

# АНАЛИЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИНВАЗИЙ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ВИДОВ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩА ВОЛГИ

© 2012 Слынько Ю.В., Кияшко В.И.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок,  
[syv@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:syv@ibiw.yaroslavl.ru)

Поступила в редакцию 25.07.2011

Со времени образования каскада волжских водохранилищ по ним расселялись два вида пелагических рыб – снеток и тюлька. Проведен сравнительный анализ последовательностей и скоростей расселения этих двух видов по каскаду. Оценена их роль в структуре рыбного населения пелагиали. Установлено, что после длительного периода расширения ареала и наращивания численности снетка, к настоящему времени произошло почти полное сокращение его ареала и численности в бассейне Волги. Тюлька, напротив не только освоила все водохранилища каскада, но и сохраняет в большинстве случаев доминирующее положение в структуре рыб пелагиали. Выявлена связь изменений ареалов и численностей обоих видов с глобальными климатическими изменениями. На основании анализа многолетних данных по структуре рыбного населения пелагиали Рыбинского водохранилища со времени его образования осуществлена оценка эффективности инвазий снетка и тюльки. Установлено, что тюлька по параметрам натурализации оказалась более эффективным вселенцем, нежели снеток. Анализируются возможные биологические и экологические предпосылки большего инвазионного успеха тюльки по сравнению со снетком.

**Ключевые слова:** экология, пелагические рыбы, виды-вселенцы, биоразнообразие, динамика численности, натурализация, Волга, снеток, черноморско-каспийская тюлька.

## Введение

Создание водохранилищ на Волге обусловило появление обширных акваторий пелагиали, особенно ярко выраженных в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах [Волга и ее жизнь, 1978]. На самых ранних этапах существования водохранилищ пелагиаль осваивали преимущественно молодь и взрослые особи аборигенных видов рыб лимно-реофильного комплекса Волги. Среди неполовозрелых особей преобладали молодь судака, окуня, плотвы, взрослые особи были представлены синцом, чехонью и пелагическим хищником – судаком. Вместе с тем анализ продукционных характеристик открытых пространств водохранилищ, в том числе биомасс и численностей зоопланктона, позволил

исследователям прийти к выводу о недоиспользовании видами аборигенами запасов кормовых ресурсов пелагиали, как в целом по волжским [Кудерский, 1974], так и по Рыбинскому водохранилищам, в частности [Рыбинское водохранилище, 1972]. Эта ситуация несомненно предопределила успешность натурализации в водохранилищах Волги специализированных обитателей пелагиали – снетка и тюльки, саморасселение которых началось сразу после их строительства.

По водохранилищам Волги расселялись озерная форма корюшки – снеток *Osmerus eperlanus eperlanus* morpha *spirinchus* [Арнольд, 1917; Берг, 1948] из озера Белого, расположенного выше Рыбинского водохранилища, и пресноводная форма тюльки *Clupeonella*

*cultriventrис* (Nordmann, 1840), происходящая из саратовских затонов [Световидов, 1952; Slynko et al., 2010].

Согласно общепринятым представлениям, эффективность расселений определяется, прежде всего, скоростью ареальной экспансии, а эффективность натурализации – временем формирования и численностью самоподдерживающихся популяций [Элтон, 1960; Карпевич, 1975; Одум, 1975]. Весь процесс инвазии подразделяют на несколько последовательных фаз [Карпевич, 1975] или стадий [Inderjit et al., 2005]: проникновения (I), размножения (II), освоения территории и экспоненциального роста численности (III), стабилизация в режиме флуктуаций численности (IV). Детерминация первых двух фаз опирается на факты первого обнаружения особей данного вида на исследуемой территории (фаза I) и регистрации воспроизводства – наличие молоди, наряду с половозрелыми особями со зрелыми половыми продуктами, обнаружение эмбрионов (фаза II). Достижение фаз III и IV определяется в терминах популяционной экологии на основании данных по численностям и пространственному распределению [Одум, 1975]. Фаза III характеризуется экспоненциальным ростом численности и расширением занимаемой территории местообитаний. Фаза IV – как прекращение экспоненциального роста численности и переход к фазе флуктуаций, как следствие сопротивления средовых абиотических и биологических условий. Успешность в прохождении первых двух фаз зависит от наличия свободных экологических ниш, биологических свойств вида, в том числе физиологических и генетических, и абиотических факторов, прежде всего основных лимитирующих [Дарвин, 1952; Williams, 1954; Работнов, 1992; Blossey, Nötzold, 1995; Shea, Cheeson, 2002]. Для последующих фаз расселения в дополнение к вышеизложенным факторам существенное значение

приобретают факторы так называемого «биотического сопротивления» – конкуренция, давление хищников, заболевания [Элтон, 1960; Baker, Stebbins, 1965; May, MacArthur, 1972; Low, Morton, 1996; Naeem et al., 2000; Keane and Crawly, 2002]. Как правило, в интегрированном виде экологическая эффективность натурализации на III и IV фазах оценивается по изменениям разнообразия сообщества на основании изучения структуры и состояния взаимосвязей с аборигенными видами сообщества [Одум, 1975; Marco et al., 2002; Heger, Trepl, 2003; Wang et al., 2009].

