

УДК 597.2/5

Многолетние изменения структуры фаунистических комплексов рыб и круглоротых в водоёмах Вологодской области

А.Ф. Коновалов

Государственный научно-исследовательский институт озёрного и речного рыбного хозяйства (ФГБНУ «ГосНИОРХ», г. Вологда)
e-mail: alexander-konovalev@yandex.ru

В статье приводится характеристика ихтиофауны и рыбного населения водоёмов Вологодской области в связи с принадлежностью основных представителей к фаунистическим комплексам. Описывается многолетняя динамика количественных показателей популяций рыб и миног, относящихся к важнейшему фаунистическому комплексу. В составе рыбного населения водоёмов региона выделяются виды, имеющие стабильную, растущую и сокращающуюся численность. Рассматривается динамика общих уловов представителей основных фаунистических комплексов, имеющих высокие объёмы рыбодобычи в Вологодской области. Приводятся результаты саморасселения рыб за пределами ареала видов, относящихся к основным фаунистическим комплексам региона. Установлено, что изменения в структуре рыбного населения Вологодской области связаны с замещением представителей холодноводной ихтиофауны на экологически более пластичные виды бореального равнинного и южных фаунистических комплексов. Наиболее заметным для рыбного промысла в Вологодской области стало сокращение общих уловов рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса — корюшки европейской *Osmerus eperlanus*, ряпушки европейской *Coregonus albula*, сига обыкновенного *S. lavaretus* и налима *Lota lota*, которые в прошлом составляли основу рыбодобычи в регионе. Из рыб южных фаунистических комплексов в водоёмах Вологодской области наиболее быстрыми темпами повсеместно, кроме оз. Онежское, растёт численность популяций леща *Abramis brama*. Этот вид является ключевым представителем понтического пресноводного комплекса, ставшим главным промысловым объектом в регионе по объёмам добычи. Высокую численность в основных рыбохозяйственных водоёмах области приобретают малоценные рыбы бореального равнинного комплекса — окунь речной *Perca fluviatilis*, ёрш обыкновенный *Gymnocephalus cernuus* и плотва *Rutilus rutilus*. Основной причиной наблюдаемых перестроек является многолетнее потепление климата.

Ключевые слова: фаунистические комплексы, рыбы и миноги, многолетняя динамика, Вологодская область.

ВВЕДЕНИЕ

Изменения состава ихтиофауны Вологодской области проявляются в исчезновении наиболее уязвимых видов рыб и миног и появлении ряда новых видов в результате саморасселения и успешной акклиматизации [Коновалов,

2014; Коновалов и др., 2014, 2015 а, 2015 б]. Трансформация рыбного населения в водоёмах Вологодской области прослеживается через изменение численности популяций отдельных видов и находит своё отражение в динамике общих уловов. Многолетние тенденции в изме-

нении видового состава ихтиофауны и структуры рыбного населения водных экосистем региона связаны с экологическими особенностями и происхождением отдельных представителей. В этом плане удобным инструментом для понимания наблюдаемых перестроек может быть анализ изменений в структуре основных фаунистических комплексов рыб и миног региона. По определению Г.В.Никольского [1980] фаунистический комплекс представляет собой группу связанных общим происхождением видов, у которых в ходе их становления сформировались сходные приспособления к совокупности абиотических и биотических факторов среды. Изучение динамики фаунистических комплексов рыб и миног в водоёмах Вологодской области позволяет оценить зависимость многолетних изменений численности и уловов основных представителей от их адаптации к условиям обитания в регионе. В Вологодской области перестройки в структуре рыбного населения в связи с особенностями фаунистических комплексов рыб рассматривались в основном в озёрных экосистемах [Жаков, 1974, 1984; Болотова, 1999, 2010, 2012; Болотова, Коновалов, 2005 и др.].

Задачей настоящей работы является изучение многолетней динамики фаунистических комплексов рыб и круглоротых в целом для водоёмов Вологодской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При подготовке работы проанализированы литературные источники и обобщены данные собственных многолетних исследований состава уловов основными орудиями промышленного и научно-исследовательского рыболовства, применяемыми в регионе. Используются фондовые материалы Вологодской лаборатории ФГБНУ «ГосНИОРХ» и рыбопромысловая статистика общих уловов. В частности, обобщены сведения о структуре вылова в границах Вологодской области в крупных озёрах — Онежском, Белом, Кубенском, Воже, водохранилищах — Рыбинском, Шекнинском, Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском, а также реках, средних и малых озёрах региона.

Распределение рыб и миног Вологодской области по фаунистическим комплексам вы-

полнено согласно представлениям Г.В.Никольского [1980] о структуре фауны пресноводных экосистем с небольшими изменениями. Таксономический статус видов миног и лучепёрых рыб приведён в соответствии с монографией «Рыбы в заповедниках...» [2010].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В настоящее время в водоёмах Вологодской области зарегистрированы самовоспроизводящиеся популяции 4 видов миног и 48 видов костных рыб [Коновалов и др., 2015 б], которые относятся к десяти фаунистическим комплексам (табл. 1).

