

КР 1359676

На правах рукописи

Коновалов Александр Федорович

РОЛЬ СУДАКА (*Stizostedion lucioperca* (L.)) В ЭКОСИСТЕМАХ
КРУПНЫХ ОЗЕР ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

03.00.16 – экология

03.00.10 – ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск – 2004

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Хищные рыбы в водных экосистемах регулируют численность других видов, что ослабляет напряженность конкурентных отношений и стабилизирует сообщество. Судак (*Stizostedion lucioperca* (L.)) относится к крупным пелагическим хищникам, которые при высокой численности эффективно выедают мелких и малоценных промысловых рыб, осуществляя биомелиоративную функцию в рыбной части сообщества (Порова, 1967; Фортунатова, Попова, 1973; Порова, Sytina, 1977; Попова, 1979 а, б). Значимость судака в плане регуляции структуры рыбного населения возрастает в эвтрофируемых водоемах и при селективном промысле. В этих условиях происходят нежелательные перестройки в сторону преобладания мелких рыб с коротким жизненным циклом, и наблюдается замена ценных видов на малоценные (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 1991; Решетников, 1994; Болотова и др., 1995, 1996, Болотова, 1997, 1999, Стерлигова, 2000). От крупных хищников согласно концепции «трофического каскада» зависит соотношение сил контроля в сообществе. Значимость регуляции «сверху» («top-down»), включая проблему замедления процессов антропогенного эвтрофирования водоемов, обсуждается в ряде отечественных работ (Биотические отношения..., 1993; Бизина, 1997, 1998; Болотова, 1999, 2002; Алимов, 2000; Гладышев, 2001 и др.).

Актуальность изучения роли судака в сообществе на примере крупных озер Вологодской области определяется его широким распространением в озерных экосистемах Северо-Запада России, где он имеет высокую численность и является ценным промысловым видом (Кудерский, 1958, 1961, 1964, 1966; Негоновская, 1974). Поэтому организация рационального промысла с учетом сохранения роли судака в экосистеме является одной из актуальных проблем рыболовства в регионе (Болотова, 1999; Болотова и др., 2003). Кроме того, судак является объектом акклиматизации, начавшейся в нашей стране с его вселения в 1936 г. в Кубенское озеро (Титенков, 1953; Кудерский, 1982). Проблемы интродукции связаны с опасностью дестабилизации экосистемы, снижения биоразнообразия, саморасселения вида (Кудерский, 1964, 1972, 1975; Попова, 1977, 1979; Решетников и др., 1982; Петрова, 1985, 1991; Новоселов, 2000, 2003). Особый интерес представляют результаты «ступенчатой акклиматизации» судака естественной популяции Белого озера в Кубенское, а затем через 50 лет из озера Кубенского в Воже (Титенков, 1953; Зуянова, 1989; Болотова и др., 1995; Зуянова, Болотова, 1997).

В то же время высокая чувствительность судака к изменению условий среды обитания влияет на его регуляторную роль в экосистеме и уменьшает эффективность мероприятий по акклиматизации. Антропогенная трансформация водных экосистем на территории Вологодской области, расположенной в переходной зоне от экологического оптимума к суровым условиям Крайнего Севера, особенно заметно влияет на популяции, обитающие на границах естественного ареала видов. К ним относятся и исследуемые популяции судака. Поэтому анализ многолетней динамики популяционных показателей судака крупных озер Вологодской области дает возможность оценить степень антропогенного воздействия. Последнее включает промысел и акклиматизацию, изменение условий обитания при эвтрофировании и

токсификации озер. Известно, что рыбы являются тест-объектами многофакторного загрязнения (Моисеенко, 1983, 1997, 2000; Моисеенко, Лукин, 1999; Лукин, 1992, 1995, 2002; Кашулин, Решетников, 1995; Кашулин и др., 1999; Решетников и др., 1999). В этом аспекте судак практически не исследовался, хотя как хищник на высшем трофическом уровне экосистемы, является адекватным биоиндикатором негативных процессов в водоемах. Аккумуляция токсикантов в тканях и органах судака в исследуемых озерах вызывает токсикозы, морфофизиологические и морфопатологические изменения, что влияет на состояние популяций и ставит вопрос о качестве рыбной продукции.

Таким образом, важность изучения судака связана с его ключевой ролью в обществе как регулятора и биомелиоратора, с ценностью этого вида для промысла и акклиматизации, а также значимостью как тест-объекта и биоиндикатора изменений в экосистеме.

Цель работы. Анализ роли судака в экосистемах крупных озер Вологодской области и оценка результатов его «ступенчатой акклиматизации» через изучение динамики популяционных показателей и состояния особей естественной и акклиматизированных популяций.

Задачи исследования:

1) охарактеризовать природные и антропогенные факторы среды обитания естественной и акклиматизированных популяций судака в крупных озерах Вологодской области; 2) определить динамику численности и биомассы судака в озерах Белом, Кубенском, Воже и факторы на них влияющие, включая промысел; 3) выявить особенности питания судака, изменения морфометрических признаков, а также пространственной, размерно-возрастной, половой структур популяций в разных условиях рассматриваемых озер; 4) изучить характер, степень и сопряженность морфофизиологических и патологических отклонений в жизненно важных органах судака Белого озера для биоиндикации состояния экосистемы в условиях токсического загрязнения; 5) сравнить популяционные показатели судака в трех крупных озерах Вологодской области для оценки эффективности проведенных акклиматизационных мероприятий с позиций биоманипулирования; 6) проанализировать роль судака в трех озерных экосистемах как регулятора сообщества и биомелиоратора, а также его значение как биоиндикатора происходящих изменений среды обитания.

Научная новизна. Впервые проведен сравнительный анализ трех генетически родственных популяций судака: в естественном ареале (Белое озеро) и при последовательной интродукции из озера Белого – в Кубенское озеро (1936 г.) и из озера Кубенского – в озеро Воже (1987 г.). Изучены популяционные показатели судака в трех озерах, в связи со спецификой условий среды его обитания. Выявлены основные факторы, определяющие роль данного вида в экосистемах озер Белого, Кубенского и Воже. Проанализированы многолетняя динамика промысла и его влияние на состояние популяции судака. Проведена оценка результатов интродукции судака с позиций эффективности биоманипулирования. Диагностированы патологии на разных уровнях организации, включая тканевый, организменный и популяционный. Показана значимость судака как объекта для биоиндикации техногенного загрязнения.

Практическая ценность. Результаты работы использованы при оценке общих допустимых уловов (ОДУ) и разработке рекомендаций по рациональной организации промысла на крупных озерах Вологодской области в рамках федеральной программы «Разработка прогнозов ОДУ...» и областных программ по экологическому мониторингу. Материалы исследований вошли в рекомендации по регуляции антропогенной нагрузки на экосистемы изучаемых водоемов. Определено экологическое состояние Белого озера с применением количественной оценки патологических отклонений жизненно важных органов судака, необходимой для ихтиотоксикологического мониторинга. Проведенный анализ факторов, обуславливающих роль судака в экосистемах водоемов, может использоваться при обосновании акклиматизационных мероприятий с целью биоманипулирования. Результаты работы применяются в рамках вузовской программы в преподавании курсов «Зоология позвоночных» и «Биометрия».

Апробация работы. Материалы диссертации обсуждались на заседаниях кафедры зоологии и экологии ВГПУ и были представлены на 16-ти научных собраниях разного уровня. Это две региональные конференции (Великий Новгород, 1998; Вологда, 2000), межвузовская конференция (Вологда, 1999), молодежная научная конференция (Сыктывкар, 2000), VIII съезд гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001), научно-практическая конференция (Пермь, 2001), семь международных конференций (Петрозаводск, 1999; Архангельск, 2000; Сыктывкар, 2001, 2003; Екатеринбург, 2003; Минск, 2003; Борок, 2003); три зарубежных симпозиума (Кембридж, Великобритания, 2000; Рованиemi, Финляндия, 2002; Мэдисон, США, 2003).

Публикации. По теме диссертации опубликовано и находится в печати 32 научных работы, включая 10 зарубежных, 1 учебно-методическую работу и 1 коллективную монографию.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения и списка литературы. Она содержит 248 страниц текста, включая 50 рисунков, 11 таблиц и список литературы из 248 наименований, в том числе 21 – на иностранных языках.

Благодарности. Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность моему учителю и научному руководителю доктору биологических наук, профессору Наталье Львовне Болотовой, без ценных советов и практической помощи которой выполнение данной работы было бы невозможно. Выражаю свою признательность сотрудникам Вологодской лаборатории ГосНИОРХ, принимавшим участие в сборе и обработке полевого материала.

ГЛАВА I. ХАРАКТЕРИСТИКА МАТЕРИАЛА И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сравнительный анализ популяций судака в озерах Белом, Кубенском и Воже проведен на основе материалов, собранных в рамках прогнозной тематики Вологодской лаборатории ГосНИОРХ в 1976–2003 гг., включая участие автора в 1997–2003 гг. Общий объем проанализированного материала включал массовые промеры более 70 тыс. рыб, определение возраста и полный биологический анализ более 14

тыс. рыб, питание изучено более чем у 2 тыс. рыб. Морфометрические, морфофизиологические измерения и морфопатологические исследования проведены на 213 особях судака.

