

ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ РЫБ В БАССЕЙНАХ КРУПНЕЙШИХ РЕК ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА: СОСТАВ, ВЕКТОРЫ, ИНВАЗИОННЫЕ ПУТИ И ТЕМПЫ

© 2010 Слынько Ю.В.¹, Дгебуадзе Ю.Ю.²,
Новицкий Р.А.³, Христов О.А.³

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Россия; syv@ibiw.yaroslavl.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва, Ленинский пр-кт, 33, Россия; dgebuadze@sevin.ru

³ Днепропетровский национальный Университет им. О. Гончара,
г. Днепропетровск, Украина

Поступила в редакцию 05.07.2010

Приведен обзор по появлению и натурализации чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна – Днепра, Дона и Волги. За последние 50 лет в бассейнах этих рек появилось более чем 50 новых видов, из которых около 25 можно признать натурализовавшимися. Выполнена классификация инвазивных видов согласно экологической, таксономической категориям и образу жизни. Описываются основные векторы инвазии. Несомненное преобладание по числу видов в большей степени присуще южным вселенцам, среди которых отмечено доминирование видов Понто-Каспийского бассейна. Установлено, что наибольший экологический успех принадлежит характерным для аутоэкспансии видам. Анализируется динамика вселения новых видов в природные экосистемы. Установлено, что процесс инвазии в изучаемых бассейнах рек ускоряется как количеством нахождения новых видов, так и скоростью натурализации.

Ключевые слова: биологические инвазии, рыбы, Понто-Каспийский регион, ареал, зарегулирование, климатические изменения.

Введение

Волга, Дон и Днепр – три крупнейшие реки Понто-Каспийского бассейна, берущие начало на Валдайской возвышенности Русской равнины. Современный гидрографический облик этих рек сформировался немногим более 10 тыс. лет назад после завершения последнего крупного оледенения Русской равнины – Валдайского [Пидопличко, Макеев, 1952; Квасов, 1975; Обидиентова, 1977]. В этот же период произошло формирование современного состава ихтиофауны рассматриваемых рек. Поскольку покровное оледенение непосредственно затрагивало только верхние участки бассейнов, считается, что основным фактором, определившим нынешний состав ихтиофауны стали

геогидрократические трансгрессии Мирового Океана (в нашем случае – трансгрессии Черного и Каспийского морей в постледниковый период) [Линдберг, 1972].

Л.С. Берг [1949] на основании общности происхождения и сходства состава пресноводных ихтиофаун речных бассейнов южного стока Центральной, Восточной Европы и Приуралья обосновал представление об обширной Понто-каспийско-аральской провинции Средиземноморской ихтиогеографической подобласти.

Основу современных ихтиофаун Волги, Дона и Днепра составили виды понто-каспийского и бореально-равнинного фаунистических комплексов с немногими сохранившимися видами

древнего верхнетретичного комплекса и с незначительными включениями представителей арктического пресноводного и бореально-предгорного комплексов [Berg, 1932; Линдберг, 1972; Никольский, 1980]. В таксономическом отношении доминирующей группой стали карповые.

Согласно палеонтологическим исследованиям рыб из отложений

четвертичного периода [Никольский, 1945; Лебедев, 1960], со времени завершения последних крупных Хвалынской и Новокаспийской трансгрессий видовой состав ихтиофаун Волги, Днепра и Дона в целом завершает свое формирование и в таком виде сохраняется практически неизменным вплоть до середины XX в. (табл. 1).

Таблица 1. Динамика видового состава ихтиофаун Волги, Дона и Днепра в периоды до и после зарегулирования стоков рек

Речной бассейн	Общее число видов рыб	
	до 1950-х гг.	в настоящее время
Волга	76	112
Дон	65	86
Днепр	77	107

Следует заметить, что до XX в. развитие рассматриваемых рек и судьба их ихтиофаун была сходна с таковой в аналогичных европейских реках южного стока – Дунаем и Днестром. Начиная с 1930–1940-х гг. экосистемы главных русел и целого ряда боковых притоков в бассейнах Днепра, Волги и Дона, подверглись воздействию двух мощных антропогенных факторов – зарегулированию стока и массовой преднамеренной интродукции новых видов рыб и беспозвоночных [Проблема территориального..., 1985; Кагорова et al., 1996]. В результате развернутого в СССР с 1930-х гг. крупномасштабного гидростроительства Днепр и Волга за последующие 50 лет были зарегулированы почти на всем протяжении своих основных стоков и превращены в цепочку водохранилищ, по преимуществу озерно-руслового типа. В настоящее время на Волге насчитывается 9 крупных водохранилищ, расположенных почти от истока и до Волго-Ахтубинской поймы, на Днепре – 6 водохранилищ от впадения р. Припять в Верхний Днепр и практически до Днепрово-Бугского лимана. На р. Дон только одно водохранилище – Цимлянское, расположенное в верхней части нижнего течения, но при этом на крупнейшем притоке Дона р. Маныч

создано 3 водохранилища. Одновременно со строительством плотин был реализован план по созданию Единой воднотранспортной глубоководной системы Европейской части СССР. Волга была превращена в крупнейшую транзитную водную магистраль, связавшую бассейны Черного, Каспийского, Белого и Балтийского морей. В единую воднотранспортную артерию оказались объединены реки Волга, Дон, Кама, Ока, Москва, Шексна, Нева, Сухона, Северная Двина и такие крупные озера, как Селигер, Белое, Кубенское, Ладожское, Онежское. На Днепре водораспределительный канал связал крупнейший приток Верхнего Днепра р. Припять с р. Западный Буг (приток р. Вислы), а в нижнем течении Днепра судоходным каналом была обеспечена связь с Азовским морем. После завершения периода понтокаспийских трансгрессий на нижних участках рассматриваемых рек отчетливо обозначились крупные речные пороги – Жигулевские на Волге, Запорожские на Днепре и пороги Цимлянкой излучины на Дону [Физико-географическое ..., 1968; Фортунатов, 1978]. Есть мнение, что эти пороги стали играть определенную роль в ограничении расселения эстуарных видов вверх по течению, а создание водохранилищ

ликвидировало эти, ранее непреодолимые для большинства видов преграды [Мордухай-Болтовской, 1960; 1978; Козлов, 1993]. При создании водохранилищ значительно снизились скорости течения, увеличилась теплоемкость водных масс, повысилась минерализация и значительно возросла гетерогенность среды [Поддубный, 1971; 1978; Денисова, 1979; Авакян, Широков, 1994; Тюрюканов и др., 1996; Литвинов, 2000]. Почти все плотины, сооруженные на рассматриваемых реках оснащены судовыми шлюзами, что определило возникновение особого типа гидродинамики в районе приплотинных бьефов на всех водохранилищах каскада – наличие обратных течений. Это обстоятельство, по-видимому, оказалось одним из наиболее существенных для обеспечения ауторасселения многих видов водных беспозвоночных и рыб, имеющих планктонных личинок и пелагическую икру.