Соответственно основной задачей настоящей работы был сравнительный анализ эффективности расселений снетка и тюльки в волжских водохранилищах и эффективности их натурализаций на примере Рыбинского водохранилища.

#### Материал и методы

Для анализа скоростей расселения и натурализации снетка и тюльки, а также видового разнообразия рыбной части сообщества использовали собственные сборы в пелагиали Рыбинского водохранилища в августе-сентябре 1991, 1994, 1995, 1998 и 2000–2010 гг., водохранилищ Горьковского 2001, 2002 и 2005 гг., Чебоксарского 2001, Ивановского 2000, 2003, Куйбышевского 2001 и Шекснинского 2001, 2005 гг., а также литературные данные по водохранилищам Волги [Васильев, 1951; Шаронов, 1969, 1971; Кожевников, 1978; Пермитин, Половков, 1978; Половкова, Пермитин, 1981; Володин, Иванова, 1987; Kozlovsky, 1991]. Помимо собственных и литературных данных использованы архивные материалы по уловам в Рыбинском водохранилище за 1953, 1983, 1989 гг. (лаборатория ихтиологии ИБВВ АН СССР).

Отлов проводили пелагическим тралом (вертикальное раскрытие при тралении 1.5 м, горизонтальное – 12 м, ячея в кутке 5 мм). Горизонт траления

выбирали в соответствии с показаниями рыбопоискового эхолота. Время траления 15 мин. Данные по уловам архивных и литературных источников стандартизировали на 15 мин траления.

Скорость расселения выражали в виде количества освоенных водохранилищ на момент времени. Видовое разнообразие рыбной части сообщества в Рыбинском водохранилище определяли по индексу Шеннона, рассчитанному только для тех лет наблюдений, по которым имелись репрезентативные данные о структуре уловов – 1953, 1971, 1973, 1983, 1989, 1991, 1994–1995, 1998, 2000–2010 гг. [Shannon, Weaver, 1963]. Связь численности корюшки и тюльки с видовым разнообразием рыбной части сообщества для периодов доминирования (III и IV фазы инвазионного процесса) проведена с применением регрессионного анализа и коэффициента корреляции по Спирмену ( $R_s$ ). Для анализа скоростей натурализации обоих видов в Рыбинском водохранилище использовали формулу расчета удельной скорости роста численности ( $r$ ) [Одум, 1975]. Все расчеты и статистическую обработку проводили в программном пакете Statistica v. 6.0.