Ядро современной ихтиофауны региона сформировано видами из шести фаунистических комплексов: арктического пресноводного, арктобореального, бореальных предгорного и равнинного, пресноводных амфибореального и понтического. Представителей этих важнейших фаунистических комплексов в зависимости от их экологических особенностей и с учётом происхождения можно объединить в три группы видов. Во-первых, это совокупность **«северных видов»**, многие из которых имеют циркумполярное распространение и соответствующее происхождение. К этой группе принадлежат представители арктического пресноводного, арктобореального и бореального предгорного фаунистических комплексов. Во-вторых, это группа **«фоновых видов»**, относящихся к бореальному равнинному фаунистическому комплексу. Большинство из них широко распространены в пределах Вологодской области и в целом в умеренных широтах северного полушария. В-третьих, это **«южные виды»**, центр ареала большинства из которых в пределах европейской части России расположен южнее бореальной зоны. В Вологодской области к этой группе относятся представители пресноводных понтического и амфибореального фаунистических комплексов. Необходимо отметить условность подобного подразделения на группы видов, которое, тем не менее, позволяет охарактеризовать региональную специфику основных фаунистических комплексов рыб и миног.

Экологически близкие фаунистические комплексы высокоширотного происхождения — **арктический пресноводный, аркто-**

Таблица 1. Фаунистические комплексы рыб и миног, обитающих в водоёмах Вологодской области

Фаунистические комплексы	Таксоны
Арктический пресноводный	Отряд Petromyzontiformes — миногообразные <i>Lethenteron camtschaticum</i> (Tilesius, 1811) — камчатская (японская) минога <i>Lethenteron kessleri</i> (Anikin, 1905) — сибирская минога
	Отряд Osmeriformes — корюшкообразные <i>Osmerus eperlanus</i> (L., 1758) — европейская корюшка
	Отряд Salmoniformes — лососеобразные <i>Coregonus albula</i> (L., 1758) — европейская ряпушка <i>Coregonus lavaretus</i> (L., 1758) — обыкновенный сиг <i>Stenodus leucichthys</i> (G ldenst dt, 1772) — белорыбица, нельма <i>Salvelinus lepechini</i> (Gmelin, 1788) — палия
	Отряд Gadiformes — трескообразные <i>Lota lota</i> (L., 1758) — налим
	Отряд Scorpaeniformes — скорпенообразные <i>Triglopsis quadricornis</i> (L., 1758) — четырёхрогий бычок, рогатка
	Отряд Petromyzontiformes — миногообразные <i>Lampetra fluviatilis</i> (L., 1758) — речная минога <i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784) — европейская ручьевая минога
	Отряд Gasterosteiformes — колюшкообразные <i>Gasterosteus aculeatus</i> L., 1758 — трёхиглая колюшка <i>Pungitius pungitius</i> (L., 1758) — девятииглая колюшка
	Отряд Cypriniformes — карпообразные <i>Phoxinus phoxinus</i> (L., 1758) — обыкновенный голяк <i>Barbatula barbatula</i> (L., 1758) — усатый голец
	Отряд Salmoniformes — лососеобразные <i>Thymallus thymallus</i> (L., 1758) — европейский хариус <i>Salmo salar</i> L., 1758 — атлантический лосось, сёмга <i>Salmo trutta</i> L., 1758 — кумжа
	Отряд Scorpaeniformes — скорпенообразные <i>Cottus gobio</i> L., 1758 — обыкновенный подкаменщик <i>Cottus poecilopus</i> Heckel, 1836 — пестроногий подкаменщик
Бореальный равнинный	Отряд Cypriniformes — карпообразные <i>Carassius auratus</i> (L., 1758) — серебряный карась <i>Carassius carassius</i> (L., 1758) — золотой карась <i>Gobio gobio</i> (L., 1758) — пескарь <i>Leuciscus cephalus</i> (L., 1758) — голавль <i>Leuciscus idus</i> (L., 1758) — язь <i>Leuciscus leuciscus</i> (L., 1758) — елец <i>Phoxinus phoxinus</i> (Pallas, 1814) — озёрный голяк <i>Rutilus rutilus</i> (L., 1758) — плотва <i>Tinca tinca</i> (L., 1758) — линь <i>Cobitis taenia</i> L., 1758 — обыкновенная щиповка
	Отряд Esociformes — щукообразные <i>Esox lucius</i> L., 1758 — обыкновенная щука
	Отряд Perciformes — окунеобразные <i>Gymnocephalus cernuus</i> (L., 1758) — обыкновенный ёрш <i>Perca fluviatilis</i> L., 1758 — речной окунь
	Отряд Anguilliformes — угреобразные <i>Anguilla anguilla</i> (L., 1758) — речной угорь

Фаунистические комплексы	Таксоны
Пресноводный амфибо-реальный	Отряд Acipenseriformes — осетрообразные
	<i>Acipenser ruthenus</i> L., 1758 — стерлядь
	Отряд Cypriniformes — карпообразные
	<i>Misgurnus fossilis</i> (L., 1758) — вьюн
	Отряд Siluriformes — сомообразные
	<i>Silurus glanis</i> L., 1758 — обыкновенный сом
Понтический пресноводный	Отряд Perciformes — окунеобразные
	<i>Sander lucioperca</i> (L., 1758) — обыкновенный судак
	<i>Sander volgensis</i> (Gmelin, 1788) — волжский судак, бёрш
	Отряд Cypriniformes — карпообразные
	<i>Abramis ballerus</i> (L., 1758) — синец
	<i>Abramis brama</i> (L., 1758) — лещ
	<i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1814) — белоглазка
	<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782) — быстрянка
	<i>Alburnus alburnus</i> (L., 1758) — уклейка
	<i>Aspius aspius</i> (L., 1758) — обыкновенный жерех
	<i>Blicca bjoerkna</i> (L., 1758) — густера
<i>Chondrostoma variable</i> Jakowlew, 1870 — волжский подуст	
<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843) — верховка	
<i>Pelecus cultratus</i> (L., 1758) — чехонь	
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L., 1758) — краснопёрка	
Понтический морской	Отряд Clupeiformes — сельдеобразные
	<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) — черноморско-каспийская тюлька
Китайский равнинный	Отряд Perciformes — окунеобразные
<i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877 — ротан-головешка	