Существенную роль сыграло создание на Волге, Днестре и Дону и в их бассейнах тепловых энергостанций и теплоцентралей, сбросные теплые воды которых создают в соответствующих участках зоны повышенных температур. Кроме того, создание водохранилищ привело к ликвидации естественных почвенных гидрохимических барьеров в виде пойменных террас, что обусловило возрастание минерализации воды в волжских водохранилищах почти в два раза по сравнению с периодом до зарегулирования. Интенсивное развитие промышленности (особенно усилившееся во второй половине XX в.), химизация сельского хозяйства и значительное увеличение площади орошаемых земель явились одними из причин постоянного возрастания трофности водохранилищ.

Начиная с 1950-х гг. интенсивно происходил и процесс преднамеренной интродукции новых для фауны Волги, Дона и Днестра видов рыб и кормовых (для рыб) беспозвоночных [Карпевич, 1975; Карпова et al., 1996]. Рыбоводно-прудовые хозяйства в бассейнах средних и нижних течений Волги, Дона и Днестра,

зоны сброса теплых вод ТЭС, ТЭЦ, промышленных предприятий и сами водоемы-охладители оказались не только местом для целого ряда преднамеренных интродукций теплолюбивых хозяйственно-ценных видов рыб и беспозвоночных, но и местообитанием для вселенцев, проникших в водоемы случайно при преднамеренной интродукции и в результате необдуманных действий аквариумистов.

Целью настоящей работы является обобщение собственных и литературных данных по чужеродным видам рыб бассейнов трех крупных рек – Волги, Дона и Днестра.

Современный состав чужеродных видов рыб бассейнов Волги, Дона и Днестра

Из анализа литературных данных [Берг, 1949; Поддубный, 1978; Кожевников, 1984; Евланов и др., 1998; Яковлев и др., 2001; Атлас..., 2003; Мовчан, 2005; Новицкий и др., 2005; Лужняк, Корнеев, 2006] и собственных многолетних материалов по оценке видового состава рассматриваемых рек следует, что за последние 60 лет во всех реках количество видов возросло в среднем в 1.5 раза (табл. 1). Сильные антропогенные изменения (прежде всего гидростроительство и загрязнения), хотя и привели к значительному сокращению ареалов и катастрофическому снижению численности у целого ряда видов (прежде всего осетровых и факультативных реофилов из других семейств), однако не привели к полному исчезновению практически ни одного из них. Единственными исключениями из этого правила, по-видимому, могут считаться шип (*Acipenser nudiventris*) – во всех трех реках и атлантический осетр (*Acipenser sturio*) в реках Азово-Черноморского бассейна, поскольку в настоящее время их естественные популяции не известны и эти виды сохраняются только в виде заводских рыбоводных стад. Наблюдаемое же существенное возрастание видового богатства рыб в бассейнах Волги, Дона и Днестра очевидно

обусловлено инвазией чужеродных видов.

Проводимые нами на протяжении последних 10 лет кадастровые и мониторинговые обследования ихтиофаун водоемов и водотоков бассейнов Волги, Дона и Днепра, а также литературные данные по инвазиям рыб в эти бассейны [Behning, 1928; Васильев, 1955; Карпевич, Бокова, 1963; Никаноров, Никанорова, 1963; Шаронов, 1971; Буторин и др., 1975; Карпевич, 1975; Небольсина, 1975; Никаноров, 1975; Яковлева, 1975; Поддубный, 1978; Еловенко, 1981; Мовчан, Смірнов, 1981, 1983; Кудерский, 1982, 2001; Щербуха, 1982; Кожевников, 1984; Смірнов, 1986; Мовчан, 1988, 2005; Шатуновский и др., 1988; Никаноров, Баранова, 1989; Козлов,

1993; Соколов и др., 1994; Karpova et al., 1996; Дгебуадзе, 2000; Евланов и др., 2000; Козловский, 2001; Левин, 2001; Слынько, 2001; Яковлев и др., 2001; Кочет и др., 2002; Новицкий и др., 2002, 2005; Slynko et al., 2002; Пашков и др., 2004; Долинский, 2005; Клевакин и др., 2005; Лужняк, Корнеев, 2006; Шашуловский, Мосияш, 2010] показали, что к настоящему времени в бассейнах рассматриваемых рек отмечено в общей сложности 58 видов-вселенцев. Из них более половины уже приобрели статус натурализовавшихся (табл. 2). Эти 58 видов представляют 2 класса, 15 отрядов, 25 семейств, 45 родов рыб и рыбообразных. Наибольшее количество видов-вселенцев приходится на бассейны Волги (43 вида) и Днепра (36), несколько меньше их в бассейне Дона (23).

Таблица 2. Чужеродные виды миног и рыб в бассейнах рек Волга, Дон и Днепр

Виды и их таксономическое положение	Векторы инвазий чужеродных видов рыб		
	Дон-Маньч	Волга	Днепр
CEPHALASPIDOMORPHI PETROMYZONTIFORMES Petromyzontidae BONAPARTE, 1832			
1. <i>Lampetra mariae</i> (Berg, 1931) – украинская минога	-	I (или P)	-
PISCES OSTEICHTHYES ACIPENSERIFORMES Acipenseridae BONAPARTE, 1832			
2. <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758 – стерлядь	R	R	R
3. <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt, 1833 – русский осетр	-	R	R
4. <i>Acipenser nudiiventris</i> Lovetsky, 1828 – шип	-	R	-
5. <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869 – сибирский осетр	A	A	A
6. <i>Acipenser stellatus</i> , Pallas, 1771 – севрюга	-	R	-
7. <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) – белуга	-	R	R
Polyodontidae BONOPARTE, 1832			
8. <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792) – лопатонос	-	A	A
CLUPEIFORMES Clupeidae CUVIER, 1816			
9. <i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838) – каспийский пузанок	-	I	-
10. <i>Alosa immaculata</i> (Bennett, 1835) – черноморский пузанок	I	-	-
11. <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька	I	I	I

SALMONIFORMES			
Salmonidae RAFINESQUE, 1815			
12. <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758 – кумжа	-	R	-
13. <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792) – кета	-	A	-
14. <i>O. mykiss</i> (Walbaum, 1792) – микижа	-	A	-
Coregonidae COPE, 1872			
15. <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка	-	I & P	-
16. <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	-	A	-
Osmeridae REGAN, 1913			
17. <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) – корюшка	-	I	-
ANGUILLIFORMES			
Anguillidae RAFINESQUE, 1810			
18. <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) – угорь	A	A	A
CYPRINIFORMES			
Cyprinidae BONAPARTE, 1832			
19. <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758) – рыбец	-	A	-
20. <i>Leuciscus boristhenicus</i> (Kessler, 1859) – калинка, бобырец	-	-	R
21. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик	A	A	A
22. <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1846) – пестрый толстолобик	A	A	A
23. <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776) – горчак	-	P	-
24. <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844) – белый амур	A	A	A
25. <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846) – черный амур	A	A	A
26. <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846) – амурский чебачок	A	-	A
27. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – карп	R	R	R
28. <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) – золотой карась	-	-	R
Catostomidae COPE, 1871			
29. <i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1819) – короткорылый буффало	A	A	A
30. <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844) – длиннорылый буффало	A	A	A
31. <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1820) – черный буффало	A	A	A
CYPRINODONTIFORMES			
Poeciliidae BONAPARTE, 1838			
32. <i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859) – гамбузия	-	A	A
33. <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859 – гуппи	A	A	A
ATHERINIFORMES			
Atherenidae GÜNTHER, 1861			
34. <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1826 – атерина	-	-	I
BELONIFORMES			
Adrianichthyidae			
35. <i>Oryzias sinensis</i> Chen, Uwa et Chu, 1989 – медака	-	-	A