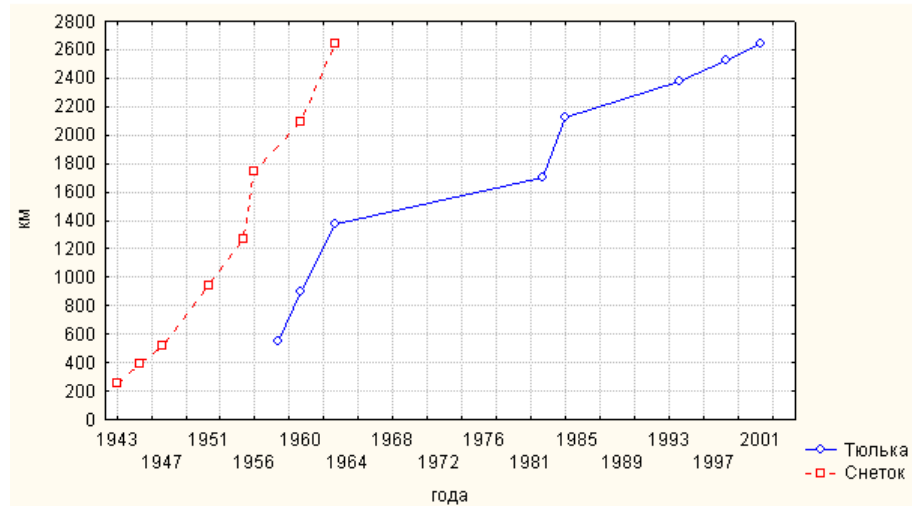
### Результаты

#### Освоение каскада волжских водохранилищ.

Каскад водохранилищ на р. Волге создавался в течение 50 лет с 1937 по 1987 г. Первые водохранилища Иваньковское, Угличское, Рыбинское образованы на участке Верхней Волги (1937–1947 гг.). Далее созданы Горьковское и Куйбышевское водохранилища на Средней Волге (1955–1957 гг.) и Волгоградское, Саратовское на Нижней Волге (1958–1968 гг.). [Волга и ее жизнь, 1978]. Последним было построено Чебоксарское водохранилище на участке Средней Волги в 1984–1987 гг. Такая последовательность создания водохранилищ во многом определила направление и очередность расселений снетка и тюльки по каскаду.

Расселение снетка происходило преимущественно вниз по Волге непосредственно сразу после создания Рыбинского водохранилища в 1943 г. [Васильев, 1951]. Источником для формирования волжских популяций послужил снеток, который проник из оз. Белое по р. Шексне. За сравнительно короткий срок (5 лет) он освоил весь водоем, распределяясь по его акватории крайне неравномерно. Затем снеток проникает в ранее созданные верхневолжские водохранилища – Угличское, Иваньковское и одновременно развивается его пассивно-активное продвижение вниз по Волге. Уже в 1953 г. снеток обнаружен ниже плотины Рыбинской ГЭС на участке Волги на месте будущего Горьковского водохранилища, а к началу 1970-х гг. белозерский снеток уже встречался во всех водохранилищах каскада [Яковлева, 1975; Кожевников, 1978]. Общее время продвижения его по водохранилищам составило чуть меньше 30 лет, а средняя скорость расселения –  $V=115$  км/год (рис. 1). Самую многочисленную популяцию он сформировал в Рыбинском водохранилище и в озеровидном расширении Горьковского водохранилища. В этих водоемах снеток стал доминирующим по численности видом среди рыб пелагиали. Во всех остальных водохранилищах численность снетка оставалась невысокой. Следует подчеркнуть, что только в Рыбинском водохранилище у вселившегося снетка наблюдалось увеличение (по сравнению с материнской популяцией) продолжительности жизни, количества возрастных и размерных групп, то есть развитие популяции пошло по так называемому «корюшковому типу». [Иванова, 1982].

Во второй половине 1980-х гг. относительно малочисленные популяции снетка в водохранилищах Средней и Нижней Волги практически полностью исчезли из этих водоемов и только в Рыбинском его численность оставалась высокой. С середины 90-х гг. прошлого



**Рис. 1.** Скорости расселения снетка и тюльки по каскаду волжских водохранилищ.

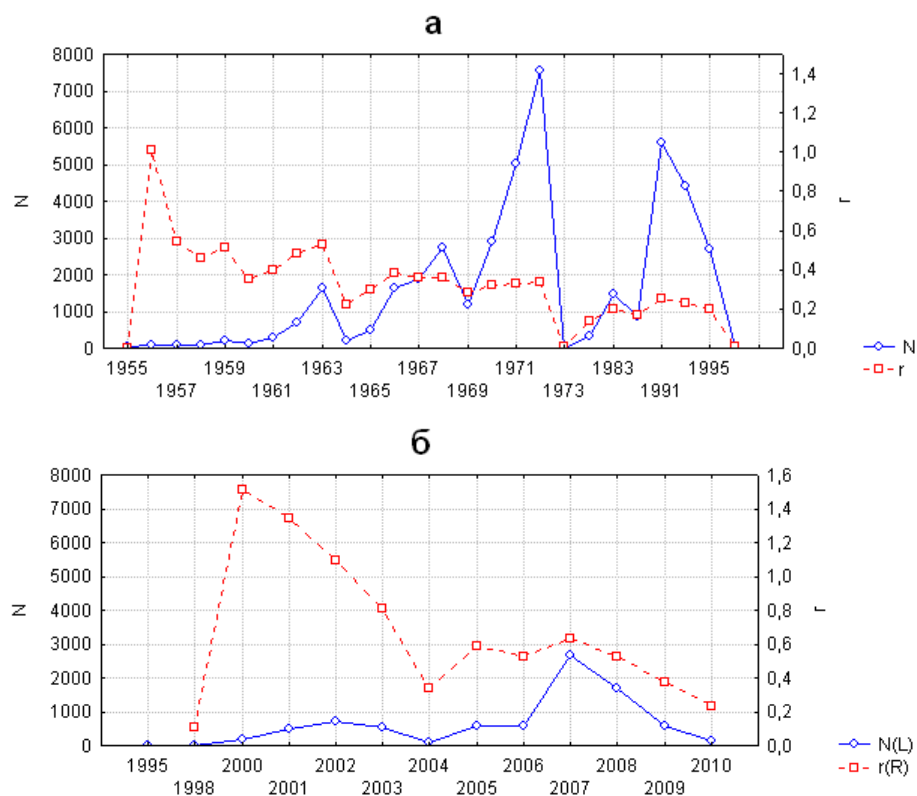
столетия численность снетка в Рыбинском водохранилище постепенно сокращалась и уже к концу 1990-х гг. и по настоящее время статус снетка в водохранилище может быть определен, как редкий вид.