Сбор ихтиологического и трофологического материала проводился из научно-исследовательских и промысловых орудий лова: тралов, неводов, ставных и плавных сетей, механизированных мутников. Основным методом сбора материала было проведение траловых учетных съемок. Для сбора материала на Кубенском озере использовались в основном береговые закидные невода. Численность и биомасса судака в крупных водоемах Вологодской области рассчитывались по стандартным методикам (Сечин, 1990; Методические рекомендации..., 1990). Определение параметров кривой естественной смертности осуществлялось в соответствии с общепринятыми методиками (Методические рекомендации..., 1990). Оценка общих допустимых уловов (ОДУ) судака проводилась с 2-летней заблаговременностью с учетом требований обеспечения стабильности эксплуатируемых популяций (Методические рекомендации..., 1990).

Часть особей из контрольных уловов подвергалась полному биологическому анализу, включая определение показателей линейного и весового роста, упитанности, пола и стадий зрелости гонад, визуальную оценку степеней наполнения желудков и ожирения внутренностей (Правдин, 1966). Параллельно осуществлялся сбор материалов для последующего лабораторного определения возраста рыб (Чугунова, 1956; Правдин, 1966; Мина, Клевезаль, 1976). В качестве регистрирующих структур у судака отбиралась чешуя и первые лучи брюшного плавника. Сбор и обработка проб для изучения плодовитости рыб осуществлялись по стандартным методикам (Правдин, 1966). Изучение динамики морфометрических характеристик популяций судака проводилось с использованием стандартной схемы измерения окуневых рыб (Правдин, 1966). Для оценки степени сходства популяций судака озер Белого и Кубенского с популяциями других водоемов по совокупности морфометрических признаков использовался метод кластерного анализа. Сбор и обработка трофологического материала проводились по стандартным методикам (Методическое пособие..., 1974). Для установления доминирования кормовых объектов в пище судака с учетом их долей по массе и частот встречаемости применялся расчет по индексу пищевой значимости IR (Lauzanne, 1975; Решетников и др., 1993).

Для оценки влияния загрязнения озера Белого на популяцию судака применялись методы морфофизиологической и морфопатологической индикации. Изучение морфофизиологических показателей и расчет индексов жизненно важных органов судака производился по стандартным методикам (Смирнов и др., 1972; Рыжков, Кучко, 1997). Морфопатологическая индикация популяции судака Белого озера проводилась по оригинальной методике Ю. С. Решетникова и др. (1999) с некоторыми изменениями, обусловленными спецификой патологий судака в данном водоеме.

Статистическая обработка данных и построение графиков проводились с использованием пакетов STATISTICA 5.5 и MS Excel по стандартным методикам (Ивантер, Коросов, 1992).

ГЛАВА II. РОЛЬ СУДАКА КАК КРУПНОГО ХИЩНИКА В СООБЩЕСТВЕ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ПРОБЛЕМЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ

В главе рассмотрены литературные данные с точки зрения анализа роли судака в водных экосистемах и ее специфики в северных озерах. Выделены следующие аспекты рассматриваемого вопроса: экологическая ниша судака; видовые особенности и ареал; особенности биологии в северных озерных экосистемах; основные признаки «судачьих» озер; становление роли судака как ключевого вида в сообществе озерных экосистем; результаты акклиматизации судака в разных водоемах с позиций эффективности биоманипулирования и регуляции сообществ.

Рассматриваются основные факторы, способствующие занятию судаком определенной экологической ниши в экосистеме с позиций «лицензионно-нишевой концепции» (Левченко, Старобогатов, 1990). Роль вида в экосистеме определяется экологической нишей, то есть местом в потоках вещества, энергии и информации. Эволюционно сформировавшиеся видовые особенности предопределяют характеристики фундаментальной ниши в экосистеме любого водоема. Так, формирование популяций судака в экосистемах способствует усилению пресса хищников (контроля «сверху»), возрастанию мелиоративного воздействия на популяции мелководных рыб. Уровень соответствия видовых потребностей сложившимся в водоеме факторам среды обитания определяет реализованную нишу. Поэтому роль вида в конкретной экосистеме зависит от совокупности экологических условий, создающих предпосылки для реализации запаса изменчивости вида. Это отражается на количественных и качественных показателях популяции и их многолетней динамике.

Установлено, что формирование популяции с высокой численностью и получением «ключевой» роли в экосистеме определяется адекватностью для вида сложившихся в водоеме условий обитания. Поэтому приводятся видовые характеристики судака, раскрываются особенности его биологии в северных озерных экосистемах и основные факторы, способствующие формированию высокой численности и значимой роли в сообществе озер (Попова, 1977, 1979 а, б; Popova, Sytina, 1977; Кудерский, 1958, 1960 а, б, 1961, 1962, 1964; Мантейфель и др., 1965; Негоновская, 1974 и др.). Показано, что судак является экологически очень пластичным видом, который легко приспосабливается к широкому спектру абиотических и биотических условий водоемов. В то же время отмечается ряд лимитирующих факторов: это требовательность к кислородному и температурному режимам, наличию плотных песчано-каменистых грунтов, кормовой базе и другие.

Высокая скорость адаптационных изменений судака в ответ на трансформацию условий среды его обитания может способствовать структурным изменениям в рыбной части сообщества водоемов. Это позволяет относить судака к ключевым видам в тех водных сообществах, в которых он имеет значительную численность (Болотова, 1999). С точки зрения концепции «трофического каскада» ключевым видам хищников в сообществе принадлежит наибольшая регуляторная роль (De Melo et al., 1992; Reynolds, 1994; Post et al., 1997; Lammens, 1999 и др.). Пресс этих хищников на популяции рыб-планктофагов (контроль «сверху») играет стабилизи-

рующую роль в замедлении сукцессий сообщества при эвтрофировании водоема (Shapiro, Wright, 1984; Carpenter, Kitchell, 1988; Vanni, Layne, 1997, Эдмондсон, 1998 и др.). Это используется в технологии биоманипулирования для контроля над эвтрофированием водоемов, основанной на механизмах регуляции экосистем через трофические связи.

Среди хищных рыб северных водоемов судаку как облигатному пелагическому хищнику принадлежит важная роль в сообществах. Основной особенностью пищедобывательного поведения судака является преимущественное потребление мелких и малоценных промысловых рыб на всех этапах жизненного цикла, с чем связана мелиорационная роль судака в экосистемах (Иванова, 1962; Фортунатова, Попова, 1973; Попова, 1977, 1979; Popova, Sytina, 1977).

При высокой антропогенной нагрузке и резких колебаниях абиотических и биотических условий у судака изменяется не только его регуляторная роль в сообществе, но и важнейшие популяционные характеристики. Кроме того, в ответ на накопление токсикантов в тканях тела у рыб могут появляться сдвиги морфофизиологических показателей (Рыжков, Кучко, 1997; Моисеенко, 2000) и различные патологии жизненно важных органов (Решетников и др., 1999). Поэтому судак является биоиндикатором состояния экосистем и происходящих в них негативных изменений, как это выявлено на примере других видов рыб (Лукин, 1992, 1995; Кашулин и др., 1999; Моисеенко, Лукин, 1999; Решетников и др., 1999 и др.).

Результаты акклиматизации судака за пределами северной границы ареала показали его быструю адаптацию к разнотипным условиям среды обитания (Петрова, 1991). В главе анализируются факторы, снижающие эффективность акклиматизационных мероприятий. Показано, что успешная натурализация вселяемого хищника возможна только в водоемах, в которых экологические условия соответствуют биологическим потребностям вида (Попова, 1977; Решетников и др., 1982). Известно, что акклиматизация рыб является экстремальным фактором и способствует проявлению скрытых резервов вида. В первые годы после вселения может наблюдаться «эффект акклиматизации», то есть резкое увеличение численности, повышение темпа роста и скорости созревания рыб. Поэтому, об успехе акклиматизации можно судить лишь после выхода системы на стационарный режим (Попова, 1977; Решетников и др., 1982).

Успех акклиматизации судака с точки зрения технологии биоманипулирования определяется способностью данного вида изменять направление вектора регуляции сообщества. Это обычно имеет место при вселении крупного хищника в водоем, в котором регуляция сообщества осуществляется «снизу» за счет притока биогенов при недостаточном прессе хищных рыб. В условиях ослабленной конкуренции хищников возможно удачное встраивание вселенца в систему пищевых отношений (Болотова и др., 1995; 1996). Таким образом, занятие ниши крупного хищника пластичным видом судаком может привести к нарастанию его численности и реализации задач биоманипулирования по замедлению нежелательных процессов в водном сообществе.

ГЛАВА III. РОЛЬ СУДАКА В ЭКОСИСТЕМЕ БЕЛОГО ОЗЕРА

В главе рассматриваются природные и антропогенные факторы, влияющие на ширину экологической ниши судака; их отражение в динамике популяционных показателей и характере питания, что определяет становление роли судака как ключевого вида в экосистеме озера.

Характеристика Белого озера как среды обитания естественной популяции судака. Озеро Белое относится к бассейну Каспийского моря и из трех исследуемых озер Вологодской области является единственным водоемом, расположенным в пределах естественного ареала судака (рис. 1).