MUGILIFORMES			
Mugilidae BONAPARTE, 1831			
36. <i>Liza haematocheilus</i> (Temminck et Schlegel, 1845) – пиленгас	A	-	-
SYNGNATHIFORMES			
Syngnathidae RAFINESQUE, 1810			
37. <i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald, 1831 – черноморская пухлощекая игла-рыба	I	I	I
GASTEROSTEIFORMES			
Gasterosteidae BONAPARTE, 1831			
38. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859) – южная колюшка	I	I	-
39. <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 – трехиглая колюшка	-	I	I
PERCIFORMES			
Percidae CUVIER, 1816			
40. <i>Sander volgensis</i> (Gmelin, 1788) – берш	-	-	A
Moronidae Johnson, 1984			
41. <i>Morone saxatilis</i> (Walbaum, 1792) – полосатый окунь	A	-	-
Centrarchidae BLEEKER, 1859			
42. <i>Micropterus salmoides</i> (Lacepede, 1802) – большеротый окунь	-	A	-
43. <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758) – солнечный окунь	A	-	A
Cichlidae Bleeker, 1859			
44. <i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852) – тилапия	A	A	A
Eleotrididae REGAN, 1911			
45. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка ротан	A	A	A
Gobiidae BONAPARTE, 1832			
46. <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874) – звездчатая пуголовка	-	I	-
47. <i>Benthophiloides brauneri</i> (Beling et Iljin, 1927) – пуголовочка Браунера	-	-	I
48. <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) – бычок кнут	-	-	I
49. <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814) – бычок песочник	I	I	-
50. <i>Neogobius iljini</i> Vasiljeva et Vasiljev, 1996 – бычок головач	I	I	-
51. <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814) – круглоротый бычок	-	I	I
52. <i>Neogobius gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857) – бычок гонец	-	-	I
53. <i>Neogobius syrman</i> (Nordmann, 1840) – бычок ширман	-	I	-
54. <i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas, 1814) – бычок цуцик	-	I	-

Channidae BERG, 1940			
55. <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842) – змееголов	-	A	A
PLEURONECTIFORMES			
Pleuronectidae RAFINESQUE, 1815			
56. <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758) – речная камбала	I	I	I
SILURIFORMES			
Ictaluridae GILL, 1861			
57. <i>Ameiurus nebulosus</i> (Le Sueur, 1819) – американский сомик	-	-	A
58. <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818) – канальный сомик	A	A	A

Условные обозначения: А – преднамеренно и случайно интродуцированные виды рыб; R – реинтродуценты; I – аутовселенцы; P – реликтовые аутовселенцы; «-» – вид отсутствует в бассейне.

Векторы инвазий чужеродных видов

Основными векторами (способами) вселения чужеродных видов в рассматриваемые бассейны являются: преднамеренная или случайная интродукция человеком; связанная с первым вектором, реинтродукция ранее обитавших в водоемах бассейна видов; саморасселение (часто из смежных бассейнов в связи с гидростроительством) видов; связанное со вторым вектором саморасселение реликтовых видов, которые расширяют свои ареалы в пределах бассейнов (часто вследствие климатических изменений и трансформации местообитаний человеком, в частности, при ликвидации порогов на рассматриваемых реках при гидростроительстве). Следует заметить, что подавляющее большинство реинтродуцентов не может считаться по-настоящему видами-вселенцами, поскольку это именно те виды, чье отсутствие в большей части рассматриваемых бассейнов является следствием мероприятий по зарегулированию стоков рек. К таким видам относятся почти все осетровые и кумжа, а в бассейне Днепра еще и бобырец. Исключение составляют сазан во всех трех бассейнах, и дополнительно серебряный карась в бассейне Днепра. Эти два вида исторически присутствовали в данных реках, однако уже на протяжении долгого времени их

численность искусственно поддерживается человеком. Преднамеренно и случайно интродуцированных и саморасселившихся рыб в бассейне Волги насчитывается 36, в бассейне Днепра – 30, в бассейне Дона – 21. Во всех бассейнах наибольшая доля чужеродных видов приходится на интродуцированных рыб, а наименьшая – на реинтродуцентов (рис. 1). Среди интродуцированных рыб доминируют представители карпообразных, карпозубых и окунеобразных, среди саморасселяющихся вселенцев наибольшее число видов – представители сельдевых и бычковых. Большинство осетровых являются реинтродуцентами, и только один вид, сибирский осетр – чужеродный. В Днестре наибольшее относительное число интродуцированных человеком видов, по сравнению с аутовселенцами. В Волге, хотя абсолютное количество интродуцированных человеком рыб сопоставимо с Днестром, однако относительное их число снижается вследствие большого количества аутовселенцев. Доля последних, как в абсолютном, так и в относительном выражении самая высокая в Волге. Данное обстоятельство имеет несколько причин. Во-первых, непосредственный контакт Волги с реками и озерами Белого и Балтийского морей после строительства каналов дал возможность для проникновения и

расселения по Волге двух северных видов – снетка и ряпушки [Шаронов, 1971]. Днепр и Дон не были затронуты северным инвазионным потоком. Во-вторых, Каспийское море, как основной источник аутовселенцев в Волге, имеет большую близость по уровню солености и другим гидрохимическим показателям с Волжскими водохранилищами, чем

Черное море с Днепровскими водохранилищами [Черное море, 1983; Каспийское море..., 1986; Панин и др., 2005]. В-третьих, для Волги характерно более интенсивное судоходство [Проблема территориального перераспределения..., 1985], что во многом облегчает процесс саморасселения по бассейну новых видов [Lavoie et al., 1999].