Экспансия тюльки началась позже экспансии снетка, в конце 1960-х гг., после образования водохранилищ Нижней Волги [Шаронов, 1969, 1971]. Основным источником тюльки в волжских водохранилищах стали реликтовые пресноводные популяции тюльки пойменных озер в районе г. Саратов [Slynko et al., 2010]. К 1974 г. тюлька освоила Саратовское, Волгоградское и Куйбышевское водохранилища, однако дальнейшее продвижение ее на север приостановилось. С начала 1980-х гг. продолжилось расселение тюльки вверх по Волге. К 1984 г. тюлька достигает Горьковского, а затем, к 1994 г. – Рыбинского водохранилищ. В 2000–2002 гг. она обнаружена в Угличском, Ивановском и Шекснинском водохранилищах. Таким образом, к 2002 г. тюлька встречается во всех водохранилищах р. Волги. В целом, тюлька, в противоположность снетку, в завоевании каскада продемонстрировала более низкие темпы. Общее время, потребовавшееся тюльке на расселение по водохранилищам волжского каскада, составило около 35 лет, а средняя скорость расселения –  $V=60$  км/год (рис. 1). В отличие от снетка расселение

тюльки по каскаду носило ярко выраженный ступенчатый характер. Хотя скорость продвижения тюльки по каскаду оказалась значительно ниже, чем у снетка, однако почти во всех водохранилищах численность ее популяций была выше, чем у снетка. Наиболее многочисленные популяции тюлька сформировала в двух самых крупных по площади водохранилищах каскада – Куйбышевском и Рыбинском, где она стала доминантой по численности в сообществе рыб пелагиали [Козловский, 1984; Слынько и др., 2001]. В остальных водохранилищах тюлька достигла статуса субдоминанты сообщества, и ее популяции были приурочены к крупным озеровидным расширениям или глубоководным заливам. Самоподдерживающаяся популяция в Рыбинском водохранилище стала самой северной на всем современном ареале черноморско-каспийской тюльки. Тюлька, которая обнаруживается в более северном Шекснинском водохранилище, до сих пор не натурализовалась в нем [Slynko et al., 2011].

#### Прохождение фаз натурализации и динамика численностей популяций снетка и тюльки в Рыбинском водохранилище.

Из всех водохранилищ каскада только в Рыбинском сложилась уникальная модельная ситуация:



**Рис. 2.** Многолетняя динамика уловов и удельные скорости роста численности корюшки (а) и тюльки (б) в Рыбинском водохранилище.

в период с 1948 по 1998 г. в пелагиали среди рыб доминировал снеток, а с 2000 г. и по настоящее время – тюльки.

С момента обнаружения в 1943 г. и по 1949 г. вселившийся снеток прошел I и II фазы инвазионного процесса. К 1949 г. было констатировано его распространение по всей акватории водохранилища [Васильев, 1951], и начался постепенный непрерывный рост численности (фаза III), который продолжался до 1963 г. (рис. 2а). В начале III фазы (до 1959 г.) численность снетка в пелагиали была не высокой (средний улов не превышал 100 экз.), и он не занимал доминирующего положения в сообществе. Устойчивые ежегодные приросты уловов начали отмечаться с 1959 г. вплоть до 1963 г., который можно считать годом окончания фазы III. Средняя удельная скорость роста численности популяции снетка в течение этой фазы составила  $r=0.53$ , а средний многолетний улов за этот период – 176 экз.

С 1963 г. популяция снетка вступает в IV фазу флуктуации численности. Следует сразу отметить, что на

протяжении этой фазы четко выделяются 2 последовательные субфазы – IVа и IVб, которые отличаются межгодовыми амплитудами колебаний уловов. В течение первых 7 лет (субфаза IVа) численность снетка колебалась с небольшой амплитудой, средняя удельная скорость роста численности, по сравнению с предыдущей фазой, снизилась до 0.32, а средняя многолетняя величина улова составляла 1345 экз. Далее, в период с 1970 по 1998 г. (субфаза IVб) амплитуда колебания численности снетка возрастает, снеток становится супердоминантом сообщества, его среднемноголетние уловы возрастают более чем в 2 раза и достигают 2812 экз. при снижении средней удельной скорости роста численности до  $r=0.20$ .