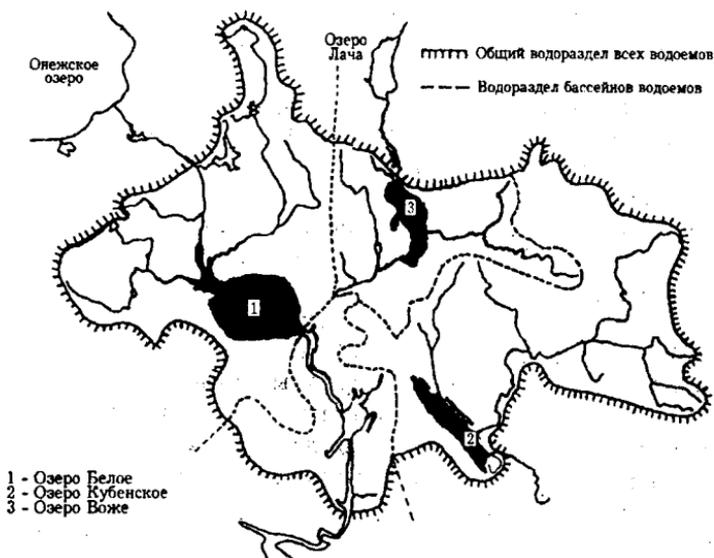


Рис. 1. Картограмма крупных озер Вологодской области

В разделе дается общая характеристика озера, и проведена классификация факторов среды обитания с точки зрения их благоприятности для судака. Показано, что озеро Белое отличается уникальным сочетанием абиотических и биотических условий, позволяющих характеризовать его как наиболее типичный «судачий» водоем. Это большая площадь жилой зоны, мелководность, равномерное перемешивание и прогревание водной толщи, достаточная концентрация растворенного кислорода, обширные площади каменисто-песчаных грунтов, слабое зарастание и хорошие кормовые условия для судака на всех стадиях онтогенеза. Изначально благоприятные условия обитания судака в течение последних десятилетий ухудшаются под влиянием эвтрофирования и токсификации (Болотова, 1996, 2002). Высокая заселенность берегов, интенсивное судоходство и относительная близость к крупному промышленному г. Череповцу способствуют интенсивному загрязнению озера биогенными и токсичными веществами. Тяжелые металлы и другие токсиканты накапливаются в воде и грунтах озера, а также в тканях тела рыб. Это ставит во-

прос о качестве добываемой рыбной продукции, учитывая важное промысловое значение судака.

Воздействие промысла на состояние популяции судака. В разделе рассматривается история рыболовства на Белом озере, начиная со второй половины 19 века. Выделены и описаны четыре основных этапа его развития, отличающихся по видам и способам лова, промысловой базе и степени нагрузки на популяцию судака. Показано, что судак традиционно является важнейшим промысловым объектом, доля которого в общих уловах рыбы в разные годы колебалась от 7% до 52% (в среднем 24%). Дан анализ воздействия разных орудий лова на популяцию судака при изменении режима промысла, начиная с 1930-х гг. С 1960-х гг. вылов судака в основном производится крупнейшими ставными и плавными сетями. Давление промысла преимущественно оказывается на особей судака длиной 45–70 см и возрастом 7+ и выше.

Прослежена многолетняя динамика уловов судака, характеризующаяся резкими колебаниями величины вылова в отдельные периоды. Сокращение уловов следовало за снижением численности, вызванным в основном биологическим переловом а также ухудшением условий обитания. Так, резкое падение вылова судака приходится на 1920-е гг. (перелов «околоткой»), 1950-е гг. (нерациональный траловый лов), 1970-е гг. (ухудшение условий обитания) и 1990-е–начало 2000-х гг. (браконьерство, неблагоприятные абиотические условия). Вследствие перелова уловы судака в 2001–2002 гг. были в 5 раз ниже среднегодового вылова за предыдущие 60 лет. В настоящее время произошло многократное увеличение селективной промысловой нагрузки на старшие возрастные группы за счет расцвета «теневого» рыболовства. Установлена многолетняя тенденция сокращения вылова судака и его доли в уловах на фоне роста вылова леща. Это свидетельствует о тенденции перехода уникального «судачьего» Белого озера в водоем «лещового» типа и снижении стабилизирующей роли судака в сообществе.

Динамика популяционных показателей судака в Белом озере, как индикатор изменения условий его обитания. Рассматривается многолетняя динамика численности судака и других популяционных показателей, включая размерно-возрастную, половую, пространственную структуры и характер питания, в связи с изменениями среды обитания. В отношении численности судака, от которой зависит выраженность регуляционного эффекта и становление ключевой роли в сообществе, проанализированы две главные причины ее сокращения. Это нерациональная организация промысла и ухудшение условий обитания в Белом озере. Выявлено, что до 1990-х годов популяция восстанавливалась после периодов падения численности, хотя и не достигала прежнего уровня. Так, перелов в младших возрастных группах судака в 1920-х и в середине 1950-х гг. не привел к хронической депрессии популяции, так как на фоне благоприятных в то время условий обитания государственное регулирование позволило принять компенсационные меры. Например, запрещение применения на озере мелководных тралов с 1957 г. Резкое падение численности судака во второй половине 1970-х гг. было вызвано ухудшением условий его обитания и воспроизводства после зарегулирования стока в 1964 г. (Серенко, 1979). Кроме того, произошло снижение численности снетка – важнейшего кормового

объекта судака. В этот период средняя численность судака возрастом 2+–16+ составляла около 1000 тыс. экз. Сокращение численности в младших и старших возрастных группах происходило относительно равномерно (рис. 2).

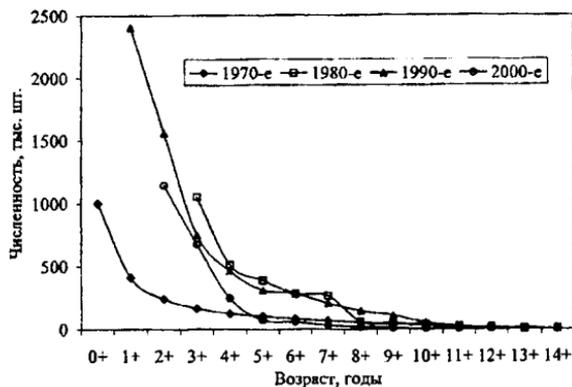


Рис. 2. Численность возрастных групп судака Белого озера в 1970-е – начале 2000-х гг.

В 1980-е гг. при рациональной организации промысла отмечалось восстановление численности (рис. 2) и биомассы судака. Об этом свидетельствуют стабильная численность разных возрастных групп судака и высокие показатели промзапаса. Так, численность рыб возрастом 3+–16+ составляла в этот период в среднем около 2700 тыс. шт.

В последнее десятилетие при внедрении новых форм хозяйствования и за счет хронического загрязнения

среды обитания наблюдается депрессия популяции судака. Так, за период с 1997 по 2002 гг. численность популяции судака уменьшилась приблизительно в 1,5 раза (рис. 2), а биомасса – в 2 раза. Причем численность судака, достигшего промысловой меры (длина тела 40 см и более), сократилась в 6,7 раза, а биомасса – в 5 раз. Более высокие темпы снижения промзапаса по сравнению с показателями численности и биомассы всей популяции являются подтверждением прогрессирующего омоложения стада судака в Белом озере за счет биологического перелова. Кроме экономических, перелов судака может иметь опасные необратимые последствия на генетическом уровне, судя по аналогичным печальным примерам на других видах рыб, приводимых в зарубежных и отечественных обзорах (Алтухов, 2001). Проведенный сравнительный анализ показателей естественной смертности в старших возрастных группах судака за 30-летний период выявил их увеличение. Таким образом, резкое уменьшение промысловых запасов и увеличение смертности свидетельствуют об угнетении особей судака старших возрастных групп.

Сдвиг возрастной структуры популяции в сторону омоложения неизбежно сопровождается и изменением размерной структуры. Это отражается в «измельчании» рыб, когда преобладают мелкие рыбы младших возрастов, замедляется темп роста, уменьшаются показатели предельной длины и массы тела. Так, проведенный анализ имеющихся данных за 100-летний период подтвердил, что предельная длина и масса тела судака в Белом озере уменьшились почти в 2 раза. Снижение темпа роста в старших возрастах могла вызвать селективная промысловая нагрузка в 1960–2000-е гг., способствующая искусственному отбору рыб «на тугорослость».

Наиболее высокие показатели темпа линейного (рис. 3) и весового роста у белозерского судака наблюдались в 1930-е гг. (Дрягин, 1933). В 1970–1980-е гг. отмечалось уменьшение темпа роста популяции (рис. 3). В 1990-е гг. показатели роста

достигли беспрецедентно низкого уровня в условиях высокого токсического загрязнения водоема. Наименьшие показатели темпа роста судака отмечались в 1997 г., после чего вследствие перелома началось резкое сокращение численности популяции, сопровождающееся быстрым увеличением темпа роста. К 2002 г. показатели линейного роста судака практически достигли уровня 1970-х гг. (рис. 3). Быстрое повышение темпа роста судака в начале 2000-х гг. является эффективным популяционным механизмом, компенсирующим уменьшение численности и увеличение смертности в старших возрастных группах.

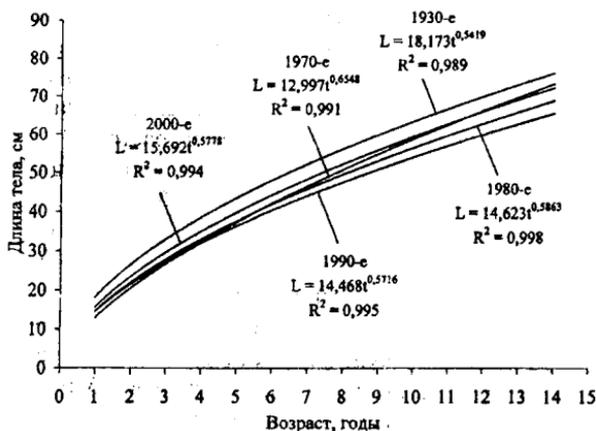


Рис. 3. Динамика линейного роста судака Белого озера в 1930-е – начале 2000-х гг.