бореальный и бореальный предгорный составляют около 37% от общего числа видов в ихтиофауне Вологодской области (табл. 1). Это преимущественно холодноводные, реже эвритермные оксифильные виды, размножающиеся, как правило, на чистых песчаных или каменистых грунтах. Многие из этих видов стали первыми представителями ихтиофауны в водоёмах региона после отступления Валдайского оледенения в позднем плейстоцене [Жаков, 1984; Кудерский, 2005]. В настоящее время широкое распространение и относительно стабильную численность в Вологодской области имеют лишь некоторые мелкие представители бореального предгорного комплекса — усатый голец и обыкновенный подкаменщик, а голян обыкновенный — ещё и высокую численность (табл. 2). Эти виды по всей территории области населяют преимущественно малые реки, проточность которых обеспечивает им оптимальные условия существования.

Остальные представители трёх рассматриваемых фаунистических комплексов в Вологодской области имеют снижающуюся численность и, как правило, ограниченное распространение. Сравнительно устойчивые популяции этих видов сохранились лишь в наиболее крупных озёрах и в связанных с ними озёрно-речных системах. Поэтому многие виды и жилые формы данной группы включены в Красные книги РФ и Вологодской области [Красная книга..., 2001, 2010], а популяции некоторых из них нуждаются во внесении в региональный список охраняемых видов [Коновалов и др., 2014]. Например, из 11 видов миног и костных рыб, занесённых в Красную книгу Вологодской области [2010], к трём рассматриваемым фаунистическим комплексам принадлежат 8 видов. Это речная и камчатская миноги, кумжа, кубенская нельма, популяции сига обыкновенного и европейской ряпушки оз. Воже, популяции хариуса европейского рек Молога и Суда, подкаменщик обыкновенный.

Таблица 2. Характеристика основных фаунистических комплексов рыб и миног, обитающих в водоёмах Вологодской области

Фаунистические комплексы	Число видов	Виды, имеющие в Вологодской области популяции			
		со стабильной или растущей численностью	с сокращающейся численностью	с промысловой значимостью*	самопроизвольно расширяющие ареал
1. Арктический пресноводный	8	отсутствуют	все виды	корюшка, налим, ряпушка, сиг	корюшка, ряпушка
2. Арктобореальный	4	отсутствуют	миноги речная и ручьевая, колюшка девятииглая	отсутствуют	колюшка девятииглая
3. Бореальный предгорный	7	гольян, голец усатый, подкаменщик обыкновенный	хариус, лосось, кумжа	отсутствуют	отсутствуют
4. Бореальный равнинный	13	все виды, кроме щуки и голяна озёрного	щука	щука, ёрш, плотва, окунь	щиповка обыкновенная
5. Пресноводный амфибореальный	5	судак, бёрш, сом	стерлядь	судак, бёрш	стерлядь, сом, судак, бёрш
6. Понтический пресноводный	11	все виды, кроме подуста волжского	подуст волжский	синец, лещ, чехонь	синец, белоглазка, жерех, чехонь, краснопёрка
7. Остальные комплексы	4	тюлька, ротан-головешка	угорь	отсутствуют	угорь, тюлька, ротан-головешка

Примечание. * — виды, доля которых составляет более 1% от общего вылова рыбы в водоёмах Вологодской области.

Низкая плотность популяций представителей рассматриваемых фаунистических комплексов обуславливает их слабую миграционную активность и является причиной расширения ареала за счёт саморасселения у сравнительно небольшого числа видов (табл. 2). Например, наиболее активное распространение корюшки и ряпушки из оз. Белое на юг в бассейне Волги отмечалось в середине и второй половине XX в. в период высокой численности популяций этих рыб в материнском водоёме. В настоящее время эти виды расселяются в южном направлении лишь при появлении в оз. Белое высокочисленных поколений. В частности, в годы повышения численности ряпушка регистрировалась нами в нижнем течении р. Шексна, а корюшка начинала встречаться в исследовательских уловах в Рыбинском водохранилище [Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015]. В последние десятилетия из представителей трёх комплексов естественный ареал в южном

направлении в пределах региона наиболее активно расширяет девятииглая колюшка [Коновалов и др., 2015 а]. В частности, в 1986 г. её немногочисленная популяция была обнаружена сотрудниками ИБВВ РАН в устье р. Кема [Яковлев и др., 2001], а в 2013 г. скопления колюшки были отмечены в устьевой части небольших притоков Вытегорского водохранилища.

Высокую промысловую значимость по объёмам добычи в водоёмах Вологодской области имели четыре вида арктического пресноводного комплекса — корюшка, налим, ряпушка и сиг (табл. 3). Причём сравнительно большая доля в структуре рыбного населения у этих видов отмечалась лишь в наиболее крупных водоёмах региона — озёрах Онежское и Белое. Примечательно, что за период с 1970-х по начало 2010-х гг. доля рыб арктического пресноводного комплекса в промысловых уловах в водоёмах Вологодской области сократилась в два раза — с 34 до 17%.

