнительной продукции невозможно. В противном случае вселенцы будут не способны сформировать свои популяции и вытесняются аборигенами [Болотова Думнич, 2000б].

Негативным следствием подобного пути использования озер является резкое ускорение их эвтрофирования (с переходом в дистрофное состояние), сопровождающееся зарастанием, заилением, дефицитом кислорода, изменением других гидрохимических показателей, приводящих к снижению качества воды и ухудшению абиотических условий. Подобный путь повышения биопродуктивности малых озер в Псковской области, начавшийся в 1960-е гг. через 10 лет привел к выводу о неблагоприятных последствиях искусственного эвтрофирования водоемов. Тем не менее, эти методы широко практиковались в последующие десятилетия в разных регионах страны, в том числе, в Вологодской области. В результате в озерах, используемых под питомники, резко ускорились темпы эвтрофирования и значительно ухудшились абиотические условия для рыб. Популяции вселенцев (пелядь, сиг, муксун, пелчир, карп) после прекращения рыбоводных мероприятий были полностью вытеснены местными рыбами, более толерантными к данным условиям.

Неудача натурализации сиговых рыб в мелководных озерах определяется совокупностью неблагоприятных абиотических и биотических факторов [Болотова и др., 2003]. Прогреваемость всей водной толщи, высокая биогенная нагрузка стимулируют эвтрофирование. Цветение воды и развитие макрофитов являются предпосылками к возникновению заморных явлений в жаркие летние месяцы (июль – август). Спад уровня воды в зимне-весеннюю межень (февраль – март) на фоне

глубокого промерзания водоемов ограничивает распространение рыб и создает предпосылки для зимних заморы сиговых рыб, чувствительных к кислородному режиму. Неблагоприятной биотической составляющей является высокая численность во всех озерах популяций хищных рыб (щука, окунь, в некоторых озерах – судак), для которых молодь вселяемых сиговых рыб является излюбленным кормовым объектом.

В 1990-е – начале 2000-х гг. продолжились опыты по зарыблению разнотипных малых озер Вологодской области карпом. В этот период карп вселялся в озера Белозерского, Кирилловского, Чагодощенского и ряда других муниципальных районов области. В пяти озерах Белозерского, Вашкинского и Кирилловского районов отмечены высокие показатели ежегодного прироста массы тела и зарегистрированы случаи естественного нереста у вселенного карпа [Доклад о состоянии..., 2009]. Однако успех натурализации карпа в долгосрочной перспективе вызывает сомнение, поскольку водоемы расположены за пределами естественного ареала данного вида.

Единственным примером вида, который успешно натурализовался за счет преднамеренной интродукции в двух крупных озерах беломорского бассейна, является аборигенный для Вологодской области судак. Северная граница естественного ареала данного вида в пределах региона включает крупные озера Онежское и Белое, в которых обитают его жилые озерные формы. Кроме того, в границах области озерный судак отмечен в Рыбинском водохранилище и некоторых малых озерах Лозско-Азатской, Ковжской, Сиверской, Кемской, Мегорской и Великоозерской групп [Озерные ресурсы..., 1981]. Речная форма судака встречается в реках Шексне, Мологе, Суде и ряде других.

Вселение судака в оз. Кубенское из Белого оз. в 1934–1936 гг. с целью улучшения состава ихтиофауны было

одной из первых попыток акклиматизации данного вида в бассейне Белого моря, осуществленной на территории бывшего СССР [Титенков, 1953]. Вселение судака в Кубенское оз. завершилось формированием немногочисленной промысловой популяции, что отвечало изначальным целям акклиматизации. В то же время, результативность интродукции данного вида не может высоко оцениваться с позиций биоманипулирования, поскольку вселенец не смог эффективно включиться в систему пищевых связей и приобрести значимую роль в сообществе по регуляции численности доминирующих в водоеме мелкочастиковых видов рыб [Коновалов, 2004]. В оз. Воже судак вселялся из Кубенского озера в 1987 г. [Зуянова, 1989]. Интродукция судака и его натурализация в сообществе оз. Воже сопровождались «эффектом акклиматизации» – резким увеличением количественных и улучшением качественных характеристик популяции. Судак быстро стал основным промысловым видом и начал эффективно сокращать численность преобладающих в рыбном населении местных мелкочастиковых рыб (плотва, окунь) и тугорослого леща [Болотова и др., 1995; Bolotova, 1996]. В настоящее время происходит снижение и стабилизация уловов судака, а также количественных показателей его акклиматизированной популяции [Коновалов, 2004].