В целом за весь период существования популяции снетка в Рыбинском водохранилище средняя удельная скорость роста его численности была 0.30, а максимальная удельная скорость не превышала 1.01. Как мы уже отмечали выше, в конце 1990-х гг. и вплоть до нынешнего времени снеток

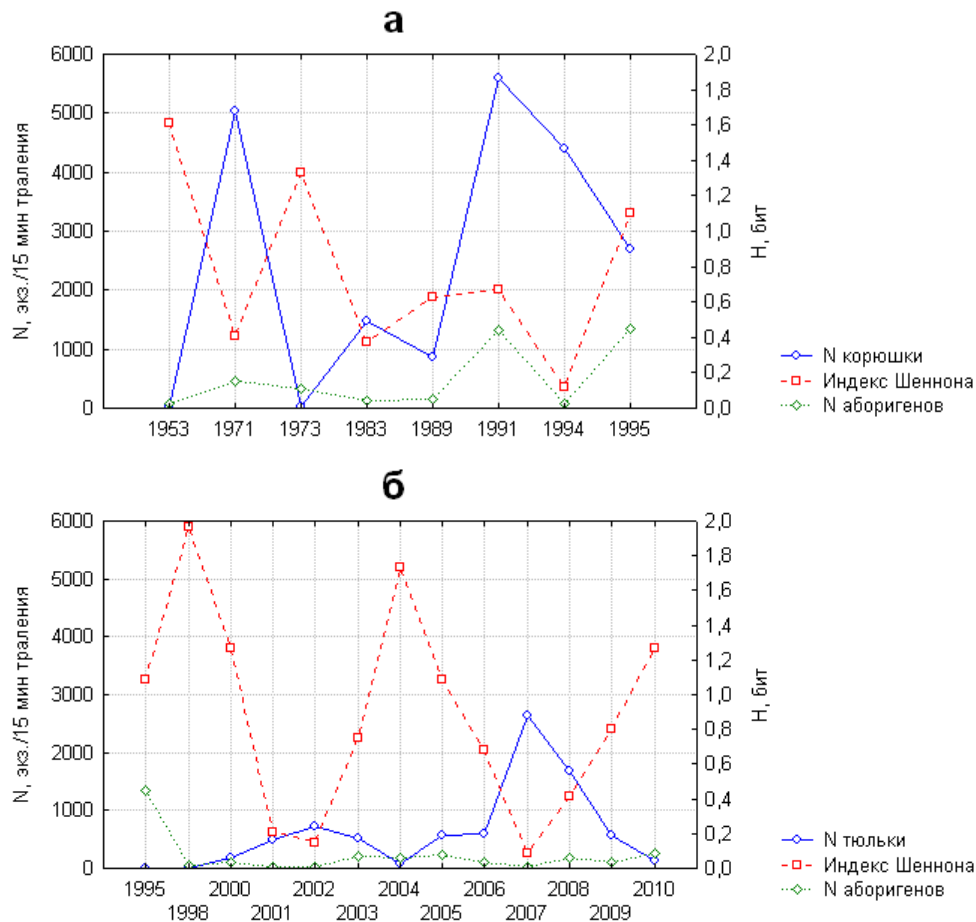
практически исчез из водоема и в уловах встречается единично.

Тюльке, также как и снетку, на прохождение первых двух фаз натурализации потребовалось 6 лет – с 1994 по 2000 г. (фазы I и II.) С 2000 г. в течение 3 лет наблюдался непрерывный рост численности – фаза III, тюлька становится доминирующим видом среди рыб пелагиали [Кияшко, Слынько, 2003]. Весь период фазы непрерывного роста численности у тюльки составил 3 года (2000–2002 гг.), т. е. прохождение тюлькой этой фазы в 5 раз быстрее, чем снетком (рис. 26). Удельная скорость роста численности при прохождении фазы III была значительно выше, чем у снетка –  $r=0.81$ . В то же время средняя многолетняя величина улова (286 экз.) сопоставима с уловами корюшки. С 2002 г. популяция тюльки переходит в IV фазу – флуктуаций численности,

которая продолжается и к моменту последних наблюдений в 2010 г. (рис. 26). Эта фаза характеризуется снижением средней удельной скорости роста численности до 0.5 и увеличением среднего многолетнего улова до 845 экз. В целом, за весь период существования популяции тюльки в Рыбинском водохранилище, как средняя удельная скорость роста численности (0.62), так ее максимальное значение (1.51) были существенно выше, чем у корюшки.