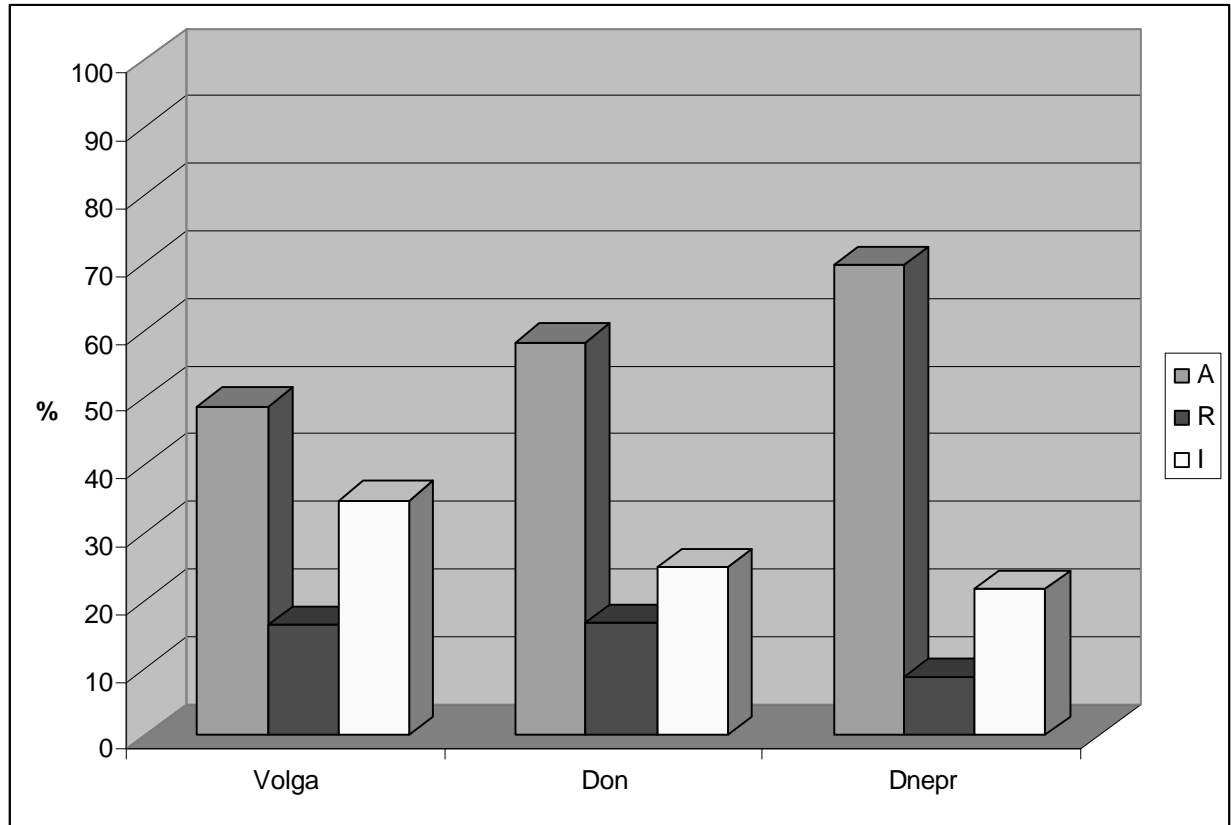


Рис. 1. Относительные доли преднамеренно и случайно интродуцированных (A), реинтродуцированных (R) и саморасселившихся видов (аутовселенцев) рыб (I) в бассейнах Волги, Дона и Днепра.

Известно, что реальный экологический эффект биологических инвазий чужеродных видов возникает только в случае успешной натурализации чужеродного вида, когда новый вид успешно встраивается в экосистему, становится полноправным элементом нативного сообщества [Элтон, 1960]. Часть из выявленных чужеродных видов рыб не смогли полностью или частично натурализоваться в естественных условиях Волги, Дона и Днепра и сформировать самовоспроизводящиеся популяции. К настоящему времени из всех выявленных по бассейнам чужеродных видов в Дону натурализовалось –

70%, в Днепре – 62%, а в Волге – 62% видов. Однако в абсолютном количестве видов натурализовались именно в Волге – 27 видов, против 24 в Днепре и 16 – в Дону. Вместе с тем по соотношению векторов инвазий натурализовавшихся видов рассматриваемые бассейны существенно различаются (рис. 2). В Волге среди натурализовавшихся видов доминируют аутовселенцы и кроме того по бассейну стали расширять свои ареалы реликтовые виды. В Дону и Днепре большинство успешно вселившихся видов приходится на долю преднамеренно интродуцированных рыб.

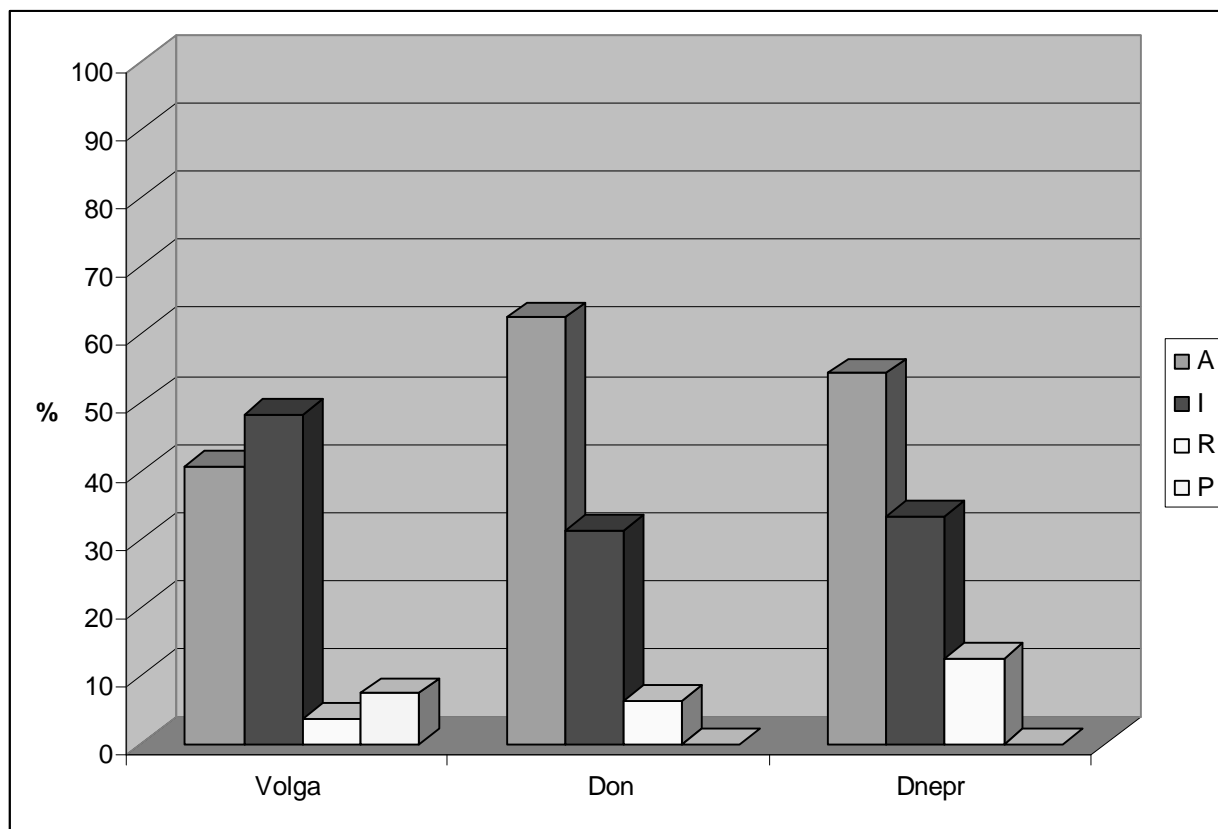


Рис. 2. Относительные доли натурализовавшихся в бассейнах Волги, Дона и Днепра чужеродных и ранее существовавших видов. Обозначения: см. табл. 2.