при длине 35–40 см (Серенко, 1980). В настоящее время массовое наступление половой зрелости приходится в основном на 5–7-й годы жизни при длине тела около 30–37 см. В последние десятилетия наблюдается увеличение растянутости периода созревания при высокой доле ювенильных особей в старших возрастах. Соотношение полов в популяции остается близким к 1:1. Нерест судака в Белом озере обычно происходит в первой половине мая – середине июня, а его общая продолжительность не превышает месяца. Сравнение показателей относительной плодовитости судака Белого озера в 1950-е, 1970-е и 1990-е гг. выявило их увеличение, которое сопровождается измельчением икры и отражает ухудшение ее качества. Это определяет снижение уровня воспроизводства и численности популяции, что отражается на роли судака в сообществе.

Для изучения биомелиоративного аспекта роли судака в экосистеме Белого озера были проанализированы закономерности его питания. В составе пищи судака в разные годы встречалось 13 видов рыб: снеток, ерш, чехонь, уклейка, ряпушка, судак, берш, плотва, окунь, синец, лещ, язь и щука. В последние годы отмечается сужение пищевого спектра до 6 видов рыб: снежка, ерша, чехони, ряпушки, берша и судака. Доминируют снеток, ерш и чехонь (рис. 4), общая доля которых по частоте встречаемости в желудках судака в 1950–1990-е гг. колебалась от 73% до 98%.

По имеющимся данным за 70-летний период выявлен сдвиг сроков полового созревания судака и рассмотрена его взаимосвязь с изменениями темпа роста. Так, в 1930-е гг. при высоком темпе роста судак Белого озера созревал в возрасте 4-х полных лет, а в 1950-е гг. – в пятишестилетнем возрасте (Дрягин, 1933; Морозова, 1955; Чиркова, 1959). В 1970-е гг. массовое созревание самцов судака отмечалось на 4–6-м годах жизни при длине тела от 22 до 24 см, а созревание самок – на 6–7 годах жизни

Наибольшую встречаемость (до 50%) имеет снеток, доля ерша в отдельные годы колебалась около 20–30%, а чехони – около 10%. Судак преимущественно потребляет наиболее многочисленных в Белом озере пелагических рыб планктофагов (снеток и чехонь) и бентофагов (ерш), оказывая существенное регуляторное влияние на их численность. Низкая встречаемость остальных кормовых объектов связана или с их низкой численностью (уклейка, ряпушка, плотва, язь) или малодоступностью для судака (лещ, синец, окунь, щука).

Выявлена возрастная изменчивость в питании судака озера Белого, связанная с расширением спектра потребляемых видов и изменением пищевой значимости отдельных компонентов в питании судака (рис. 4). Переход сеголеток на хищное питание осуществляется через потребление снетка – основного кормового объекта судака до 4-летнего возраста. С возрастом доля снетка в питании судака сокращается и происходит его замещение на ерша и чехонь (рис. 4). Рост доли крупных жертв с возрастом отражает общую закономерность откорма хищных рыб (Фортунатова, Попова, 1973; Попова, 1979). Поэтому биомелиоративная роль судака зависит от размерно-возрастной структуры популяции и ее эффективность уменьшается при наблюдаемом омоложении стада.

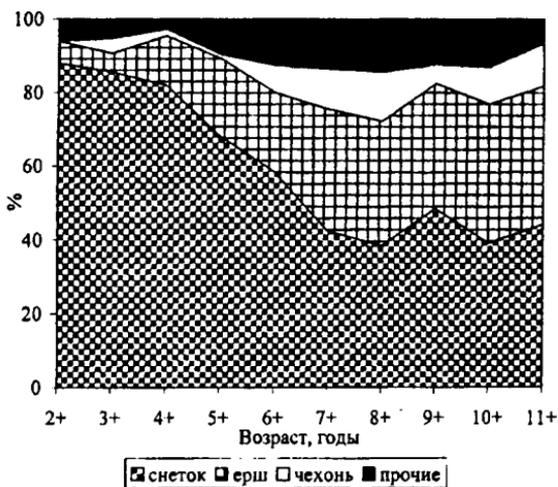


Рис. 4. Возрастная динамика встречаемости (%) основных кормовых объектов в питании судака Белого озера в 1980-е – 1990-е гг.

В разделе обобщены результаты анализа морфометрических признаков судака Белого озера как показателя изменения условий среды обитания. Сравнение результатов измерения пластических признаков за 20-летний период выявило достоверные отличия по 26-ти из 33-х сравниваемых показателей. Причем наибольшие различия отмечены для признаков, связанных с размерами и взаимным расположением плавников. Так, к настоящему времени увеличились длины грудного и брюшного плавников, а также высоты второго спинного и анального плавников ($p < 0,05$). Трансформация морфологических признаков за многолетний период коррелирует с изменениями условий обитания судака и значительными внутривидовыми перестройками.

В разделе также анализируется динамика пространственной структуры популяции судака в 1980-е – 1990-е гг. как показатель локальных изменений условий обитания, в зависимости от мутности воды, зон интенсивного судоходства и очагов загрязнения.

Судак как биоиндикатор техногенного загрязнения Белого озера. Рассматриваются закономерности ответных реакций популяции судака на синергетическое воздействие комплекса токсикантов. Основными загрязнителями Белого озера являются тяжелые металлы, нефтепродукты, фенолы, пестициды; концентрации которых в воде и грунтах превышают ПДК. Приводятся имеющиеся сведения о влиянии долговременного токсического загрязнения на рыб. У судака отмечалось накопление токсикантов в тканях тела, гистологические изменения, отклонения в гематологических показателях. В качестве доступного экспресс-метода для диагностики состояния среды обитания выбран подход, объединяющий определение морфофизиологических показателей и выявление патологий в жизненно важных органах. Это позволило по ответной реакции особей оценить переход обратимых дисфункций органов в необратимые морфопатологические структурные нарушения. В частности, проведен сравнительный анализ возрастной динамики индексов жизненно важных органов и выявленных у судака патологических отклонений.

Так, изучение возрастной динамики индексов органов судака показало, что масса сердца относительно массы тела с возрастом практически не изменяется. Также выявлена достоверная тенденция отбора на однородность популяции при сильном положительном эксцессе распределений индекса сердца ($E_x=1,64$; $m_E=0,73$; $t_E=2,24$). Изучение изменчивости индексов селезенки и печени показало их повышение с возрастом рыб, в результате кумулятивного эффекта токсической нагрузки на популяцию судака. Изучение возрастной динамики индекса жабр показало его уменьшение с возрастом. Это свидетельствует о некротическом разрушении тканей жабр, непосредственно соприкасающихся с токсичной водной средой. Сравнение средних арифметических величин индексов сердца, селезенки, печени и жабр у самцов и самок судака показало, что только индекс печени у самок достоверно больше, чем у самцов на 2,05% ($t=2,11$; $p<0,05$). Изменчивость индекса печени также выше у самок ($t_{CV}=4,53$; $p<0,001$). Известно, что увеличение расхождений между величинами индекса печени у самцов и самок судака свидетельствует об ухудшении условий его обитания в водоеме (Петрова, 1978). Показатели изменчивости индексов сердца ($t_{CV}=9,95$, $p<0,001$) и селезенки ($t_{CV}=2,95$) напротив достоверно больше у самцов. Изменчивость индекса жабр у самцов и самок достоверно не отличаются.

Также установлено, что степень патологических отклонений жизненно важных органов судака увеличивается с возрастом вследствие накопления токсикантов в тканях тела. Наибольшие патологические нарушения имеют органы детоксикации организма – кожа, жабры, печень и почки. Их доля при оценке общей пораженности судака (по индексу неблагоприятного состояния) составляет 76%. Около 90% исследованных особей имели поражения органов детоксикации. Патологии гонад отмечались приблизительно у 30% исследованных рыб. Значительные аномалии мышц, плавников и сердечно-сосудистой системы имели не более 20% особей. Рост числа пораженных особей отражает высокий уровень токсичного загрязнения водоема. Это согласуется с имеющимися данными о сильных токсикозах и наличии воспалительных и некротических процессов у судака Белого озера. Средняя величина нормированного индекса неблагоприятного состояния (по Решетникову и др.,

1999) у судака озера Белого составила 0,25, а индивидуальные колебания были от 0,03 до 0,52. Средняя величина ненормированного индекса неблагоприятного состояния для популяции судака озера Белого составила 7,67. Эти значения соответствуют классификации озера Белого как водоема, находящегося в промежуточном положении между состоянием экологического бедствия и относительного экологического благополучия. Многолетнее хроническое загрязнение Белого озера для судака особенно опасно, поскольку этот хищник принадлежит к высшему трофическому уровню и аккумулирует токсиканты не только из воды, но и из рыб-жертв. Показано, что токсикозы приводят к снижению количества и ухудшению качества рыбных ресурсов, и требуют принятия соответствующих природоохранных мер. Выявленные изменения на уровне особи и популяции определяются ухудшением условий обитания судака и ведут к ограничению его ключевой роли в сообществе.

ГЛАВА IV. ПОСЛЕДСТВИЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ СУДАКА В КУБЕНСКОМ ОЗЕРЕ

Интродукция судака в озеро Кубенское была осуществлена из Белого озера в 1934–1936 гг. как первый опыт его акклиматизации на территории бывшего СССР (Дрягин, 1953; Титенков, 1953; Кудерский, 1982). Это дает уникальную возможность проследить динамику популяционных показателей в течение почти 70 лет. Анализ результатов акклиматизации связан с важным теоретическим вопросом изучения путей реализации экологической ниши вида в новых условиях. Кроме того, наблюдаемая смена условий обитания за этот длительный период позволяет проследить их влияние на становление и изменение роли акклиматизированного судака в сообществе.