#### Анализ видового разнообразия пелагических уловов в периоды доминирования снетка и тюльки

В пелагиали Рыбинского водохранилища в период доминирования снетка виды аборигены были малочисленными, а значения индексов разнообразия всецело отражали доминирующее положение снетка (рис. 3а, таблица). При этом даже когда отмечались



**Рис. 3.** Динамика колебаний численностей вселенцев, аборигенных видов и индексов разнообразия в периоды доминирования корюшки (а) и тюльки (б) в Рыбинском водохранилище.

**Таблица.** Разнообразие и численности видов в пелагических уловах в периоды доминирования снетка и тюльки

Вид	M	lim	H	R <sub>M-H</sub>
<b>Период доминирования снетка (по данным 1953–1998 гг.)</b>				
Корюшка	2519.9	21–5600	0.91±0.21 (0.12–1.97)	–0.52
Окунь	180.6	1–750		0.61
Судак	157.6	5–654		0.07
Синец	69.6	5–215		0.14
Плотва	42.8	1–202		–0.02
Лещ	3.7	0–14		–0.04
Уклея	5.0	1–15		0.20
Чехонь	4.5	0.3–17		0.57
Ряпушка	21.8	2–54		–0.27
Ерш	3.7	0–19		0.50
Густера	0.2	0–1		0.24
Тюлька	1.1	0–9		0.24
<b>Период доминирования тюльки (по данным 2000–2010 гг.)</b>				
Тюлька	743.1	70–2647	0.77±0.16 (0.09–1.73)	<b>–0.81</b>
Окунь	58.4	0–187		0.33
Судак	25	0–105		<b>0.72</b>
Синец	3.6	0–13		<b>0.66</b>
Плотва	8.8	1–24		0.46
Лещ	10.1	0–51		0.34
Уклея	5.1	0–19		–0.14
Чехонь	11.5	0–56		<b>0.73</b>
Ряпушка	5.5	0–19		0.12
Ерш	0.5	0–2		0.59
Густера	1	0–4		0.00
Корюшка	1.5	0–15		0.39

*Условные обозначения:* M – средний улов на 15 мин траления; lim – пределы колебаний значений улова на 15 мин траления; H – индекс видового разнообразия Шеннона; R<sub>M-H</sub> – коэффициенты корреляции между количеством рыб в улове и индексом разнообразия по Спирмену, жирным курсивом выделены достоверные значения при p<0.05.

катастрофические падения численности снетка, существенного возрастания численности видов аборигенов не наблюдалось. Индекс видового разнообразия рыбной части сообщества снижался в годы с высокими численностями снетка и повышался в годы его падения.

В целом за период доминирования снетка средний индекс видового разнообразия сообщества рыб пелагиали был высок и составлял H=0.91 бит. Однако выделяются 2 года

– 1991 и 1995 гг., когда на фоне высоких численностей снетка отмечались эксцессы численности аборигенных видов рыб, преимущественно за счет молоди окуневых – судака и окуня. В эти годы отмечено рассогласование ранее четких противофазных колебаний численности снетка и индексов разнообразия, в результате коэффициент корреляции по Спирмену между этими величинами, хотя и был отрицательным, однако ниже уровня достоверности (R<sub>S</sub>=–0.52 при p<0.05).

В конце 1990-х гг., когда снеток перешел в статус редкого вида в водохранилище, а тюлька еще была малочисленна, рыбное население пелагиали характеризовалось крайне низкими плотностями всех видов рыб. Тем не менее, видовое богатство в этот период оказалось наибольшим, индекс разнообразия в 1998 г. был максимальным за весь период наблюдений и составил 1.98 бит.

После вселения тюльки и достижения ею статуса доминирующего вида средняя численность видов аборигенов в пелагиали оставалась невысокой. Видовое разнообразие сообщества было существенно ниже, чем в период доминирования корюшки,  $H=0.77$  (рис. 3б, таблица). Межгодовые вариации индекса разнообразия полностью определялись колебаниями численности тюльки, коэффициент корреляции по Спирмену был высокодостоверным,  $R_s=-0.81$  при  $p<0.05$ , что свидетельствовало об абсолютном ее доминировании в сообществе.