При интродукции судака в озера Кубенское и Воже Вологодской области не были учтены два обстоятельства, которые в полной мере не окупаются успехом акклиматизационных мероприятий с позиций эффективности биоманипулирования и рыбохозяйственной пользы вселенца. Во-первых, была проигнорирована опасность вселения хищных рыб в озера с ценной ихтиофауной, проблема которой неоднократно отмечалась исследователями [Попова, 1977; Решетников и др., 1982; и др.]. Этот вопрос становится особенно принципиальным в плане сохранения уникальных жилых форм и

краснокнижных видов, то есть проблемы ставшей наиболее актуальной в последние несколько десятилетий [Болотова и др., 2004, 2006, 2008]. Так, вселение судака в озера Кубенское и Воже создало серьезную угрозу биоразнообразию водоемов, в которых он переключился на преимущественное потребление ценных исчезающих сиговых и корюшковых рыб. В Кубенском оз., несмотря на обилие в водоеме мелкочастиковых рыб, в питании судака доминировала молодь жилых форм нельмы и сига-нельмушки. В настоящее время нельма занесена в Красные книги России [2001] и Вологодской области, а сиг-нельмушка включен в перечень таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде. В оз. Воже за двадцатилетний период, прошедший со времени акклиматизации судака, на грани полного исчезновения оказались популяции снетка, ряпушки и сига. Две последних популяции в настоящее время внесены в Красную книгу Вологодской области [Болотова, 2006а].

Вторым нежелательным последствием акклиматизационных мероприятий стало спонтанное расширение ареала судака после его натурализации в озерах Кубенском и Воже. Так, при планировании акклиматизации не было учтено, что нормальное формирование нерестовых стад судака на северной границе ареала и хорошая приспособляемость к условиям нереста свидетельствуют о потенциальных возможностях продвижения этого вида на север. Благодаря акклиматизационным мероприятиям в озера Кубенское и Воже, судак появился в водоемах бассейна Белого моря, в которых начал самостоятельно расселяться [Козьмин, Шатова, 2001; Новоселов, 2003]. Так, после акклиматизации в Кубенском оз., судак спустился вниз по р. Сухоне и проник в р. Северную Двину, где стал промысловым видом [Козьмин, Шатова, 2001]. После акклиматизации в 1987 г. в оз. Воже, судак распространился по р. Свидь в оз. Лача, близкое к оз. Воже

по своим лимнологическим и гидробиологическим характеристикам. С одной стороны, появление судака в оз. Лача привело к ослаблению конкуренции в питании между малоценными мелкочастиковыми видами рыб и ценным промысловым видом лещом [Козьмин, Шатова, 2001]. С другой стороны, из оз. Лача судак спустился вниз по течению р. Онеги, появился в местах нагула семги и, питаясь ее молодью, начал наносить существенный ущерб запасам атлантического лосося. Таким образом, успех первых этапов акклиматизации судака может нивелироваться мало предсказуемыми и неоднозначными результатами внедрения этого крупного активного южного хищника в северные экосистемы.

В целом анализ долгосрочных результатов акклиматизации показал, что за исключением судака озера Кубенского и Воже, устойчивые самовоспроизводящиеся популяции ценных видов рыб в водоемах Вологодской области созданы не были. При попытке вселения карпа и сиговых рыб в некоторых озерах данные виды непродолжительное время отмечались в составе уловов. Причем, несмотря на вероятность появления в некоторых водоемах поколений карпа и сиговых, в результате естественного нереста, успешная их натурализация маловероятна. Последнее связано с неблагоприятными условиями обитания и воспроизводства в мелководных водоемах, расположенных за пределами северной границы ареала карпа и на южной границе естественного ареала сиговых рыб [Болотова, 2001б].