Влияние факторов среды обитания на формирование акклиматизированной популяции судака Кубенского озера. В разделе рассмотрены природные и антропогенные факторы, повлиявшие на становление популяции и ее современное состояние. Дана характеристика сообщества, включая состояние кормовой базы для судака на разных стадиях онтогенеза. Озеро Кубенское расположено в центральной части Вологодской области в верховьях р. Сухоны и относится к бассейну р. Северной Двины. Водоем имеет вытянутую с северо-запада на юго-восток форму (рис. 1). Это сказывается на сокращении жилой зоны судака, чему способствуют изрезанность береговой линии, мелководность и обмеление, а также интенсивное зарастание при эвтрофировании. По сравнению с материнским водоемом, в Кубенском озере для судака менее благоприятен кислородный режим и гораздо меньше площадь каменисто-песчаных грунтов. В то же время, обилие в водоеме рыб с прогонистым телом (плотва, мелкий окунь) создает благоприятные условия для откорма взрослого судака. Однако в Кубенском озере отсутствует снеток – наиболее подходящий объект при переходе молоди на хищное питание. Высокая численность прибрежных хищников (щука и крупный окунь) в зарастающем водоеме увеличивает конкуренцию взрослого судака за пищевые ресурсы и способствует сокращению численности его молоди. Высокая интенсивность многофакторной антропогенной нагрузки способствует ухудшению условий обитания судака.

Анализ статистики уловов показал, что формирование промысловой популяции судака в Кубенском озере затянулось, и он начал встречаться в уловах только через 15 лет после вселения. Затем его уловы медленно возрастали вплоть до середины 1980-х гг., а в 1990-е гг. начали резко снижаться. Судак так и не стал значимым промысловым объектом, и его доля в общих уловах в разные годы не превышала 8%. Наибольшая нагрузка на популяцию судака оказывается в зимний период при подледном лове ставными сетями, и в летне-осенний период за счет неводного лова. В целом давление промысла не является значимым фактором, определяющим динамику численности и другие популяционные показатели судака Кубенского озера.

Характеристика популяционных показателей судака в Кубенском озере. Анализируется многолетняя динамика численности и основных популяционных показателей акклиматизированного судака в зависимости от факторов среды обитания. Показано, что численность популяции в течение 30 лет после вселения оставалась очень низкой. В 1970-е гг. численность судака постепенно росла и стабилизировалась в 1980-е гг., а в 1990-е гг. начала заметно снижаться. Так, в начале 1990-х гг. численность достигшего промысловой меры судака составляла около 60 тыс. шт., а биомасса – около 65 т. Во второй половине 1990-х гг. показатели промзапаса судака уменьшились почти в 2 раза. В начале 2000-х гг. численность популяции начала увеличиваться за счет улучшения кормовой базы для этого хищника. Так, в 2002 г. промзапас судака составлял около 68 тыс. шт. (по численности) и 45 т (по биомассе). Основными причинами того, что судак не занял доминирующего места среди хищных рыб в сообществе, является высокая смертность в первые годы жизни на стадии икры, личинок и ранней молоди. Это связано с неблагоприятными условиями нереста (заиление песчаных грунтов, загрязнение озера), сильным выеданием молоди многочисленными прибрежными хищниками (щука, окунь) и затрудненным переходом на хищное питание (отсутствие снетка).

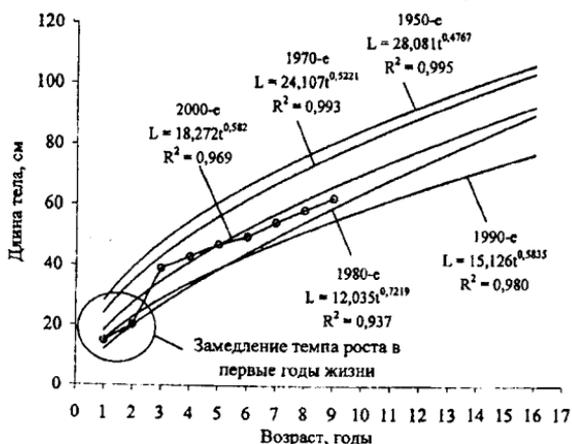


Рис. 5. Динамика линейного роста судака Кубенского озера в 1950-е – начале 2000-х гг.

Показатели темпа роста судака Кубенского озера обратно пропорциональны его численности в водоеме. Так, наибольший темп роста отмечался в 1950-е гг. при очень низкой численности популяции судака (рис. 5). Последующее замедление темпа роста коррелирует с нарастанием численности к концу 1980-х и первой половине 1990-х гг. (рис. 5). Другим фактором уменьшения показателей роста является ухудшение качества среды при ускорении темпов эвтрофиро-

вания и загрязнении Кубенского озера (Болотова, 1999). В начале 2000-х гг. отмечается заметное увеличение показателей темпа роста, несмотря на некоторое повышение численности популяции (рис. 5). Основной причиной является обилие кормовых объектов для судака, поскольку известным следствием эвтрофирования является перестройка структуры рыбного населения в сторону доминирования мелких рыб с коротким жизненным циклом. Особенно заметно увеличилась численность мелкой плотвы, которая является доступным для судака кормовым объектом. Особенностью возрастной динамики показателей роста судака является низкий прирост длины тела в младших возрастах (рис. 5). Причиной являются поздние сроки перехода молоди на хищное питание при недостаточной пищевой обеспеченности в этот период.

Массовое наступление половой зрелости в 1970-е гг. происходило в 4-летнем возрасте. По мере повышения численности и замедления темпа роста популяции в 1980–1990-е гг. наблюдалось увеличение возраста наступления половой зрелости. Так, в последние годы половое созревание у большинства особей судака приходится на 4–6-летний возраст у самцов и 5–7-летний – у самок. Соотношение полов в популяции в среднем близко к 1:1. Нерест судака в Кубенском озере обычно происходит в первой половине мая. Основные нерестилища расположены в северо-западной части озера на песчано-галечных грунтах в районе устья р. Уфтюги. Площадь нерестилищ судака в последние десятилетия сокращается при заиливании, обмелении и зарастании озера. Сравнительный анализ морфометрических признаков судака в 1980-е и 1990-е гг. показал достоверные отличия по 21-му измерению из 24-х пластических признаков, что свидетельствует о трансформации условий обитания.

Пищевой спектр судака в Кубенском озере включает 6 видов рыб: плотва, ерш, лещ, сиг-нельмушка, уклейка и язь. В 1950-е гг. основными кормовыми объектами судака были сиг-нельмушка и сеголетки нельмы (Титенков, 1955). В последующие десятилетия по мере сокращения численности сиговых рыб судак постепенно переходил на потребление плотвы и ерша. В 1990-е гг. основным объектом питания судака стал ерш, встречаемость которого в желудках достигала 66%. Доля плотвы была около 24%, леща и нельмушки – по 4%, а уклейки и язя – по 1%. Несмотря на высокую долю в питании судака малоценных промысловых рыб, низкая численность его популяции не обеспечивает эффективной биомелиоративной роли.

Таким образом, акклиматизация судака в Кубенском озере завершилась формированием немногочисленной промысловой популяции, что отвечало изначальным целям улучшения качественного состава уловов. В то же время, натурализация оказалась малоэффективной с позиций биоманипулирования, поскольку судак не стал значимым регулятором в сообществе и не занял ключевых позиций из-за низкой численности. Положительный эффект акклиматизации вызывает сомнения и с точки зрения возникшей в настоящее время проблемы сохранения исчезающих популяций ценных видов сиговых рыб. Судак создает дополнительный пресс на популяции сига-нельмушки и занесенной в Красную книгу РФ нельмы. Воздействие акклиматизированного хищника на уникальные популяции сиговых рыб с сокращающейся численностью – отрицательное явление для сохранения биоразнобра-

зия водоема. При вселении судака в Кубенское озеро, которое входит в систему магистральных водных путей, также не была учтена опасность последствий его саморасселения для ихтиофауны других водоемов.

ГЛАВА V. РЕЗУЛЬТАТЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ СУДАКА В ОЗЕРЕ ВОЖЕ

В озеро Воже судак вселялся из Кубенского озера осенью 1987 г. с целью улучшения качественного состава ихтиофауны (Зуянова, 1989; 1994). Однако дальнейшие исследования показали адекватность интродукции для целей биоманипулирования в связи с ускорением процессов эвтрофирования озера (Болотова и др., 1995, 1996).

Характеристика среды обитания акклиматизированной популяции судака в озере Воже. В разделе приводятся лимнологические особенности и анализируется влияние антропогенных факторов на формирование популяции вселенца. Дана характеристика промысла и состояния разных трофических уровней сообщества. Озеро Воже расположено на границе Вологодской и Архангельской областей и относится к бассейну реки Онеги. Оно имеет вытянутую с севера на юг форму и изрезанную береговую линию (рис. 1). Морфометрические, гидрологические, гидрохимические и гидробиологические характеристики озера Воже близки к таковым Кубенского озера, что определяет сходство условий обитания для судака. В то же время, преимущества для интродукции судака в озеро Воже связаны с комплексом благоприятных факторов. Это большая площадь каменисто-песчаных отложений, меньшая степень токсичного загрязнения, более высокая численность мелкочастиковых рыб и меньшая численность аборигенных хищников.