Инвазионные пути и водоемы-доноры

Большинство видов-вселенцев в бассейнах трех рек происходят из двух регионов-доноров – Дальнего Востока (кета, толстолобики, амуры, псевдорасбора, ротан-головешка, змееголов, пиленгас, медака) и Америки (чукучановые, пецилиевые, икталуровые, мороновые и центрарховые). Есть и исключения: волжский судак вселен в Днепр из Волги, а в Волгу вселен из бассейна Балтийского моря рыбец. Основные водоемы-реципиенты располагаются в нижних участках рек и здесь же отмечена наибольшая натурализация вселенцев. Некоторые из видов-вселенцев не только успешно натурализовались в рассматриваемых бассейнах, но и осуществляют самостоятельное продвижение по ним – головешка-ротан, псевдорасбора, гуппи. Среди аутоакклиматизантов доминируют понто-каспийские пресноводные, солоноватоводные и морские виды (сельдевые, бычковые, колюшки, атерина и игла-рыба). Все они характеризуются

отчетливой направленностью расселения – вверх по течениям Волги, Дона и Днепра, на север (рис.3). Вообще, число видов рыб саморасселившихся с севера на юг оказалось крайне незначительным и это направление инвазии характерно только для бассейна Волги. Помимо камбалы и угря (находки которых единичны) в Волгу с севера на юг распространились только два представителя лососеобразных – ряпушка и снеток. Вверх и вниз по бассейну Волги успешно расширяют свои ареалы такие реликтовые виды, как горчак и украинская минога. Все три рассматриваемые реки явно выполняют функции инвазионных коридоров, так как по ним постоянно происходит распространение рыб. По системе Волго-Донского канала осуществляется обмен видами между Азово-Черноморским и Каспийским бассейнами: бычок головач проник в Дон [Лужняк, Корнеев, 2006], а черноморская пухлощекая игла-рыба еще в 1960-е гг. проникла из Азовского моря в Волгу и в Каспийское море [Шаронов,

1971)]. Понто-каспийский бычок-кругляк по системе Днепр – Припять – Зап. Буг – Висла проник в Балтийское море. В

Волге черноморско-каспийская тюлька и малая южная колюшка распространились далеко на север и достигли оз. Белого.

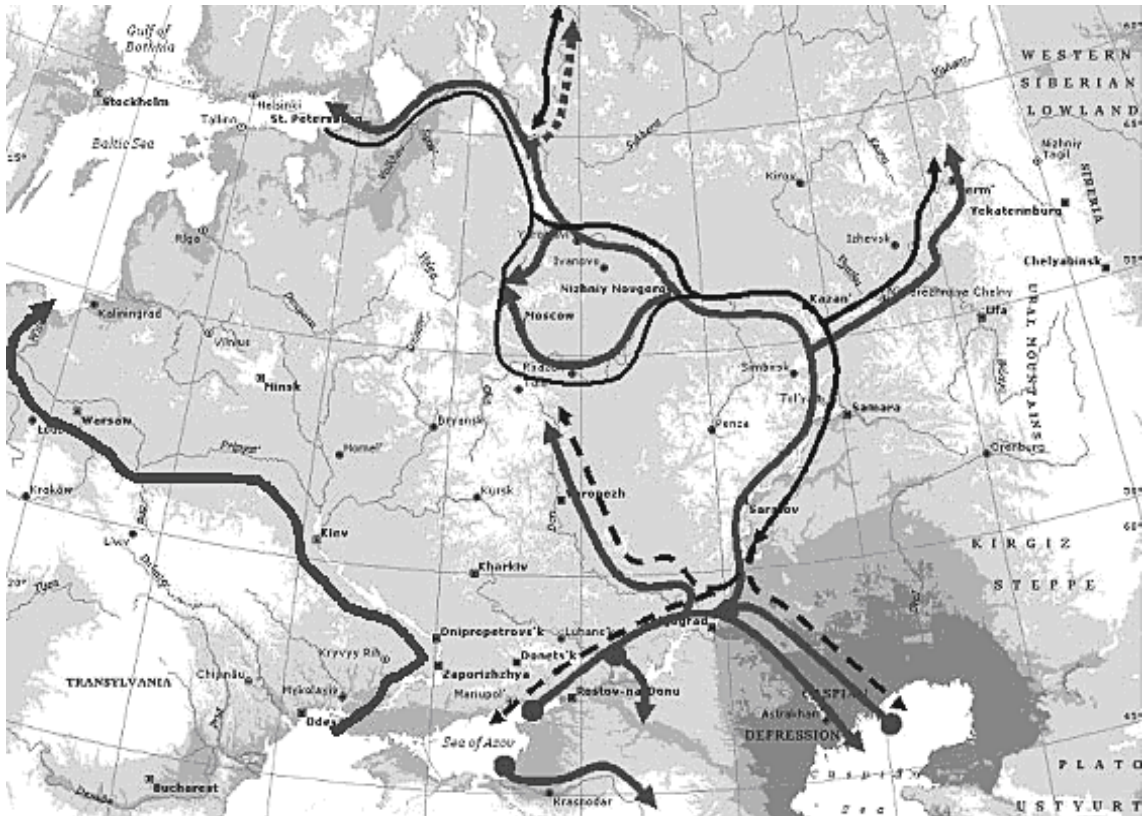


Рис. 3. Основные инвазионные пути расселения рыб в Понто-Каспийском бассейне
 ————— — южный инвазионный коридор,
 ————— — северный инвазионный коридор.

Темпы инвазий

Анализ темпов инвазий рыб в рассматриваемых водоемах осуществляли не по факту первого обнаружения нового вида, а по факту его натурализации. Сравнение темпов проводили в отношении бассейнов Днепра и Волги, поскольку только для этих рек имелось достаточное количество данных последовательных наблюдений. Хотя почти все из перечисленных выше (табл. 2) преднамеренно интродуцированных видов уже присутствовали в бассейнах Днепра и Волги к началу 1950-х гг., однако случаев их натурализации не наблюдалось. В основном первые факты натурализации новых видов в бассейнах связаны с созданием межбассейновых каналов, с завершением заполнения водохранилищ нижних течений рек и ликвидацией речных порогов (рис. 4).