### Обсуждение

Насыщение пелагического комплекса рыб волжских водохранилищ происходило преимущественно за счет вселения короткоциклового пелагического планктофагов: северного вида – корюшки (ее озерной формы – снетка) и южного вида – черноморско-каспийской тюльки (ее пресноводной формы). При этом если корюшка по характеру размножения – лито-псаммофил, то тюлька – пелагофил. Для обоих этих видов экологическая ниша пелагиали водохранилищ оказалась в значительной степени свободной. Ключевым моментом для понимания успеха расселений этих видов именно в водохранилищах является их пресноводное происхождение. Формы корюшки и тюльки, расселявшиеся по каскаду, имеют длительный период преадаптации к обитанию в пресноводных экосистемах озеровидного типа. Известно, что пресноводная форма

корюшки и, в частности, белозерский снеток, характеризуется более низкими миграционными способностями по сравнению с другими формами корюшек [Берг, 1948]. Тюлька же, как и все сельдевые, наоборот, подвижный вид с высокой способностью к дальним миграциям [Световидов, 1952, 1953; Никольский, 1974а]. Однако расселение снетка по большинству водохранилищ волжского каскада (за исключением Угличского и Иваньковского) происходило сверху вниз преимущественно за счет пассивного ската [Володин, Иванова, 1987], что, по-видимому, и обусловило более высокие темпы его распространения в Волге по сравнению с тюлькой.

Наиболее существенную роль в скоростях расселения обоих видов по каскаду, по-видимому, сыграл температурный фактор. Основной временной отрезок создания каскада водохранилищ и расселения северного вида снетка пришелся на период относительного похолодания (с 1940-х до середины 1970-х гг.) в Северном полушарии, в том числе и на территории Европейской части России [Груза и др., 2000]. Южный вид тюлька, в этот холодный период, смогла расселиться только по южным водохранилищам нижнего участка Волги (Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское). Тюлька возобновила свое расселение вверх по Волге только с началом современного периода глобального потепления, характеризовавшегося устойчивым трендом повышения температур, который начался с первой половины 1980-х гг. [Груза и др., 2000; Hansen et al., 2010; Litvinov, Roshchupko, 2010]. В этот же период потепления практически полностью исчезают популяции снетка во всех водохранилищах каскада. В самом северном Рыбинском водохранилище численность его значительно сокращается и постепенно из разряда доминирующих видов рыбной части сообщества пелагиали он становится редким, оставаясь таковым и по настоящее время.



В Рыбинском водохранилище, где существовали и существуют самые многочисленные в Волге популяции снетка и тюльки, непосредственного их столкновения и развития возможных конкурентных отношений не произошло. Популяция снетка прекратила свое существование раньше, чем стала развиваться популяция тюльки.

Результаты многолетних наблюдений за развитием популяций снетка и тюльки в Рыбинском водохранилище свидетельствуют, что как снеток, так и тюлька последовательно прошли все фазы натурализации. Однако скорости и масштабы прохождения этих фаз имели ряд принципиальных отличий. Не смотря на то, что эти два вида освоили всю акваторию водохранилища практически за одинаковое время (6–7 лет), тем не менее, тюлька гораздо быстрее наращивала свою численность, о чем свидетельствуют значения как средних удельных скоростей роста численности, так и максимальных удельных скоростей. Общее время фазы III – экспоненциального роста численности и достижения статуса доминанты сообщества для снетка составило 15 лет, тогда как тюльке потребовалось всего 3 года. Вероятно, основной причиной столь значительных различий в прохождении этой фазы стали принципиальные отличия в репродуктивной биологии этих видов. Места нереста и нагула у снетка разобщены в пространстве и во времени. Основными местами нереста являются реки, впадающие в водохранилище, местами нагула – пелагиаль водохранилища, соответственно ему потребовалось довольно значительное время на освоение речных нерестилищ бассейна Рыбинского водохранилища. Для тюльки места нагула и нереста в целом совпадают и, следовательно, она более быстрыми темпами осваивала нерестовые районы.

Развитие итоговой фазы натурализации у снетка охарактеризовалось формированием отчетливого подразделения на две последовательные по

времени субфазы – субфаза флуктуаций численности с незначительными амплитудами (IVa) и наступившая затем субфаза колебаний с очень большими амплитудами (IVб). Субфаза IVa продлилась у снетка 7 лет, затем вплоть до своего исчезновения популяция пребывала в субфазе IVб. Формирование и развитие этой последней субфазы отчетливо совпадает по времени с периодом глобального потепления и нарастанием в пелагиали численности аборигенных видов.

IV фаза у тюльки полностью, как по амплитуде колебаний, так и по количественным характеристикам уловов, аналогична субфазе IVa снетка. К моменту последних наблюдений 2010 г. ее продолжительность также, как и у снетка, составляет 7 лет.

Как в фазу экспоненциального роста численности, так и в сопоставимую субфазу IVa, колебания удельных скоростей роста численности и ее максимальных значений у тюльки были в 0.5 раза выше, чем у снетка. Возможно, более низкие скорости роста численности снетка, по сравнению с тюлькой, вызваны нестабильными условиями размножения последнего. В маловодные годы количество нерестилищ снетка сокращается за счет пересыхания части рек, где расположены его нерестилища, что естественно сказывается на урожайности пополнения.