В озеро Воже за 16 лет судак сформировал промысловую популяцию. Благодаря высокой пищевой обеспеченности и успешному воспроизводству, уже через пять лет после вселения судак начал отмечаться промысловой статистикой. После 1995 г. вылов судака с каждым годом увеличивался в среднем в 2,5 раза и в 2002 г. достиг максимальных показателей (35 т). В течение последних пяти лет по значимости в уловах судак является вторым после леща промысловым объектом на озере Воже. Его доля по массе в промысловых уловах в начале 2000-х гг. составляла около 25% от общего вылова рыбы. Наибольшая промысловая нагрузка оказывается на старшие возрастные группы популяции судака за счет вылова крупнейшими ставными и плавными сетями.

Характеристика популяционных показателей судака в озере Воже. В разделе рассматриваются популяционные характеристики судака и факторы среды обитания, обеспечившие успех акклиматизационных мероприятий. Отметим, что первые этапы становления популяции судака в озере Воже произошли очень быстро. Численность и биомасса промыслового запаса судака в озере Воже в 1997–2001 гг. ежегодно увеличивались в среднем в 2 раза (рис. 6). В настоящее время зависимость показателей численности (N_t , тыс. шт.) от возраста (t) судака озера Воже (рис. 7) описывается уравнением: $N_t = 1160,2 * e^{-0,6988 * t}$, $R^2 = 0,75$. Основными причинами резкого увеличения количественных показателей акклиматизированной популяции являются хорошие кормовые условия при обилии в озере

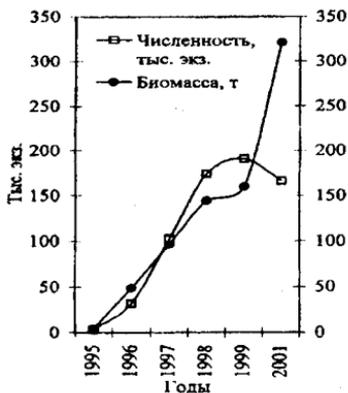


Рис. 6. Численность и биомасса промысла судака озера Воже

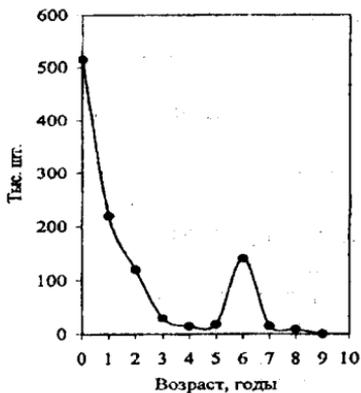


Рис. 7. Численность возрастных групп судака озера Воже в 2001 г.

рыб и тугорослого леща (Болотова и др., 1995, 1996). Резкое увеличение промыслового запаса и общих уловов в последние несколько лет обеспечивается массовым достижением промысловых размеров особей урожайного поколения 1995 г. Численность этого поколения осенью 2001 г. составляла около 140 тыс. шт. (рис. 7), а биомасса – 280 т. Доля рыб этого поколения составляла около 13% по численности и 63% по биомассе. Появление этого урожайного поколения объясняется «эффектом акклиматизации». В настоящее время численность популяции судака снижается при инерции повышения биомассы промыслового запаса за счет урожайного поколения 1995 г. (рис. 6). Поэтому прогнозируется уменьшение и стабилизация количественных показателей популяции и уловов судака в озере Воже. Об этом также

свидетельствуют высокие показатели естественной смертности в старших возрастных группах.

Наиболее высокий темп роста у судака отмечался в течение первых пяти лет после вселения (рис. 8). Затем показатели темпа роста начали снижаться и в настоящее время несколько стабилизировались. В начальный период формирования популяции на фоне более высокого темпа роста в конце 1980-х – начале 1990-х гг. отдельные особи судака начинали созревать уже на втором году жизни

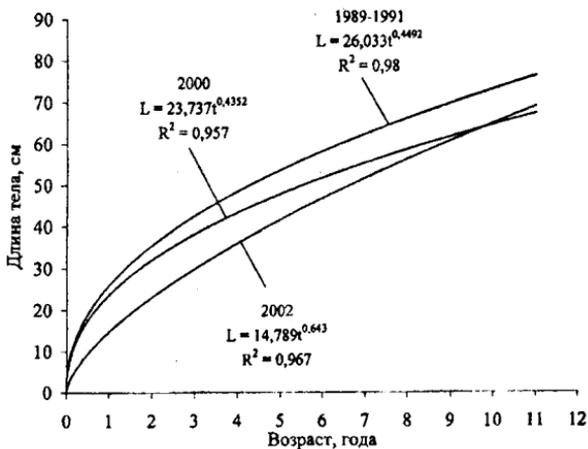


Рис. 8. Динамика линейного роста судака озера Воже в 1989 – 2002 гг.

ни. В настоящее время наступление половой зрелости у судака наблюдается на третьем году жизни, а массовое созревание происходит в возрасте 3–4+. В первые пять лет после вселения в популяции судака отмечалось значительное преобладание самок (около 63%). В настоящее время в популяции по численности доминируют самцы (около 61%). Изменение соотношения полов – один из механизмов саморегуляции численности популяции. Увеличение в последние годы доли самцов на фоне стабилизации темпа роста судака, ведет к снижению воспроизводства, а значит и численности популяции.

В состав пищевого спектра половозрелого судака озера Воже в настоящее время входят 9 видов рыб: плотва, ерш, окунь, лещ, колюшка, уклейка, снеток, ряпушка и собственная молодь. Переход молоди судака на хищное питание осуществлялся по достижении длины тела 7–11 см и происходил через потребление сеголеток снетка длиной 1,3–3,5 см (Болотова и др., 1995). По мере увеличения размеров судака состав его пищевого спектра расширялся. Снеток заменялся более многочисленными мелкочастиковыми рыбами, которые доминировали в пище сеголеток уже во второй половине лета. Основу питания взрослого судака составляют окунь, молодь леща, ерш и плотва, на потребление которых судак переключается почти полностью. Величина индекса пищевой значимости (IR) для кормовых объектов по данным исследований 1990-х гг. составляла соответственно: плотва – 46%, ерш – 43%, окунь – 6%, лещ – 3%, молодь судака – 2%. При этом по встречаемости в желудках судака преобладал ерш (55%), а по массе – плотва (46%). К 2001 г. соотношение кормовых объектов в пище судака заметно изменилось: преобладает молодь леща (38%) и окуня (36%). Высокой остается доля ерша (21%), единично встречается молодь судака и колюшка.

Таким образом, в настоящее время акклиматизированная популяция судака еще находится в стадии формирования. Основным последствием натурализации судака является увеличение пресса хищников на популяции мелкочастиковых рыб. В озере Воже значительно сократилась численность плотвы и окуня, которые ранее наряду с лещом входили в комплекс доминирующих видов. Это вызывает перестройку структуры рыбного населения, что отражает эффективную биомелиоративную и регуляторную роль акклиматизированного судака в экосистеме. Кроме того, вселение судака сопровождается уменьшением численности аборигенных хищных рыб и прежде всего щуки, которая до акклиматизации судака оказывала основное регуляторное воздействие на численность популяций мелкочастиковых рыб. Поэтому в настоящее время судак является главным регулятором численности планктофагов и бентофагов озера Воже. Однако вселение судака привело к дальнейшему снижению численности снетка, ряпушки и сига. Это представители арктического комплекса рыб, популяции которых в условиях эвтрофируемого мелководного озера находились в состоянии депрессии и до вселения судака. Следовательно, при интродукции судака в озере Воже не была учтена опасность снижения биоразнообразия, также как и возможность саморасселения. Тем более что при прогнозируемом уменьшении численности популяции судака и ухудшении абиотических факторов, роль этого вида с позиций эффективности биоманипулирования будет постепенно снижаться.

ГЛАВА VI. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОЛИ СУДАКА В ЭКОСИСТЕМАХ КРУПНЫХ ОЗЕР ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Проведено сравнение характеристик генетически родственных популяций судака в Белом озере (естественный ареал) и акклиматизированных в озерах Кубенском и Воже. Это проанализировано с точки зрения адаптационных возможностей судака для реализации им экологической ниши и становления его роли в экосистеме. Высокая экологическая пластичность судака отразилась в изменении морфологии, темпа роста, упитанности, сроков полового созревания, характера питания, а также в особенностях пространственной, размерно-возрастной, половой структур трех исследованных популяций и динамике численности.

Анализ морфометрических признаков судака озер Белого и Кубенского показал достоверные отличия по 63,6% сравниваемых пластических признаков. В частности, при акклиматизации увеличилась высота тела и уменьшилась его прогонистость; увеличились длины оснований плавников, а их размеры уменьшились. Эти изменения отражают снижение скорости и маневренности кубенского судака, обитающего в меньшей по площади жилой зоне и питающегося менее активными рыбами. Высокая морфологическая пластичность судака также подтверждается сравнением популяций судака озер Белого и Кубенского с десятью другими популяциями по совокупности пластических признаков с использованием кластерного анализа. Установленное значительное морфологическое сходство с популяцией судака Невской губы Финского залива, вероятно, свидетельствует о некогда существовавшей связи популяций из водоемов бассейна Каспийского и Балтийского морей.