Таблица 3. Многолетняя динамика общих уловов основных промысловых рыб, относящихся к четырём фаунистическим комплексам, в водоёмах Вологодской области

Годы	Фаунистические комплексы							
	Арктический пресноводный				Бореальный равнинный			
	корюшка	налим	ряпушка	сиг	щука	ёрш	плотва	окунь
1970-е	509 / 20	120 / 5	216 / 8	41 / 1	303 / 12	219 / 8,5	237 / 9	47 / 2
1980-е	792 / 26	188 / 6	110 / 4	32 / 1	262 / 8,5	13 / 0,5	241 / 8	49 / 1,5
1990-е	478 / 25	100 / 5	31 / 2	26 / 1	103 / 5	19 / 1	196 / 10	45 / 2
2000-е	354 / 22	34 / 2	85 / 5	14 / 1	82 / 5	9 / 0,5	191 / 12	90 / 6
2010–2014	230 / 14,5	20 / 1	12 / 1	1 / 0,1	87 / 6	12 / 1	216 / 14	148 / 10

Годы	Фаунистические комплексы						
	Пресноводный амфиборе- альный		Понтический пресноводный			Прочие виды	Всего, т
	судак	бёрш	синец	лещ	чехонь		
1970-е	120 / 5	12 / 0,5	152 / 6	441 / 17	41 / 1	117 / 5	2575
1980-е	214 / 7	23 / 1	211 / 6,5	667 / 22	89 / 3	159 / 5	3050
1990-е	167 / 9	17 / 1	141 / 7	480 / 25	67 / 3	75 / 4	1945
2000-е	98 / 6	10 / 0,5	96 / 6	441 / 28	56 / 4	33 / 2	1593
2010–2014	93 / 6	58 / 4	97 / 6	412 / 27	115 / 7	39 / 2,5	1540

Примечание. До черты приведены средние ежегодные уловы в регионе, т; после черты — доля от общего вылова, %.

Особенно заметно в Вологодской области снизились общие уловы налима, ряпушки и сига, которые за период с 1970-х гг. по настоящее время сократились более чем в 10 раз, отражая уменьшение количественных показателей их популяций. В результате к началу 2010-х гг. в Вологодской области сиг почти потерял промысловое значение, а совокупный ежегодный вылов ряпушки и налима составлял чуть больше 30 т. Необходимо отметить, что уловы ряпушки и сига в регионе обеспечивались в основном добычей этих рыб в оз. Онежское.

Наиболее значимым для промысла стало снижение уловов европейской корюшки, которая вплоть до конца 1990-х гг. была главным объектом промышленного рыболовства в регионе (табл. 3). Так, в 1980–1990-е гг. этот вид обеспечивал около 25% от общих уловов рыбы в Вологодской области, а к началу 2010-х гг. его доля сократилась до 15%. Особенно заметно запасы корюшки снизились в оз. Белое, где её ежегодный вылов уменьшился со 185 т

в 1990-е гг. до 41 т в среднем за период с 2000 по 2014 гг.

К фоновым видам **бореального равнинного фаунистического комплекса** относится наибольшее количество представителей региональной ихтиофауны, составляющее около 27% от общего числа видов (табл. 1). Почти все его представители являются эвритермными или тепловодными видами, размножающимися на затопленной растительности либо на зарастающих плотных песчано-каменистых грунтах. За исключением озёрного голяна, все виды этого комплекса хорошо адаптированы к условиям водоёмов таёжной зоны, имеют широкое распространение и высокую численность в пределах Вологодской области.

Четыре наиболее пластичных вида рыб бореального равнинного комплекса — окунь речной, щука обыкновенная, ёрш обыкновенный и плотва доминируют в рыбном населении большинства водоёмов и водотоков Вологодской области, являясь важными объектами любительского и промышленного рыболовства

(табл. 2). Из них наиболее ценным промысловым видом является щука, численность популяций и уловы которой в регионе постепенно сокращаются в условиях растущего пресса любительского рыболовства и несмотря на высокий потенциал естественного воспроизводства вида в регионе. Так, в течение трёх последних десятилетий средняя доля щуки в общих уловах рыбы в водоёмах Вологодской области не превышала 5–6%, а её совокупный вылов в регионе с 1970-х гг. по настоящее время сократился более чем в 3 раза (табл. 3).

Уловы ерша после 1970-х гг. резко снизились, несмотря на высокую численность данного вида в Вологодской области, что было связано с сокращением специализированного мутникового лова. Окунь и плотва, также являющиеся малоценными объектами промысла, сохранили высокую биомассу в уловах в основных рыбохозяйственных водоёмах региона за счёт своей повсеместно растущей численности. В частности, доли этих видов в общих уловах в Вологодской области за период с 1970-х по 2010-е гг. возросли с 2 до 10% для окуня и с 9 до 14% — для плотвы (табл. 3).

Ограниченное распространение или сравнительно низкую численность в границах региона из рыб бореального равнинного комплекса имеют голавль, серебряный карась, озёрный голянь, линь и обыкновенная щиповка. Однако сведений о сокращении численности популяций этих видов в регионе нет, и принятия специальных мер по их сохранению не требуется. Из этих видов некоторое расширение ареала в результате саморасселения в пределах Вологодской области отмечалось только для обыкновенной щиповки, которая в 1930-е гг. проникла из р. Шексна в реки и озёра, связанные с Северо-Двинским каналом [Коновалов и др., 2015 а]. Впоследствии этот вид широко распространился в бассейнах оз. Кубенское и р. Сухона.