Основные вселенцы этого периода – это виды понто-каспийского солоноватоводного комплекса (черноморско-каспийская тюлька, черноморо-азовская проходная сельдь, бычок кругляк и черноморская пухлощечая игла-рыба) в Днепре и виды северного озерного комплекса (ряпушка, снеток) и понто-каспийского (черноморско-каспийская тюлька, бычок кругляк, черноморская пухлощечая игла-рыба) в Волге. Особенностью первого этапа инвазии стало появление этих видов в водохранилищах, расположенных на месте бывших речных порогов. Затем наступил период приостановления инвазии, которая возобновилась с середины 1980-х гг., синхронно в обоих речных бассейнах. С этого момента пополнение ихтиофаун Днепра и Волги новыми понто-каспийскими видами

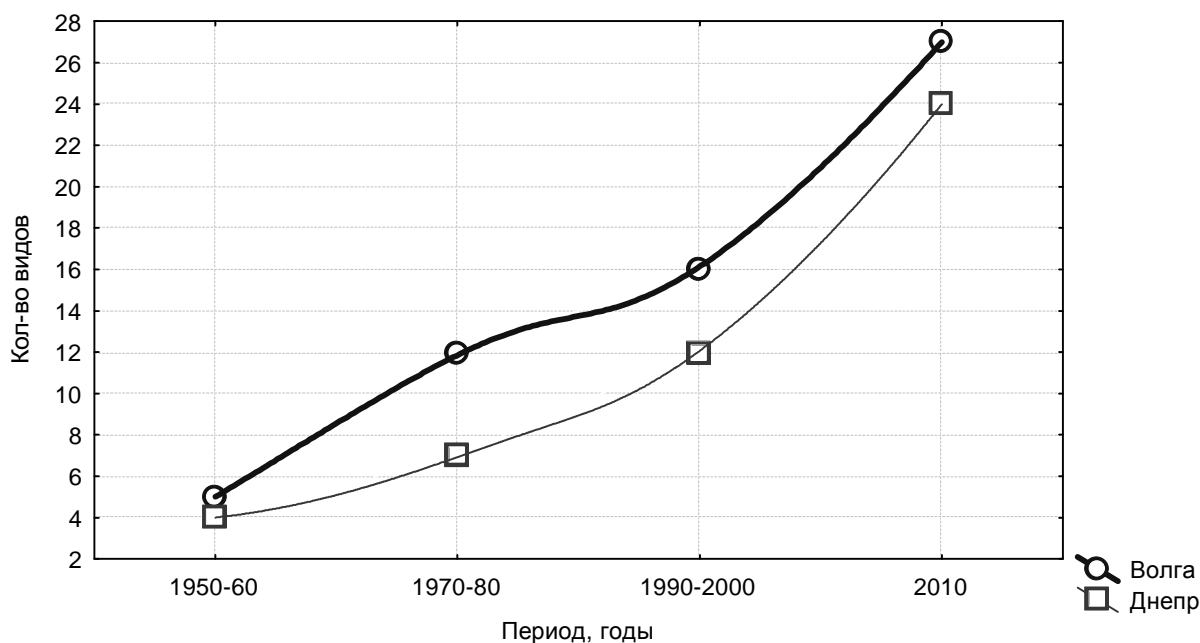


Рис. 4. Динамика натурализации чужеродных видов рыб в бассейнах Волги и Днепра.

приобретает нарастающий характер, а с середины 1990-х гг. регулярно стали отмечаться случаи формирования самовоспроизводящихся популяций и нарастание численности ранее интродуцированных в бассейн чужеродных видов. Можно констатировать, что с конца 1980-х гг. инвазии рыб в бассейны Днепра и Волги приобрели характер взрывной массовой экспансии, которая проходит с нарастающей скоростью. За период с 2000 г. по 2006 г. число видов ихтиофауны обеих рек увеличилось в два раза, по сравнению со всем предшествующим периодом, начиная с 1950-х гг. Этот процесс может быть продемонстрирован на примере наиболее интенсивно расселяющихся, и продвинувшихся вверх по Волге дальше всех понто-каспийских видов – черноморско-каспийской тюльки и бычка цуцка (рис.5). Начав свое движение по Волге в 1960-х гг. к середине 1990-х гг. тюлька, достигла только Горьковского водохранилища (средняя часть Волги), затратив на весь путь более 30 лет. Затем, менее, чем за 10 лет тюлька освоила оставшиеся водохранилища Верхней Волги и водохранилища в системе Беломоро-Балтийского канала, дойдя к 2001 г. до оз. Белого. Бычок-цуцка, бентофильный литоральный оседлый

вид, начал свое продвижение по Волге также еще в 1960-х гг., однако к середине 1990-х гг. продвинулся не далее Куйбышевского водохранилища (самого нижнего водохранилища в каскаде средневолжских водохранилищ). А в начале 2000-х гг. произошло взрывное расширение его ареала и буквально за 3–4 года бычок цуцка вселился в Чебоксарское, Горьковское и Рыбинское водохранилища и в настоящее время достиг Угличского водохранилища.

Выявленный характер темпов инвазий в бассейнах Волги и Днепра, выражающийся в преимущественном ускоренном расселении по бассейну понто-каспийских видов, активной натурализацией преднамеренно интродуцированных видов, происходящих из более южных регионов и отчетливая синхронность инвазий рыб в рассматриваемых бассейнах, по нашему мнению, является прямым следствием процесса глобального потепления. Детальные исследования эффектов этого явления на рассматриваемых территориях свидетельствуют, что именно в середине 1980-х – начале 1990-х гг. формируется устойчивый тренд роста среднегодовых наземных температур и температур поверхностных вод, уменьшается продолжительность

ледового покрытия водоемов, усиливается циклоническая активность воздушных масс, прекращается регрессия Каспийского моря и начинается повышение его уровня, увеличивается водность на всей территории водосборных бассейнов Волги, Дона и Днепра [Антропогенные воздействия ..., 2003; Коломыц, 2003; Панин и др., 2005]. В пользу справедливости предположения о решающей роли глобального потепления в развитии современного

инвазионного процесса свидетельствует и тот факт, что с середины 1980-х гг. северные аутовселенцы, которые уже в начале 1950-х гг. проникли в Волгу и за последующие 30 лет достигли нижневолжских водохранилищ, стали сокращать свои ареалы и в настоящее время снеток практически исчез из бассейна Волги, а ряпушка присутствует только в верхневолжских водохранилищах и имеет низкую численность.