В водоемах акклиматизации судак имеет более высокий темп роста, по сравнению с популяцией материнского водоема. Наибольший темп роста судака наблюдался в озере Воже в первые годы после вселения, но снизился к началу 2000-х гг. Причем в настоящее время возросли показатели роста судака Кубенского озера на фоне увеличения численности его кормовых объектов и превысили таковые в озере Воже. Высоким показателям темпа роста у двух акклиматизированных популяций судака соответствуют более высокие, чем в материнском водоеме, значения коэффициентов упитанности (по шкале Фультона) и средних показателей ожирения внутренностей. Например, в Белом озере степень ожирения внутренностей у судака в среднем составляет 2,06 баллов, а в озерах Кубенском и Воже соответственно 2,41 и 2,91 баллов.

С «эффектом акклиматизации» связано ускорение сроков полового созревания, и в озере Воже массовое наступление половой зрелости у судака в происходит в возрасте 3–4+. В то же время, у давно сформировавшейся популяции судака Кубенского озера, как и в материнском водоеме, созревание происходит в возрасте 4–6+, однако при больших показателях длины тела.

Качественный и количественный состав потребляемых кормовых объектов имеет большее сходство у акклиматизированных популяций судака. По благоприятности условий откорма для судака, связанной с обилием мелких рыб-жертв, в настоящее время озера располагаются в следующем порядке: Воже > Кубенское > Бе-

лое. Это совпадет с ранжированием озер по степени продвинутости процессов эвтрофирования, которые сопровождаются перестройкой структуры рыбной части сообщества (Болотова, 1999).

Особенности пространственной структуры популяций судака зависят от морфологических параметров озер. Однако в Белом озере, имеющим округлую форму, при высокой антропогенной нагрузке на распределение рыб заметно влияют зоны повышенного загрязнения. Акклиматизация в озера вытянутой формы усиливает мозаичность пространственной структуры, особенно в озере Воже, где условия северной и южной частей резко отличаются. Судак концентрируется в северной и центральной части с песчано-каменистым дном и благоприятным кислородным режимом.

При сравнении размерно-возрастной структуры трех популяций выявлено, что наибольшая относительная численность рыб старших возрастных групп судака отмечается в озере Воже за счет урожайного поколения 1995 г. Наименьшую относительную численность старшевозрастные группы судака имеют в Белом озере вследствие биологического перелома. Наибольшие предельные размеры и возраст особей отмечены в популяции судака Белого озера. За пределами естественного ареала в озерах Кубенском и Воже эти показатели заметно уступают популяции материнского водоема. Половая структура популяций судака в озерах Белом и Кубенском характеризуется соотношением полов близким к 1:1. В озере Воже соотношение самцов и самок в отдельные периоды заметно менялось, что способствовало регуляции численности популяции. Выраженные флуктуации популяционных структур на первых этапах натурализации судака рассматриваются как механизм «эффекта акклиматизации» при освоении новой экологической ниши и формировании значимой роли в сообществе.

Видовая пластичность судака является предпосылкой успешной реализации его экологической ниши. Однако получение ключевой роли в экосистеме возможно только при достижении высокой численности и доминировании среди хищных рыб водоема. Известно, что наиболее эффективными регуляторами являются крупные рыбы. Поэтому для сравнительной оценки регуляторной функции судака рассчитывались количественные показатели рыб, достигших промысловой меры, на единицу площади. Наибольшая численность промыслового запаса судака 0,90 тыс. экз./км² при биомассе – 1,38 т/км² в естественной популяции Белого озера отмечалась в 1980-е гг. В этом озере судак имеет наиболее высокую среди хищных рыб средне-многолетнюю численность и биомассу, а в его питании преобладают наиболее многочисленные в водоеме рыбы-планктофаги и бентофаги. Поэтому он играет ключевую роль в сообществе. Однако наблюдаемая тенденция перехода Белого озера как водоема «судачьего» типа в «лещовый» водоем, снижает эффективность регуляции «сверху–вниз» («top-down»). Интенсивный промысел и растущая токсификация водоема, которые косвенно отражаются в многолетнем ухудшении популяционных показателей, также ведут к снижению регуляторной роли судака в экосистеме.

В Кубенском озере при стабильном состоянии популяции в 1990-е гг., численность и биомасса промзапаса судака имели низкую долю среди остальных хищных рыб и составляли в среднем 0,10 тыс. экз./км² и 0,12 т/км² соответственно. Поэтому

акклиматизация судака практически не оказала заметного влияния на увеличение пресса хищников на популяции мирных рыб. Для Кубенского озера характерно достаточно равновесное соотношение сил контроля как за счет избыточного поступления биогенов, так и пресса хищников (Болотова, 1999). В озере Воже к 2001 г. показатели численности промыслового запаса достигли 0,56 тыс. экз./км² при биомассе 1,07 т/км². Судак стал наиболее многочисленным хищником, в питании которого доминируют преобладающие в водоеме мелкочастиковые виды рыб (плотва, лещ, ерш, окунь). К моменту вселения судака, аборигенные хищники не могли обеспечить эффективного контроля «сверху», поэтому регуляция сообщества осуществлялась за счет эффекта «bottom-up» (Болотова, 1999). Акклиматизация судака способствовала смещению вектора регуляции сообщества, поэтому она может рассматриваться как процесс биоманипулирования. Натурализация судака, сопровождающаяся «эффектом акклиматизации», и удачное встраивание в систему пищевых отношений позволили ему стать в озере Воже ключевым видом. Однако в ближайшие годы прогнозируется сокращение и стабилизация численности вселенца и уменьшение его регуляторной роли в сообществе.

Перестройки в структуре рыбного населения, вследствие эвтрофирования исследуемых озер создают предпосылки для увеличения регуляторной роли судака в сообществе за счет роста численности мелкочастиковых рыб. Однако сопровождающие процессы эвтрофирования ухудшение абиотических условий и токсификация водоемов негативно влияют на состояние особей, уменьшают численность судака, что снижает его регуляторную значимость. Поэтому в перспективе следует ожидать увеличение действия сил контроля «по восходящей» за счет избыточного поступления биогенов, что ускорит процессы эвтрофирования озер при существующей тенденции сокращения численности и регуляторной роли хищных рыб. Одним из важнейших факторов, негативно влияющих на состояние популяций судака и уменьшающих его регуляторную роль в экосистемах озер, является интенсивный промысел. Его особенностями является направленность на вылов ценных крупночастиковых видов рыб, селективность в отношении особей старших возрастных групп и очень слабая контролируемость. Таким образом, важнейшим условием эффективности биоманипулирования как долгосрочного мероприятия, способствующего стабилизации водных экосистем, является уменьшение многофакторной антропогенной нагрузки. Поэтому эффективность акклиматизации хищных рыб для замедления неблагоприятных процессов в экосистеме водоемов с высоким антропогенным прессом будет низкой.

Наиболее эффективным биомелиоратором судак является в озере Воже, чему способствует высокая численность мелкочастиковых рыб, почти не используемых промыслом. Основными кормовыми объектами судака являются плотва, ерш и окунь – пищевые конкуренты ценного промыслового вида леща. Это усиливает стабилизирующую роль хищников в экосистеме и улучшает качественный состав уловов за счет присутствия в них судака (Болотова и др., 1995). В Белом озере мелиоративная функция судака несколько меньше, поскольку одним из его важнейших кормовых объектов является ценный промысловый вид снеток. Тем не менее, белозерский судак достаточно эффективно потребляет ерша и чехонь, которые ма-

ло осваиваются промыслом. В Кубенском озере судак довольно слабо сокращает численность малоценных популяций плотвы, окуня и ерша.

Положительный аспект роли судака как биомелиоратора рыбной части сообщества уменьшается из-за пресса на уникальные популяции сиговых рыб. В Белом озере в пищевой спектр судака входит знаменитая белозерская ряпушка, в Кубенском озере – реликтовый эндемичный сиг-нельмушка и молодь жилой формы нельмы, а в озере Воже судак значительно сократил численность снетка, ряпушки и сига. Выедание судаком ценных жилых форм сиговых рыб является одной из предпосылок снижения биоразнообразия. Поэтому при планировании мероприятий по акклиматизации хищных рыб в водоемы с ценной ихтиофауной следует учитывать опасность уменьшения видового богатства и исчезновения уязвимых видов.

Наблюдаемая тенденция уменьшения темпа роста и ухудшения индивидуальных показателей судака, особенно в старших возрастных группах, ведет к уменьшению регуляторной и биомелиоративной роли данного вида в водном сообществе. Ухудшение качественных характеристик популяции свидетельствует о неблагоприятных процессах в экосистеме водоемов. Поэтому судак является адекватным биоиндикатором состояния сообществ в озерах Белом и Воже, в которых численность его популяций высокая. Для естественной популяции судака озера Белого установлен тренд к переходу на эколого-ценотическую стратегию «стресс-толерантов», в основе формирования которой лежит г-стратегия выживания. Высокая экологическая пластичность судака и значительная чувствительность к некоторым факторам среды обитания обуславливает его высокую значимость как тест-объекта и индикатора неблагоприятных процессов в сообществе водоемов. Появление морфофизиологических и патологических отклонений у судака Белого озера свидетельствует о неблагоприятном состоянии экосистемы водоема.

Поскольку популяции судака в озерах Кубенском и Воже обладают лучшими индивидуальными показателями, то водоемы акклиматизации являются своеобразным резерватом ценного генофонда белозерской популяции. Последнее особенно важно, учитывая прогрессирующие темпы ухудшения качественных показателей популяции судака Белого озера. Одним из незапланированных последствий ступенчатой акклиматизации судака было самопроизвольное расширение его ареала за счет проникновения рыб в бассейн Белого моря. Так, кубенский судак распространился в бассейне реки Северной Двины, а судак из озера Воже проник в озеро Лача и бассейн реки Онеги (Новоселов, 2000; Козьмин, Шатова, 2001). Неконтролируемость последствий самопроизвольного расселения судака является весьма опасным фактором. Формирование популяции судака в озере Лача способствовало увеличению регуляции сообщества «по нисходящей», что является уникальным примером «самопроизвольного» биоманипулирования.