Виды фаунистических комплексов южно-го происхождения — **пресноводного амфибореального** и **понтического пресноводного** имеют сходные экологические особенности, как между собой, так и с представителями бореального равнинного комплекса. В водоёмах Вологодской области виды понтического пресноводного комплекса составляют свыше 20%

от общего числа представителей региональной ихтиофауны, а родственного ему амфибореального пресноводного комплекса — около 10% видов (табл. 1). К этим комплексам принадлежат в основном относительно тепловодные, реже эвритермные виды, предпочитающие преимущественно растительный нерестовый субстрат, а иногда каменисто-песчаные грунты и, как правило, приспособленные к обитанию в крупных зарастающих равнинных водоёмах и их бассейнах. Большинство видов этих комплексов наряду с некоторыми представителями бореального равнинного комплекса заселяли современную территорию Вологодской области в период голоценового климатического оптимума после представителей рассмотренных выше холодноводных видов [Кудерский, 2005].

Относительно стабильную или растущую численность в регионе имеют все представители этих двух комплексов, за исключением популяций стерляди, вьюна и волжского подуста (табл. 2). Популяции стерляди имеют сравнительно низкую численность вследствие антропогенной трансформации местообитаний и интенсивного браконьерского лова. Вьюн и подуст ограничено встречаются только в водотоках и водоёмах бассейна Рыбинского водохранилища. В то же время серьёзной угрозы популяциям этих трёх видов в Вологодской области в настоящее время нет.

Наибольшую промысловую значимость в Вологодской области в порядке уменьшения общих уловов имеют лещ, чехонь, синец, судак и бёрш. Причём доля леща в общих уловах в регионе заметно превышает совокупную долю остальных видов рыб данных комплексов (табл. 3). С 1990-х гг., когда доля леща в среднем достигла 25% от общего вылова, этот вид стал основным объектом промысла в регионе. Одновременно популяции судака и синца в важнейшем рыбопромысловом водоёме области — оз. Белое в течение последних лет сокращают свою численность, постепенно снижая значение в промысле [Коновалов и др., 2014]. Однако в целом в Вологодской области численность и промысловая значимость этих видов продолжает оставаться на достаточно высоком уровне, а в некоторых водоёмах даже растёт.

Особенностью двух рассматриваемых фаунистических комплексов является наибольшее количество видов, самостоятельно расширяющих ареал в пределах Вологодской области в последние десятилетия (табл. 2). В частности, к пресноводным амфибореальному и понтическому фаунистическим комплексам принадлежит свыше 50% всех видов региональной ихтиофауны, самопроизвольно расселяющихся за границей своих ареалов [Коновалов и др., 2015 а]. Так, активность по расселению за пределами зоны естественного распространения в регионе проявляют все виды пресноводного амфибореального комплекса, кроме вьюна, и почти половина видов понтического пресноводного комплекса. В этом плане особый интерес представляют результаты расширения ареалов ценных промысловых видов рыб — стерляди и судака. В частности, стерлядь в первой половине XIX в. из притоков р. Кама через каналы Северо-Екатерининской водной системы проникла в реки Северную Двину и Сухону, где быстро стала важным объектом промысла [Коновалов и др., 2015 а]. После постройки Северо-Двинского канала в р. Сухона также могла распространяться шекснинская стерлядь, что подтверждается регистрацией этого вида в составе ихтиофауны оз. Кубенское вплоть до 1941 г. В связи с постройкой в XIX в. Мариинской водной системы шекснинская стерлядь также проникла в бассейн р. Вытегра и далее в оз. Онежское. К настоящему времени популяции стерляди в регионе сохранились в бассейнах Рыбинского водохранилища и рек Сухона и Северная Двина, где они требуют специальной охраны [Красная книга..., 2010].

Судак в Вологодской области был акклиматизирован в крупные озёра бассейна Белого моря — в оз. Кубенское в 1934–1936 гг. и в оз. Воже в 1987 г. [Коновалов, 2014]. В этих водоёмах судак способствовал сокращению численности местных популяций ценных корюшковых и сиговых рыб — корюшки европейской, сига обыкновенного, ряпушки европейской и нельмы. В то же время совокупный вылов акклиматизированного судака в двух озёрах за весь период наблюдений составил около 1000 т. После успешной натурализации кубенский судак спустился по р.

Сухона и проник в р. Северная Двина, где начал размножаться, стал промысловым видом и распространился вплоть до дельты [Коновалов и др., 2015 а]. Вселённый в оз. Воже судак распространился по р. Свидь в оз. Лача и далее в бассейн р. Онега, где начал сокращать численность молоди лососевых рыб [Studenov, Novoselov, 2006].

Остальные фаунистические комплексы — **арктический морской, boreальный атлантический, понтический морской и китайский равнинный** представлены в составе ихтиофауны Вологодской области по одному виду рыб каждый (табл. 1). Представители этих комплексов по особенностям своей биологии и происхождению могут считаться экзотическими для водоёмов региона. За счёт их редкости или малых размеров тела в водоёмах Вологодской области они практически не имеют промыслового значения. В пределах региона эти виды очень редки или имеют локальное распространение, как, например, речной угорь и четырёхрогий бычок, либо быстро формируют новый ареал в результате саморасселения, как тюлька и ротан-головешка. Так, речной угорь очень редко встречается в среднем и нижнем течении р. Сухона, а по Волго-Балтийской водной системе распространяется в водоёмы Каспийского бассейна, опускаясь вплоть до Рыбинского водохранилища и заходя в его притоки, включая р. Молога [Коновалов и др., 2014, 2015 а]. Четырёхрогий бычок в регионе зарегистрирован лишь в оз. Онежское, однако о его современном распространении в Вологодской области сведения отсутствуют.