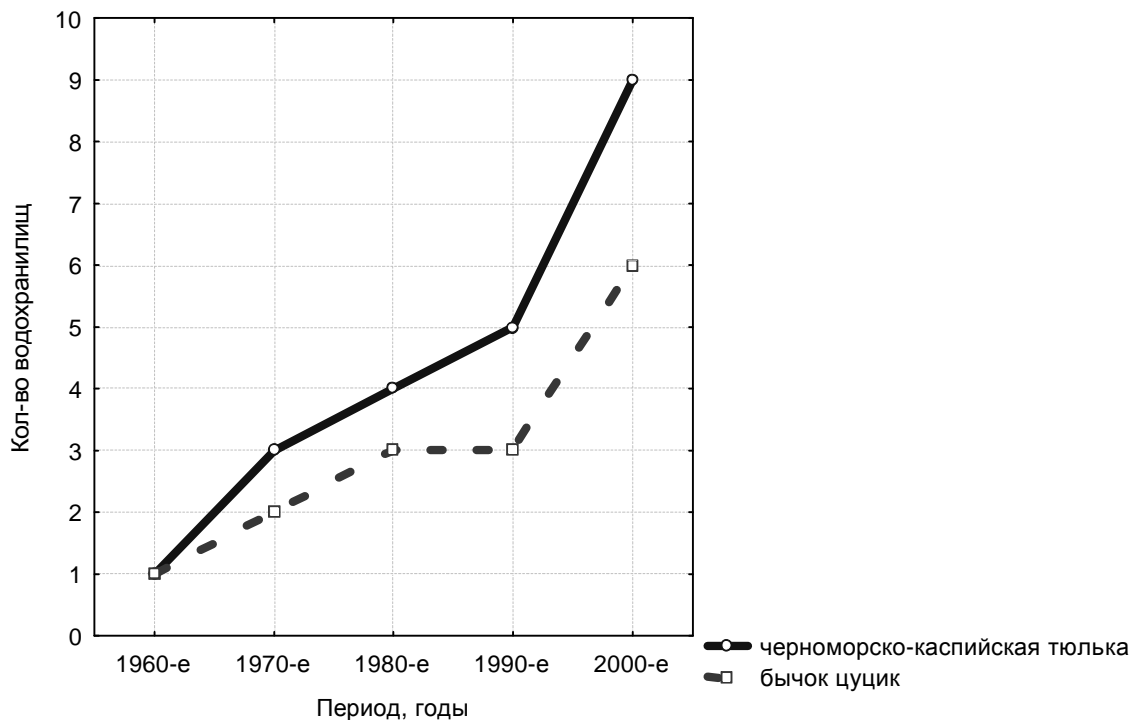


Рис.5. Динамика расселения бычка-цуцика (*Proterorhinus marmoratus*) и черноморско-каспийской тюльки (*Clupeonella cultriventris*) в бассейне Волги.

Заключение

Таким образом, на рубеже тысячелетий экспансия чужеродных видов рыб в бассейнах крупнейших рек восточной части Понто-Каспийского региона приобрела массовый взрывной характер. Стремительно меняется видовое разнообразие и таксономический состав рыб Волги, Дона и Днепра. Можно с уверенностью утверждать, что на наших глазах разворачивается сценарий, аналогичный постплейстоценовому освоению рек, освободившихся тогда от оледенения, видами, составившими основу современной ихтиофауны рассматриваемых бассейнов. В тот

период начавшееся потепление совпало по времени с образованием в бассейнах рек Волги, Дона и Днепра обширных постледниковых озер и с трансгрессиями Черного и Каспийского морей. В настоящее время мы отмечаем совпадение фактора глобального потепления с произведенным человеком зарегулированием стоков, обусловившим превращение крупных рек в цепочку озеровидных водоемов. Именно эти два обстоятельства и являются непосредственными причинами и основой устойчивости процесса биологических инвазий рыб в бассейнах

крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна в современный период.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №10-04-00753-а и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Авакян А.Б., Широков В.М. Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во «Виктор», 1994. 320 с.
- Антопогенное воздействие на водные ресурсы в России и сопредельных странах в конце XX столетия /Ред. Н.И. Коронкевич, И.С. Зайцева. М.: Наука, 2003. 367 с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2-х т. /Под ред Ю.С. Решетникова.. М.: Наука, 2003. 379 с. (1 т.), 253 с. (2 т.).
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 2. С. 469–925.
- Буторин Н.В., Гордеев Н.А., Ильина Л.К. Рыбинское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1975. Вып. 102. С. 39–68.
- Васильев Л.И. Особенности формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища в период 1941–1952 гг. // Тр. Биологической станции Борок. М.; Л.: Наука, 1955. С. 142–168.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционные контакты животных: общие подходы // Инвазионные виды в Европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Денисова А.И. Формирование гидрохимических показателей Днепровских водохранилищ и методы их оценки. Киев: Наукова Думка, 1979. 292 с.
- Долинский В.Л. К вопросу о проникновении морской пухлощечкой иглы-рыбы (*Syngnathus abaster nigrolineatus* Eichwald, 1831) в бассейн Днепра // Тез. докл. II Междунар. симпозиума по изучению инвазийных видов. Рыбинск; Борок. 2005. С. 187–188.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Розенберг Г.С. Современное состояние рыбного хозяйства Средней Волги. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2000. 24 с.
- Еловенко В.Н. Систематическое положение и географическое распространение рыб семейства Eleotridae (Gobioidei, Perciformes), интродуцированных в водоемы Европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. С. 1517–1522.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизаций водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 342 с.
- Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. Интродукции рыб и водных беспозвоночных в СССР на протяжении 1960–1961 гг. // Вопросы ихтиологии. 1963. Т. 3. С. 366–395.
- Каспийское море: Гидрология и гидрохимия / Ред. Г.В. Воропаев. М.: Наука, 1986. 261 с.
- Квасов Д.Д. Постчетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Клевакин А.А., Блинов Ю.В., Минин А.Е., Пестов Ф.С., Постнов Д.И. Рыболовство в Нижнем Новгороде. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского университета, 2005. 96 с.
- Кожевников Г.П. Оценка рыбных запасов Волго-Камских водохранилищ и их использование. Л.: Научные тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 210. С. 47–54.
- Козлов В.И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона). М.: Изд-во ВНИРО. 1993. 252 с.
- Козловский С.В. Рыбы. Самара: Самарское книжное изд-во, 2001. 224 с.
- Коломыц Е.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с.
- Кочет В.Н., Новицкий Р.А., Христов О.А., Ушаповский И.П. Экзотические рыбы водохранилищ Днепропетровской