ВЫВОДЫ

1) Озеро Белое отличается наиболее благоприятными природными условиями для обитания судака по сравнению с озерами Кубенским и Воже, в которые он был интродуцирован. При сходстве факторов среды в водоемах акклиматизации, в озере Воже более благоприятные для судака условия. Интенсивная антропогенная на-

грузка ухудшает качество среды обитания, особенно для естественной популяции при значительной токсификации Белого озера.

2) Негативное влияние на популяции судака, включая омоложение стада и сокращение численности, оказывает нерациональный слабо контролируемый селективный промысел. В озере Белом уловы основного промыслового вида судака постоянно уменьшаются, и к 2001–2002 гг. сократились в 5 раз по сравнению со среднегодовым выловом за предыдущие 60 лет. В Кубенском озере акклиматизированный судак не имеет большого промыслового значения (менее 8% от общих уловов). В озере Воже судак быстро стал промысловым видом, вылов которого в настоящее время вырос до 25% от общего.

3) Естественная популяция судака Белого озера, по сравнению с акклиматизированными, характеризуется более высокими показателями численности и биомассы. Причем в Кубенском озере популяция судака имеет более низкие количественные показатели, чем в озере Воже. Численность судака в Белом озере лимитируется биологическими переловами и ухудшением условий обитания; в Кубенском озере – высокой смертностью молоди. Резкое увеличение численности судака в озере Воже произошло за счет хороших условий откорма и при слабой конкуренции с аборигенными хищниками.

4) В озере Воже наблюдается выраженный «эффект акклиматизации», то есть резкое увеличение численности и биомассы, темпа роста и более раннее созревание судака. Формирование популяции сопровождается заметными перестройками ее структур. Одним из механизмов динамики численности является изменение соотношения полов, влияющее на воспроизводство. В настоящее время это ведет к сокращению, а в дальнейшей к стабилизации численности акклиматизированного судака.

5) Более высокие показатели темпа роста судака отмечаются в водоемах акклиматизации, особенно в первые годы после вселения. Установлено изменение темпа роста исследованных популяций судака в зависимости от стадии натурализации, численности популяции и обеспеченности кормом. Выявлена общая тенденция замедления темпа роста судака в озере Белом с 1930-х гг., в Кубенском озере – с 1950-х гг., в озере Воже – с 1990-х гг. на фоне антропогенного воздействия.

6) Характеристики акклиматизированных популяций свидетельствуют о высокой адаптационной способности судака к факторам среды обитания. Выявлены достоверные отличия пластических признаков судака озер Белого и Кубенского, а также их изменение в этих водоемах за 20-летний период. В акклиматизированных популяциях отмечено сужение пищевого спектра и смена доминирующих кормовых объектов, более высокие показатели упитанности и ожирения особей. Установлены особенности пространственной, размерно-возрастной и половой структур популяции судака в трех озерах.

7) Акклиматизированные популяции характеризуются лучшими качественными показателями особей, поэтому вселение судака в озера Кубенское и Воже способствовало сохранению ценного генофонда белозерской популяции. В популяции судака Белого озера установлен тренд к переходу на эколого-ценотическую стратегию «стресс-толерантов» при ухудшении условий обитания.

8) В условиях токсификации Белого озера у судака обнаружены дисфункции и патологические отклонения, наиболее выраженные в органах детоксикации организма – коже, жабрах, печени и почках. С возрастом происходит увеличение степе-

ни морфологических нарушений, диагностируемых по возрастной динамике индексов органов и степени их патологических отклонений. Состояние экосистемы Белого озера классифицируется как промежуточное между экологическим бедствием и относительным экологическим благополучием.

9) В озере Белом судак, доминирующий в рыбной части сообщества, является ключевым видом, поскольку регулирует численность мирных рыб и является эффективным биомелиоратором. В Кубенском озере малочисленный судак играет незначительную роль в регуляции и биомелиорации рыбного населения, поэтому его вселение с позиций биоманипулирования оказалось малоэффективным. Быстрое нарастание численности судака в озере Воже обеспечило становление его роли как ключевого вида-регулятора и биомелиоратора. Это повлияло на перестройку структуры рыбной части сообщества, что свидетельствует об эффективности биоманипулирования.

10) С позиций сохранения биоразнообразия к отрицательным последствиям акклиматизации судака в озера Кубенское и Воже относится увеличение пресса на исчезающие популяции ценных видов корюшковых и сеговых рыб, а также саморасселение в другие водоемы.

11) Учитывая значимость судака в экосистемах, следует ужесточить лимитирование его промысла, принять меры к ограничению слабо контролируемого лицензионного лова, селективно изымающего крупных особей.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф., Думнич Н. В. Факторы, обуславливающие состояние популяций судака в крупных озерах Вологодской области // Региональная научная конференция, посвященная 50-летию Новгородской лаборатории ГосНИОРХ. Тезисы докладов. – Великий Новгород, 1998. – С. 40–41.
2. Коновалов А. Ф. Закономерности питания судака в крупных озерах Вологодской области // Сборник научных работ ВГПУ. – Вологда, 1999. – С. 158–168.
3. Коновалов А. Ф. Современное состояние популяции судака озера Белого Вологодской области // «Молодые исследователи – Вологодской области». I областная межвузовская научная конференция. Материалы конференции. – Вологда, 1999. – С. 10–12.
4. Коновалов А. Ф., Болотова Н. Л. Изменение популяционных показателей судака Белого озера в условиях антропогенного пресса // II (XXV) Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера». Материалы конференции. – Петрозаводск, 1999. – С. 143–146.
5. Коновалов А. Ф. Воздействие промысла на популяции судака в крупных озерах Вологодской области // Сборник научных работ ВГПУ. – Вологда, 2000. – С. 106–114.
6. Коновалов А. Ф. Морфопатологическая индикация популяции судака Белого озера // VII Молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии». Тезисы докладов. – Сыктывкар, 2000. – Т. 2. – С. 104–105.
7. Коновалов А. Ф. Экологические последствия акклиматизации хищных рыб на примере судака водоемов Вологодской области // Международная конференция «Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура». Материалы конференции. – Архангельск, 2000. – С. 116–117.
8. Bolotova N. L., Dumnich N. V., Konovalov A. F., Bolotov O. V. The population of Coregonids at the south margin of the distribution in the European part of Russia // The

- Annual International Symposium «Biology of Polar Fish». – Cambridge, England, 2000. – P. 16.
9. Коновалов А. Ф. Современное состояние популяции судака, акклиматизированного в озеро Воже // Сборник научных работ ВГПУ. – Вологда, 2001.
10. Коновалов А. Ф. Современное состояние популяции судака, вселенного в озеро Кубенское в 1936 году // VIII съезд Гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. – Калининград, 2001. – Т. 3. – С. 48–49.
11. Коновалов А. Ф., Болотова Н. Л. Применение методов морфологической индикации рыб для оценки загрязнения Белого озера тяжелыми металлами // «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга». XI Международный симпозиум по биоиндикаторам. Тезисы докладов. – Сыктывкар, 2001. – С. 83–84.
12. Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф. Мониторинг качества водной среды на основе морфофизиологических особенностей рыб // Комплексная экологическая практика в школе и в ВУЗе. Программы. Методики. Оснащение. Учебно-методическое пособие. – СПб., 2002. – С. 90–96.
13. Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф. Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография – ИБВВ РАН. – Ярославль, 2002. – С. 211–279.
14. Bolotova N. L., Kononov A. F. Morphopathologic analysis of zander *Stizostedion lucioperca* (L.) in Beloe Lake // Verh. Internat. Verein. Limnol. – Stuttgart, 2002. – 28 – Pp. 1609–1612.
15. Болотова Н. Л., Коновалов А. Ф., Думнич Н. В. Воздействие промысла и браконьерства на рыбные запасы крупных озер Вологодской области // Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тезисы докладов. – Сыктывкар, 2003. – С. 17–18.
16. Коновалов А. Ф. Биоманипуляционный аспект акклиматизации судака в крупных озерах Вологодской области // Международная конференция «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Материалы конференции. – Борок, 2003.
17. Коновалов А. Ф. Изменения популяционных характеристик судака при акклиматизации в крупных озерах Вологодской области // Вторая Международная научная конференция «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Материалы конференции. – Минск–Нарочь, 2003. – С. 585–589.
18. Коновалов А. Ф. О промысле судака на озере Белом Вологодской области // «Оценка запасов и проблемы регулирования рыболовства на внутренних водоемах». Материалы научно-практической конференции. – Пермь, 2003. (в печати).
19. Bolotova N. L., Kononov A. F., Dumnich N. V. Introduction of zander *Stizostedion lucioperca* (L.) in a shallow Kubenskoe Lake in 1936 and its consequences // The Third International Percid Fish Symposium. – USA, Madison, 2003.
20. Dumnich N. V., Kononov A. F., Bolotova N. L. Overfishing effects of zander *Stizostedion lucioperca* (L.) in Beloe Lake, North-West of Russia // The Third International Percid Fish Symposium. – USA, Madison, 2003.
21. Kononov A. F., Bolotova N. L., Dumnich N. V. Application of morpho-pathological and morpho-physiological analysis of Percid Fish for aquatic pollution control // The Third International Percid Fish Symposium. – USA, Madison, 2003.