Заключение

Географическое положение Вологодской области определяет своеобразие условий для распространения инвазий, которым способствует «пограничность» территории (между умеренными широтами и широтами Крайнего Севера в двух подзонах тайги, в бореальных и суббореальных ландшафтах, на водоразделе трех морей, где проходит

граница двух крупнейших геологических структур). Специфика рельефа, развитая гидрологическая сеть создают высокий уровень контактности экосистем для проникновения чужеродных видов в другие сообщества. Особенно важным фактором создания «инвазионных коридоров» стало строительство магистральных транспортных систем (Волго-Балтийская и Северо-Двинская), которые связали бассейны Белого, Балтийского и Каспийского морей.

В настоящее время в водных экосистемах Вологодской области наибольшее число мигрантов появляется из Понто-Каспийского бассейна, что соответствует истории заселения водоемов на данной территории в периоды потепления. Проникновению тепловодных видов в дальнейшем будет способствовать и глобальное потепление климата, чему соответствует наблюдающееся повышение среднегодовых температур на территории Северо-Запада России. Природные особенности мелководных водоемов, связанные с их прогреваемостью, также способствуют развитию тепловодных комплексов, наряду с неблагоприятностью для представителей холодноводных рыб в северных экосистемах. Последние, например, сиговые рыбы переходят в разряд редких видов, уменьшая видовую насыщенность сообществ и освобождая экологические ниши [Болотова, 2001б; Bolotova, 2004]. Данный процесс особенно усугубляется на территории области в связи с ускорением эвтрофирования водоемов [Болотова, 1999, 2009]. Сформировавшиеся на большей части территории в условиях равнины бассейны рек большой протяженности могут служить удобными миграционными путями. Причем реки часто дренируют болотистую местность, что способствует их эвтрофированию, зарастанию и созданию благоприятных биотопов для распространения чужеродных рыб-фитофилов.

Развитая гидрографическая сеть не только обеспечивает миграционные пути для организмов, но и создает

разнообразие биотопов, с чем связано потенциальное увеличение биоразнообразия. Это может иметь неоднозначные последствия для увеличения доли редких видов в сообществах. С одной стороны, массовое развитие инвазивных видов через перестройку структуры сообществ может вызвать вытеснение других видов, и их переход в разряд редких [Болотова, 2003]. С другой стороны, проникающие виды могут сформировать немногочисленные популяции, то есть увеличить долю видов с естественной редкостью на границе ареала. Наибольшие последствия для экосистемы имеет вселение крупного хищника, способного быть эффективным регулятором сообщества. На примере акклиматизации судака для улучшения состава уловов в Кубенском озере и с целью биоманипулирования – в озере Воже было показано, что зарыбление водоемов этим хищником вызывает быстрое развитие инвазионного процесса [Болотова и др., 1995; Коновалов, 2003, 2004; и др.]. Судак не только сформировал устойчивые промысловые популяции, но начал самостоятельно расширять свой ареал при наличии водных путей. Угроза сокращения биоразнообразия арктического комплекса создалась за счет перестройки системы пищевых отношений (через отношения «хищник – жертва» и конкуренцию с крупными хищниками).

Целенаправленная интродукция в форме развития озерного нагульного рыбоводства не привела в Вологодской области к натурализации чужеродных видов, так как они не обладали необходимым уровнем эврибионтности для освоения ниш, занятых аборигенными видами. В целом процесс инвазий сопровождается наращиванием численности эврибионтных видов при саморасселении, наряду со случайной и преднамеренной интродукцией, а результат зависит от реализации экологической ниши.