- области // Рыбное хозяйство Украины. 2002. № 3–4. С. 1–16.
- Кудерский Л.А. Самоакклиматизация американского канального сомика в Черепетском водохранилище // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. Вып. 187. С. 219–232.
- Кудерский Л.А. Акклиматизация рыб в водоемах России // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. № 1(5). С. 6–85.
- Лебедев В.Д. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1960. 404 с.
- Левин Б.А. Нахождение украинской миноги *Eudontomyzon mariae* (Petromyzontidae) в бассейне р. Волга // Вопросы ихтиологии. 2001. Т. 41. №. 6. С. 849–850.
- Линдберг Г. Крупные колебания уровня океана в четвертичном периоде. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Литвинов А.С. Энерго- и массо- водообмены в каскаде Волжских водохранилищ. Ярославль: Тип. ЯрГТУ, 2000. 83 с.
- Лужняк В.А., Корнеев А.А. Современная ихтиофауна бассейна Нижнего Дона и антропогенные воздействия на бассейн // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 4. С. 503–511.
- Мовчан Ю.В. Фауна України. Риби. Київ: Наукова Думка, 1988. Т. 8.3. 368 с.
- Мовчан Ю.В. До характеристики різноманіття іхтиофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) // Збірник праць Зоолог. музею. 2005. № 37. С. 70–82.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. Фауна України. Риби. Київ: Наукова Думка, 1981. Т. 8.2.1. 428 с.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. Фауна України. Риби. Київ: Наукова Думка, 1983. Т. 8.2.2. 360 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Беспозвоночные // Волга и ее жизнь./ Ред. Н.В. Буторин. Л.: Наука, 1978. С. 153–202.
- Небольсина Т.С. Волгоградское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1975. Вып. 102. С. 130–148.
- Никаноров Ю.И. Иваньковское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1975. Вып. 102. С. 5–25.
- Никаноров Ю.И., Баранова В.В. Рыбное хозяйство водохранилищ бассейна Верхней Волги // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1989. Вып. 294. С. 124–143.
- Никаноров Ю.И., Никанорова Е.А. Рыбы оз. Селигер и их биология // Тр. Осташковского отд. ГосНИОРХ. 1963. Вып. 1. С. 9–17.
- Никольский Г.В. Краткий обзор ископаемой четвертичной фауны пресноводных рыб СССР // Известия Всесоюзного географического общества. 1945. № 5. С. 288–292.
- Никольский Г.В. Структура видов и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1980. 184 с.
- Новицкий Р.А., Христов О.А., Кочет В.Н., Бондарев Д.Л. Некоторые аспекты самоакклиматизации рыб в Днепровском водохранилище // Бюл. Днепропетровского университета. Сер. Биология, экология. 2002. Т. 10. № 1. С. 87–90.
- Новицкий Р.А., Христов О.А., Кочет В.Н., Бондарев Д.Л. Аннотированный список рыб Днепровского водохранилища и его притоков // Бюл. Днепропетровского университета. Сер. Биология, экология. 2005. Т. 13. № 1. С. 185–201.
- Обидиентова Г.В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М.: Наука, 1977. 240 с.
- Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. Современное состояние Каспийского моря. М.: Наука, 2005. 356 с.
- Пашков А.Н., Плотников Г.К., Шутов И.В. Новые данные по структуре и распространению видов-акклиматизантов в ихтиоценозах континентальных водоемов Северо-Западного Кавказа // Бюл. высшей школы. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2004. Вып. 1. С. 124–130.

- Пидопличко И.Г., Макеев П.С. Климат и ландшафты в прошлом. Киев: Изд-во Укр. АН, 1952. Ч. 1. С. 1–88.
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 312 с.
- Поддубный А.Г. Ихтиофауна // Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 228–247.
- Проблема территориального перераспределения водных ресурсов / Ред. Г.В. Воропаев, Д.Ю. Раткович и др. М.: Институт водных проблем АН СССР, 1985. 504 с.
- Слынько Ю.В. Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге // Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 77–79.
- Смирнов А.И. Фауна Украины. Рыбы. Київ: Наукова Думка, 1986. Т. 8.5. 320 с.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А. и др. Ихтиофауна р. Москва в пределах г. Москва и некоторые данные по ее состоянию // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 634–641.
- Тюрюканов А.Н., Федоров В.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосферные раздумья. М.: Изд-во РАЕН, 1996. 368 с.
- Физико-географическое районирование СССР / Ред. Н.А. Гвоздецкий. М.: Изд-во МГУ, 1968. 576 с.
- Фортунатов М.А. Физико-географическая характеристика бассейна Волги // Волга и ее жизнь / Ред. Н.В. Буторин. Л.: Наука, 1978. С. 7–31.
- Черное море / Ред. А. Вилканов, Х. Данов и др. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 407 с.
- Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с зарегулированием Волги // Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев: Куйбышевское книжное изд-во, 1971. С. 226–233.
- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Московской области. М.: Наука, 1988. 143 с.
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 250 с.
- Щербуха А.Ю. Фауна Украины. Рыбы. Київ: Наукова Думка, 1982. Т. 8.4. 384 с.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во Иностран. лит-ра, 1960. 230 с.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог круглоротых и рыб бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 52–69.
- Яковлева А.Н. Саратовское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 102. С. 118–130.
- Behning A. Das Leben der Volga. Die Binnengewässer. Stuttgart, 1928. Bd.5. 162s.
- Berg L.S. The review of distribution of fresh-water fishes of Europe // Zoogeographica. 1932. 1, 2. P. 236–319.
- Karpova E.I., Petr T., Isaev A.I. Reservoir Fisheries in the Countries of the Commonwealth of Independent States // FAO Fisheries Circular. 1996. 915. 132 pp.
- Lavoie D.M., Smith L.D., Ruiz. G.M. The potential for intracoastal transfer of non-indigenous species in the ballast water of ships // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1999. 48. P. 551–564.
- Litvinov A.S. Energy and mass exchange in Volga cascade reservoirs. Yaroslavl, 2000. 83 с. (in Russian).
- Slynko Y.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // In: Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management / Ed. E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publ, 2002. P. 399–411.
- Yakovlev V.N., Slynko Y.V., Kiyashko V.I. The annotated catalogue of cyclostomata and fishes of Upper Volga basin // In: Ecological problems of Upper Volga / Ed. A.I. Kopylov. Yaroslavl: Publ. Yaroslavl Technical University, 2001. P. 52–69 (in Russian).

SCALES, DIRECTIONS AND RATES OF ALIEN FISH INVASIONS IN THE BASINS OF THE LARGEST RIVERS OF THE PONTO-CASPIAN REGION. The REVIEW

© 2010 Slynko Yu.V.¹, Dgebuadze Yu.Yu.²,
Novitskiy R.A.³, Kchristov O.A.³

¹ I. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,
Yaroslavl province, 152742 Borok, Russian Federation, syv@ibiw.yaroslavl.ru

² A.N. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution RAS,
Moscow, Russian Federation

³ O. Gonchar Dnepropetrovsk National University,
Dnepropetrovsk, Ukraine

The review of occurrence and naturalization of alien species of fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian drain (Dnepr, Don, and Volga) is given. For the last 50 years in the basins of these rivers more than 50 new species of fishes have appeared, from which about 25 ones can be recognized as naturalized. Classification of species-invaders according to ecological, taxonomical and life history categories has been carried out. The basic vectors of invasion are described. The doubtless prevalence in number of species is seen for the southern invaders among which the domination of Ponto-Caspian species is noted. It is established that the greatest ecological success belongs to inherent in autoexpansion species. Dynamics of establishing of new species in native ecosystems is analyzed. It is established that invasion process in river basins under study is accelerated both by quantity of occurrence of new species and the speed of naturalization.

Key words: biological invasion, fish, Ponto-Caspian region, area, waters reconstruction, climatic changes.