Наиболее своеобразными по своей биологии вселенцами в водоёмах Вологодской области могут считаться черноморско-каспийская тюлька и ротан-головешка. В частности тюлька проникла в Рыбинское водохранилище через каскад волжских водохранилищ в первой половине 1990-х гг. [Яковлев и др., 2001]. В конце 1990-х — начале 2010-х гг. этот вид широко распространился по речной части Шекснинского водохранилища и проник в оз. Белое, однако ещё не натурализовался в этих водоёмах [Слынько, Кияшко, 2012; Коновалов и др., 2015 а]. Ротан-головешка появился в водоёмах Вологодской области во второй

половине XX в. в результате саморасселения и многочисленных выпусков аквариумистами и рыболовами-любителями [Коновалов, 2014]. В настоящее время ротан зарегистрирован в Рыбинском водохранилище [Зеленецкий, 2006], в бассейне р. Нурма, а также в некоторых водотоках и многочисленных прудах города Вологда и его окрестностей. Кроме того, ротан обнаружен в прудах Грязовецкого и некоторых других муниципальных районов на юге области.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многолетние изменения в структуре основных фаунистических комплексов региона отражают ускорение в последние десятилетия естественной сукцессии, связанной с вытеснением представителей холодноводной ихтиофауны, первоначально заселивших водоёмы региона и их замещением на экологически более пластичные фоновые и южные виды. В частности, из 18 видов, сокращающих свою численность в регионе, 14 видов относятся к арктическому пресноводному, арктобореальному и бореальному предгорному фаунистическим комплексам. Из 29 представителей региональной ихтиофауны, имеющих стабильную или растущую численность, 24 вида принадлежат к бореальному равнинному, пресноводным понтическому и амфибореальному фаунистическим комплексам.

Наиболее заметным для рыбного промысла в Вологодской области стало сокращение общих уловов рыб арктического пресноводного фаунистического комплекса — корюшки, ряпушки, налима и сига, которые в прошлом составляли основу рыбодобычи в регионе. Причём, судя по динамике общего вылова, особенно сильно сократилась численность популяций корюшки и ряпушки в оз. Онежское, а также корюшки в оз. Белое, которые в прошлые десятилетия имели очень высокие доли в структуре уловов. Из рыб южных фаунистических комплексов в водоёмах Вологодской области наиболее быстрыми темпами повсеместно, кроме оз. Онежское, растёт численность популяций леща. Этот вид является ключевым представителем понтического пресноводного комплекса, ставшим главным промысловым объектом в регионе по объёмам

добычи. Высокую численность в основных рыбохозяйственных водоёмах области приобретают малоценные рыбы бореального равнинного комплекса — окунь, ёрш и плотва. По мнению Л.А. Жакова [1974], эти виды наряду со щукой и налимом встречаются в составе рыбного населения большинства озёрных экосистем Вологодской области, являясь конечными звеньями естественной сукцессии.

Основной причиной ускорения сукцессионных изменений рыбного населения в водоёмах региона является многолетняя трансформация климата с выраженным трендом к потеплению [Болотова, 2010, 2012]. Так, по данным гидрометеорологических наблюдений среднегодовая температура воздуха на севере Вологодской области за период с 1970 по 2014 гг. увеличилась в среднем на 0,32 °С за каждое десятилетие. В результате многолетних климатических изменений у тепловодных и эвритермных рыб бореального равнинного и южных фаунистических комплексов повышается численность популяций за счёт роста эффективности нереста и выживаемости молоди, а также улучшения условий откорма для взрослых особей. Одновременно нарушаются условия нагула и размножения холодноводных северных видов, что неизбежно сказывается на сокращении численности их популяций. Учитывая темпы изменений климата, можно прогнозировать дальнейшее повышение численности популяций леща и второстепенных промысловых видов бореального равнинного фаунистического комплекса — окуня, плотвы и ерша, которые слабо облавливаются промыслом. Необходимо отметить, что трансформация рыбного населения особенно ярко проявилась в крупных озёрах — Белом, Кубенском и Воже, а также в средних и малых озёрах и реках региона благодаря их мелководности.

Особую роль потепление климата играет для саморасселения на север рыб южных фаунистических комплексов. В частности, в северном направлении через территорию Вологодской области наиболее успешно расширяли свои ареалы стерлядь, сом, синец, белоглазка, жерех, чехонь, краснопёрка, бёрш, судак, а также экзотические южные вселенцы — тюлька и ротан-головешка. В ближайшие десятилетия существует вероятность проник-

новения тюльки, синца, белоглазки, чехони, красноперки, линя, бёрша и некоторых других видов в бассейны оз. Кубенское и р. Сухона по Северо-Двинской водной системе [Коновалов и др., 2015 а]. В пользу этого свидетельствует довольно высокая численность и широкое распространение данных видов рыб на границе их ареала в водоёмах Каспийского бассейна, за исключением синца и линя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Важным прикладным аспектом многолетних перестроек в структуре фаунистических комплексов является ухудшение качественного состава ихтиофауны и количественных характеристик популяций промысловых рыб Вологодской области. Многие виды рыб, имеющие высокую рыночную стоимость, за последние десятилетия существенно сократили или утратили свою роль в промысле. Так, в регионе сильно снизилась, а для некоторых видов почти прекратилась добыча корюшки, налима, ряпушки, сига, нельмы, хариуса, лосося, кумжи, щуки, судака (в оз. Белое), стерляди и др. в связи с уменьшением численности их популяций. В то же время большинство видов, численность которых в регионе растёт, как правило, не представляют серьёзного интереса для промышленного и любительского рыболовства.