Таким образом, на перестройку структуры рыбной части сообщества в значительной мере влияют изменение

биотопов, появление связей между ранее изолированными бассейнами. В основе инвазий на территории Вологодской области лежит прямая и опосредованная хозяйственная деятельность. Наряду с видоспецифичностью миграционных способностей рыб, механизмом развития инвазионного процесса служит изменение экологических ниш, их взаимодействия при разной конкурентоспособности видов в системе биотических отношений в изменившихся биотопах.

Опасность инвазионного процесса определяется его интенсивностью, так как почти треть ихтиофауны области представлена или новыми для рассматриваемой территории видами или аборигенными, которые вселились в другие водоемы в пределах области. Нежелательным последствием инвазии является снижение разнообразия рыб холодноводного комплекса в результате как опосредованного влияния через большую конкурентоспособность в изменившихся биотопах, так и непосредственного воздействия через выедание и усиления конкуренции по линии питания. Наконец, сама территория Вологодской области становится «вторичным очагом» инвазий для других регионов из-за соединения транспортными путями бассейнов трех морей, а также благодаря географическому положению, служит переходной зоной для усиления экспансии южных видов в высокие широты.

Литература

Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг // Сборник статей / Ред. Н.Л. Болотова. Вологда. 2007. 145с.

Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. // Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с. (1 т.). 253 с. (2 т.).

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.

- Бионормативы по выращиванию посадочного материала и товарной рыбы в озерах Лозско-Азатской группы. Отчет. Фонды Вологодской лаборатории ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда, 1987. 207 с.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Болотова Н.Л. Антропогенная трансформация мелководных северных озерных экосистем // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск, 2001а. С. 18–25.
- Болотова Н.Л. Особенности популяций сиговых рыб на южной границе ареала // Матер. 8 Всероссийского совещания «Биология, биотехника разведения сиговых рыб». Тюмень, 2001б. С. 10–14.
- Болотова Н.Л. Последствия инвазии дрейссены для трофических связей экосистемы Кубенского озера // Матер. межд. конфер. «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 10–11.
- Болотова Н.Л. Влияние антропогенных факторов на рыбное население крупных озер Вологодской области // Сб.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар, 2005. С. 6–24.
- Болотова Н.Л. Опыт Международного сотрудничества по созданию Красной книги животных Вологодской области // *Varents journal*. Баренц-журнал № 1 (4). Архангельск, 2006а. С. 111–119.
- Болотова Н.Л. Развитие экосистем мелководных озер на территории Вологодской области: природные и антропогенные факторы // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, 2006б. С. 105–112.
- Болотова Н.Л. Эвтрофирование крупных озер Вологодской области в условиях антропогенной трансформации их водосборов // Теоретические и прикладные аспекты современной лимнологии. Минск, 2009. С. 123–129.
- Болотова Н.Л., Борисов М.Я. Влияние антропогенной трансформации водосборов на крупные озера Вологодской области // Экологические проблемы северных водоемов и пути их решения. Матер. Междун. конф. Апатиты, 2004. Ч. 1. С. 35–37.
- Болотова Н.Л., Борисов М.Я., Думнич Н.В., Коновалов А.Ф., Сергеева И.С., Шабунов А.А. Состояние водоемов Вологодской области и проблема сохранения редких видов // Материалы Международного контактного форума по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. Сыктывкар. 2006. С. 38–46.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В. Антропогенная трансформация речной экосистемы на примере реки Сухоны (Вологодская область) // Тез. докл. Межд. конф. «Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура». Архангельск, 2000а. С. 38.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В. О рыбохозяйственном использовании малых озер Вологодской области // Современные средства воспроизводства и использования биоресурсов. Сб. докл. симпозиума 7 Межд. выставки Инрыбпром-2000. СПб., 2000б. С. 95–97.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В. Проблемы мониторинга и сохранения исчезающих популяций рыб в водоемах Вологодской области // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 301–306.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Решетников Ю.С. Сиговые рыбы Вологодской области // Материалы 5-го Всерос. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 24–28.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Шитова С.В. Акклиматизация судака *Stizostedion lucioperca* и включение его в систему пищевых отношений озера Воже // Вопросы ихтиологии. 1995. Том 35. № 3. С. 373–387.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль, 2002. С. 211–279.

- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Перестройки рыбной части сообществ крупных мелководных озер Вологодской области // В сб.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: сборник материалов IV (XXVII) Международной конференции. Часть 1. Вологда, 2005. С. 71–75.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Формирование жилой формы нельмы в Кубенском озере и многолетняя динамика ее популяционных показателей // В сб.: Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 251–254.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Думнич Н.В. О проблеме искусственного воспроизводства исчезающих сиговых рыб Вологодской области // В сб.: Современное состояние рыбоводства на Урале и перспективы его развития. Екатеринбург, 2003. С. 23–26.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Думнич Н.В., Борисов М.Я., Сергеева И.С. Рыбы – вселенцы в водоемах Вологодской области // Тезисы докладов 2-го международного симпозиума по изучению инвазионных видов «Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2). Рыбинск; Борок, 2005. С. 138–139.
- Болотова Н.Л., Максимова Н.К., Сусллова Т.А., Скупинова Е.А. Биологическое и ландшафтное разнообразие таежных геосистем Вологодской области // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Петрозаводск, 2004. С. 29–40.
- Болотова Н.Л., Максимова Н.К., Шабунов А.А. Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области. Вологда. 2008. 252 с.
- Болотова Н.Л., Нагаева Т.Н., Литвин А.И. Основные итоги и результаты выращивания сиговых в малых озерах Вологодской области // Тез. докл. 4-го Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л., 1990. С. 130–131.
- Болотова Н.Л., Шабунов А.А. Формирование фауны Вологодской области // Природа Вологодской области. Вологда. 2007. С. 246–250.
- Болотова Н.Л., Шабунов А.А., Коновалов А.Ф. К вопросу об охране редких позвоночных Вологодской области // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера. Материалы научно-практической конференции. Сыктывкар, 2004. С. 48–50.
- Борисов М.Я. Особенности функционирования системы «водосбор – озеро Воже» и ее влияние на рыбное население. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 27 с.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Труды биологической станции «Борок». М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 236–275.
- Данилевский Н.Я. Кубенское озеро // В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1862. Т. VI. С. 75–83.
- Данилевский Н.Я. Описание рыболовства в северо-западных озерах // Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1875. Т. IX. 151 с.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2008 году. Вологда, 2009. 232 с.
- Думнич Н.В., Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я. Основные направления рыбохозяйственных исследований в Вологодской области // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 10–14.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984. 144 с.

- Зуянова О.В. Результаты пробной интродукции судака в озеро Воже // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 293. С. 80–82.
- Изменения климата 2009. Зима (декабрь 2008 – февраль 2009). Обзор состояния и тенденций изменения климата России. М., 2009. 30 с.
- Ильина Л.К. Список видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Рыбы // В сб.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 335–338.
- Кесслер К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. СПб, 1868. 144 с.
- Кичин Е. Тотемские стерляди // Вологодские губернские ведомости. 1847. № 37. С. 365–366.
- Козьмин А.К., Шатова В.В. Акклиматизация судака в водоемах Архангельской области // VIII съезд гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. Калининград, 2001. Т. II. С. 40–41.
- Коновалов А.Ф. Биоманипуляционный аспект акклиматизации судака в крупные озера Вологодской области // Тезисы докладов Международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 55–56.
- Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion luciperca* [L.]) в экосистемах крупных озер Вологодской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 27 с.
- Коскова Л.А. Белозерская ряпушка *Coregonus sardinella vesticus* Drjagin в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 3. С. 545–548.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). Балашиха: Астрель, 2001. 860 с.
- Кудерский Л.А. О саморасселении рыб во внутренних водоемах // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 58–64.
- Кудерский Л.А. Результаты акклиматизации судака в Кубенском озере // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 182. С. 70–83.
- Кудерский Л.А. Осетровые рыбы в бассейнах Онежского и Ладожского озер // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 205. С. 128–149.
- Лебедев В.Г. Ихтиоценоз оз. Кубенского, его состояние и возможные изменения при зарегулировании стока // В кн.: Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977. Ч. 3. С. 127–145.
- Лукин А. А., Ивантер Д.Э. Рыбное сообщество и роль отдельных видов в его формировании // В кн.: Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 92–98.
- Николаев И.И. О факторах и направлениях неконтролируемого антропогенного расселения // Изв. Всес. геогр. о-ва, 1974. Т. 1. С. 42–49.
- Новоселов А.П. Современное состояние рыбной части сообщества в водоемах Европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Новоселов А.П. К вопросу о появлении чужеродных видов рыб в бассейне Белого моря // III (XXVI) Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тезисы докладов. Сыктывкар, 2003. С. 61.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. О появлении белоглазки *Abramis sara* и жереха *Aspius aspius* в бассейне Северной Двины // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 5. С. 639–645.
- Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981. 150 с.
- Попова О.А. Роль хищных рыб в экосистемах при акклиматизации // Труды Симпозиума по реакции водных экосистем на вселение новых видов (Таллинн, 24–28 октября 1977 г.). М.: ВНИРО, 1977. С. 92–94.

Природа Вологодской области / Под ред. Г.А. Воробьева. Вологда: Издательский дом Вологжанин, 2007. 440 с.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // В кн.: Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 21–37.

Титенков И.С. Успешная акклиматизация судака в Кубенском озере // Рыбное хозяйство. 1953. № 2. С. 33.

Титенков И.С. Кубенская нельма. М.: Рыбное хозяйство, 1961. 52 с.

Тихий М.И. Разведение рыб в Ленинградской и Вологодской областях // Известия ВНИОРХ. М.; Л.: Пищепромиздат, 1941. Т. XXIV. С. 32–53.

Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог

круглоротых и рыб бассейна Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 53–69.

Bolotova N.L. et. al. Change of fish community in eutrophication of large north lake // Journal of Ichthyology. 1996. Т. 36(8). P. 153–162.

Bolotova N.L. Anthropogenic impacts on the landlocked coregonids of Kubenskoe Lake: *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Pravdin) and *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) // Arh. Hydrobiol. Spes. Issues Advanc. Limnol. 2002a. 57. P. 321–333.

Bolotova N.L. The regulation and changes of the communities of large shallow lakes in north-western European Russia // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 28. Stuttgart, 2002b. P. 1602–1608.

Bolotova N.L. Endangered populations of whitefish species in the Vologda region waterbodies // The proceeding of 3-th Meeting of the International Contact Forum on Habitat Conservation in the Barents Region. Helsinki, Finland. 2004. P. 64–65.

NATURAL AND ANTHROPOGENIC FACTORS OF THE APPEARANCE OF NON-NATIVE FISHES IN AQUATIC ECOSYSTEMS OF VOLOGDA REGION

© 2010 Bolotova N.L.¹, Konovalov A.F.², Borisov M.Ya.², Dumnich N.V.²

¹ Department of zoology and ecology, Vologda State Pedagogical University, Russia;

bolotova@vologda.ru

² Vologda laboratory of State Research Institute on Lake and River Fisheries;

gosniorch@vologda.ru

The specificity of the territory of the Vologda Region creates favourable conditions for migration of organisms due to a dense hydrographical network, greater length of rivers, and also the location on the watershed of three seas (the White, Baltic, and Caspian), which are connected through the Volga-Baltic and Northern Dvina transport systems. Currently, the main factors of changing of ichthyofauna are different effects of human activities. Analysis of historical and contemporary reasons for the emergence of new species in the aquatic ecosystems of Vologda Region has revealed three categories of non-native fishes. There are species broadening their range thanks to natural expansion, and also deliberately or accidentally introduced forms. The implications of the emergence of new fish species for aquatic communities of northern ecosystems are discussed.

Key words: non-native fishes, range expansion, introduction, acclimatization, Vologda Region.