ЛИТЕРАТУРА

- Болотова Н.Л. 1999. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоёмов Вологодской области). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб: ИНОЗ РАН. 50 с.
- Болотова Н.Л. 2010. Подходы к биоиндикации изменения климатических условий на территории Вологодской области (на примере водных экосистем) // Индикация пространственной вариабельности мезоклимата водосборов таежной зоны. Вологда. С. 113–129.
- Болотова Н.Л. 2012. Последствия изменения климатического фона таежной зоны для фаунистических комплексов рыб в крупных озерах Вологодской области // Вестник ВГПУ. Серия «Естественные науки». Вологда. С. 50–53.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. 2005. Перестройки рыбной части сообществ крупных мелководных озер Вологодской области // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера. Мат-лы IV (XXVII) Международной конференции. Ч. 1. Вологда. С. 71–75.
- Жаков Л.А. 1974. Состав и сукцессии озерных ихтиоценозов в связи со спецификой фаунистических комплексов рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 14. Вып. 2 (85). С. 237–248.
- Жаков Л.А. 1984. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука. 144 с.
- Зеленецкий Н.М. 2006. Об изменении ихтиофауны Дарвинского заповедника за 60-летний период // Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника. Вып. 16. С. 188–193.
- Коновалов А.Ф. 2014. Акклиматизация рыб в водоёмах Вологодской области и её результаты // Вопросы рыболовства. Т. 15. № 2. С. 250–269.
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. 2014. Распространение редких и уязвимых видов рыб и круглоротых в водоёмах Вологодской области // Вопросы рыболовства. Т. 15. № 1. С. 21–35.
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. 2015 а. Распространение новых видов рыб по судоходным водным путям в водоёмах Вологодской области // Российский журнал биологических инвазий. Т. 8. № 2. С. 53–66. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2015_2/Konovarov_15_2.pdf (дата обращения — 06.12.2015).
- Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Болотова Н.Л. 2015 б. Современное состояние фауны рыб и круглоротых в водоёмах Вологодской области // Вопросы рыболовства. Т. 16. № 2. С. 137–147.
- Красная книга Вологодской области. 2010 / Под ред. Н.Л.Болотовой, Э.В.Ивантера, В.А.Кривохатского. Т. 3. Животные. Вологда: Полиграф-Книга. 216 с.
- Красная книга Российской Федерации. 2001. Животные. М.: АСТ Астрель. 862 с.
- Кудерский Л.А. 2005. Пути формирования ихтиофауны Онежского озера // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. Петрозаводск. С. 128–141.
- Никольский Г.В. 1980. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром-сть. 184 с.
- Рыбы в заповедниках России. 2010 / Под ред. Ю.С.Решетникова. В 2 т. М.: Т-во науч. изданий КМК. Т. 1. 627 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. 2015 / Под ред. Ю.В.Герасимова. Ярославль: Филигрань. 418 с.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2012. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилища Волги // Российский журнал био-

- логических инвазий. Т. 5. № 1. С. 73–87. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2012_1/Slynko_12_1.pdf (дата обращения — 06.12.2015).
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2001. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 52–69.
- Studenov I., Novoselov A. 2006. The negative ecological impact of pike-perch self-settling on the Onega River System in the European North of Russia // Abstracts of 4th European Conference on Biological Invasions. Vienna, Austria. P. 248.
- REFERENCES**
- Bolotova N.L. 1999. Izmeneniya ekosistem melkovodnyh severnyh ozer v an-tropogennyh usloviyah (na primere vodoemov Vologodskoj oblasti) [Changes in the ecosystems of the shallow northern lakes under the anthropogenic load (on the example of the Vologda region waterbodies)]. Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk. Saint-Petersburg: INOZ RAN. 50 p.
- Bolotova N.L. 2010. Podkhody k bioindikatsii izmeneniya klimaticheskikh uslovij na territorii Vologodskoj oblasti (na primere vodnyh ekosistem) [Approaches to bioindication changes in climatic conditions in the territory of the Vologda region (on the example of aquatic ecosystems)] // Indikatsiya prostranstvennoj variabel'nosti mezoklimata vodosborov taezhnoj zony. Vologda. P. 113–129.
- Bolotova N.L. 2012. Posledstviya izmeneniya klimaticheskogo fona taezhnoj zony dlya faunisticheskikh kompleksov ryb v krupnyh ozerah Vologodskoj oblasti [The consequences of climate change of the taiga zone for faunal complexes of fish in large lakes of the Vologda region] // Vestnik VGPU. Seriya "Estestvennyye nauki". Vologda. P. 50–53.
- Bolotova N.L., Konovalov A.F. 2005. Perestrojki rybnoy chasti soobshchestv krupnyh melkovodnyh ozer Vologodskoj oblasti [Transformations in the fish communities of large shallow lakes of the Vologda region] // Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropejskogo Severa. Mat-ly IV (XXVII) Mezhdunarodnoj konferentsii. Ch. 1. Vologda. P. 71–75.
- Zhakov L.A. 1974. Sostav i suksessii ozernykh ikhtiotsenozov v svyazi so spetsifikoj faunisticheskikh kompleksov ryb [The composition and succession of lake ichthyocenoses in connection with the specifics of faunal complexes of fish] // Voprosy ikhtiologii. T. 14. № 2 (85). P. 237–248.
- Zhakov L.A. 1984. Formirovanie i struktura rybnogo naseleniya ozer Severo-Zapada SSSR [Evolution and structure of the fish communities in the lakes of the Northwestern part of the USSR]. M.: Nauka. 144 p.
- Zelenetskij N.M. 2006. Ob izmenenii ikhtiofauny Darvinskogo zapovednika za 60-letnij period [Changes in the ichthyofauna of the Darwin reserve for 60 years] // Trudy Darvinskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 16. P. 188–193.
- Konovalov A.F. 2014. Akklimatizatsiya ryb v vodoemah Vologodskoj oblasti i ee rezul'taty [Acclimatization of fish in the waterbodies of the Vologda region and its results] // Voprosy rybolovstva. T. 15. № 2. P. 250–269.
- Konovalov A.F., Borisov M.YA., Bolotova N.L. 2014. Rasprostranenie redkih i uyazvimykh vidov ryb i kruglorotykh v vodoemah Vologodskoj oblasti [Distribution of rare and vulnerable species of fish and cyclostomes in the reservoirs of the Vologda region] // Voprosy rybolovstva. T. 15. № 1. P. 21–35.
- Konovalov A.F., Borisov M.YA., Bolotova N.L. 2015 a. Rasprostranenie novykh vidov ryb po sudokhodnym vodnym putyam v vodoemah Vologodskoj oblasti [Expansion of alien fish species through the main waterways in the waterbodies of the Vologda region] // Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij. T. 8. № 2. P. 53–66. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2015_2/Konovalov_15_2.pdf (06.12.2015).
- Konovalov A.F., Borisov M.YA., Bolotova N.L. 2015 b. Sovremennoe sostoyanie fauny ryb i kruglorotykh v vodoemah Vologodskoj oblasti [Modern state of the fish and cyclostomes fauna in waterbodies of the Vologda region] // Voprosy rybolovstva. T. 16. № 2. P. 137–147.
- Krasnaya kniga Vologodskoj oblasti [Red Date Book of the Vologda region]. 2010 / Pod red. N.L. Bolotovoj, E.V. Ivantera, V.A. Krivokhatskogo. T. 3. Zhivotnye. Vologda: Poligraf-Kniga. 216 p.
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii [Red Date Book of the Russian Federation]. 2001. Zhivotnye. M.: AST Astrel'. 862 p.
- Kuderskij L.A. 2005. Puti formirovaniya ikhtiofauny Onezhskogo ozera [Pathways of the fish fauna formation in the Lake Onega] // Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Vyp. 7. Petrozavodsk. P. 128–141.
- Nikol'skij G.V. 1980. Struktura vida i zakonmernosti izmenchivosti ryb [The structure of species and patterns of fish variability]. M.: Pishchevaya promyshlennost'. 184 p.
- Ryby v zapovednikah Rossii [Fishes in nature reserves of Russia]. 2010 / Pod red. Yu.S. Reshetnikova. V 2 t. Moscow: T-vo nauch. izdanij KMK. T. 1. 627 p.
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fishes of the Rybinsk reservoir:

population dynamics and ecology]. 2015 / Pod red. Yu.V.Gerasimova. Yaroslavl': Filigran'. 418 p.

Slyn'ko YU.V., Kiyashko V.I. 2012. Analiz effektivnosti invazij pelagicheskikh vidov ryb v vodokhranilishcha Volgi [Analysis of effectiveness of pelagic fish species invasions into the Volga river reservoirs] // Rossijskij zhurnal biologicheskikh invazij. T. 5. № 1. P. 73–87. URL: http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2012_1/Slynko_12_1.pdf (06.12.2015).

Yakovlev V.N., Slyn'ko Yu.V., Kiyashko V.I. 2001. Annotirovannyj katalog kruglorotyh i ryb vodoemov

bassejna Verkhnej Volgi [Annotated catalog of cyclostomes and fishes in the waterbodies of the Upper Volga basin] // Ekologicheskie problemy Verkhnej Volgi. Yaroslavl': Izd-vo YaGTU. P. 52–69.

Поступила в редакцию 10.12.15 г.
Принята после рецензии 01.02.16 г.

Long-term changes in the structure of faunal complexes of fish and cyclostomes in waterbodies of Vologda Region

A.F.Konovalov

Vologda laboratory of State Research Institute of Lakes and Rivers Fisheries (FSBSI "GosNIORKh", Vologda)

The characteristics of ichthyofauna and faunal complexes of fish in the waterbodies of Vologda region are presented in the article. Long-term dynamics of quantitative indicators of fish and cyclostomes populations, belonging to the most important faunal complexes was studied. Characteristics of species with stable, growing and decreasing abundance dynamic in the waterbodies of Vologda region were described in the article. Dynamics of the total catch of fish species the main faunal complexes in the waterbodies of the region were researched. The paper summarizes the data on spontaneous distribution of fish species of the main faunal complexes in the waterbodies of the Vologda region outside the natural area. Changes in the structure of the regional fish fauna are associated with the replacement of cold-water species by the species of the Boreal-plain and southern faunal complexes. The abundance and total catch fish of Arctic faunal complex — smelt *Osmerus eperlanus*, vendace *Coregonus albula*, burbot *Lota lota* and whitefish *Coregonus lavaretus* declined more than other fish species in the waterbodies of the Vologda region. The abundance and total catches of bream *Abramis brama* grow most rapidly than other species of the southern faunal complexes in waterbodies of the region. In the 1990s the bream has become a main commercial fish in the region in terms of yield. Non-valued commercial fish Boreal-plain complex — perch *Perca fluviatilis*, ruffe *Gymnocephalus cernuus* and roach *Rutilus rutilus* gained high abundance in the most important fisheries waterbodies of the region. Long-term climate warming in the Vologda region is the main cause of the observed changes of the faunal complexes structure.

Key words: faunal complexes, fish and cyclostomes, long-term dynamics, Vologda region.