В период доминирования снетка на протяжении всей IV фазы плотность аборигенных видов в пелагиали была на порядок выше, чем в период доминирования тюльки. К 1998 г. наряду с крайне низкой численностью снетка в Рыбинском водохранилище отмечено и значительное снижение численности аборигенных видов рыб в пелагиали. Во многом это обусловлено формированием новых коммерческих отношений, развивающихся в рыболовстве с начала 1990-х гг., а также административными перестройками существовавшей системы рыбоохраны на внутренних водоемах. В результате,

в большинстве водоемов, в том числе и Рыбинском водохранилище, были ослаблены системы контроля и регулирования лова, существенно возросли объемы браконьерского лова, что, прежде всего, нанесло значительный ущерб ценным промысловым видам, в том числе таким субдоминантам пелагиали, как судак, окунь, синец, чехонь [Стрельников и др., 1997]. Достижение в этот момент индексом видового разнообразия своего максимального значения свидетельствует, что отсутствие доминанты, по-видимому, ослабляет межвидовую напряженность в сообществе и способствует увеличению видового богатства. Так, к 1998 г., на фоне значительного снижения численности всех рыб пелагиали, отсутствия выраженных количественных доминантов, увеличилось видовое разнообразие рыб в пелагиали: в уловах встречалось 12 видов рыб – синец, плотва, чехонь, лещ, густера, уклейка, ряпушка, снеток, тюлька, судак, окунь, ерш, а также иногда белоглазка и молодь щуки. То есть, к моменту появления тюльки в Рыбинском водохранилище, наряду с благоприятными климатическими факторами и отсутствием основного потенциального конкурента – снетка, пелагиаль в значительной степени оказалась слабонасыщенной, что по-видимому и способствовало столь быстрой и эффективной, по сравнению со снетком, ее натурализации в водоеме. По мере распространения тюльки по водоему и увеличения ее численности видовое разнообразие рыб пелагиали уменьшалось и практически на протяжении всего времени существования популяции тюльки в Рыбинском водохранилище численность аборигенных видов и разнообразие сообщества пелагиали оставались на более низком уровне, чем в период снетка. Только с 2005 г. наметилась тенденция по восстановлению численности молоди судака и окуня в пелагиали [Кияшко и др., в печ.].

Известно, что ряд морфофизиологических (связь плавательного пузыря с кишечником, повышенная кислородоемкость эритроцитов, высокая жирность тела и т. п.) и поведенческих (формирование плотных косяков с высокой степенью скоординированности передвижения) особенностей тюльки, позволяют ей более активно, эффективно и масштабно осваивать все пространство пелагиали, совершать значительные и быстрые горизонтальные и вертикальные перемещения [Никольский, 1974б]. Несомненно, что с такими качествами тюлька в использовании пространств и ресурсов пелагиали пресноводных водоемов умеренной зоны существенно превосходит, как аборигенных видов рыб, так и вселенца – снетка. Это дает основание полагать, что тюлька в сравнении со снетком может быть охарактеризована, как более биологически агрессивный вид. Вероятно также, что тюлька пребывает в более жестких конкурентных отношениях с аборигенными видами сообщества, прежде всего на трофическом уровне. В пользу этого предположения свидетельствуют данные по СП-коэффициентам [Кияшко, 2004; Кияшко и др., 2006]. У тюльки наибольшие значения СП наблюдаются с субдоминантами сообщества – молодью окуня, судака и некоторых карповых. У снетка в целом значения СП с видами-аборигенами были ниже, чем у тюльки, и их значения со всеми членами рыбной части сообщества были примерно равными.

Как у снетка, так и у тюльки в условиях Рыбинского водохранилища основным фактором регуляции численности являются средовые температуры. При этом для северного вида – снетка падения численности происходили преимущественно под воздействием аномально высоких температур [Пермитин, Половков, 1978], а для южного вида – тюльки в равной степени были неблагоприятны, как высокие, так и низкие температуры

[Кияшко и др., в печ.]. Наряду с температурным фактором, для тюльки, в отличие от снетка, оказался значимым и биологический фактор – давления хищников. Согласно ранее представленным данным [Степанов, Кияшко, 2008], тюлька гораздо интенсивней, чем снеток (особенно зимой), потребляется основными хищниками – судаком, окунем, шукой и налимом. Косвенным подтверждением того, что тюлька находится в более напряженных отношениях с сообществом пелагиали, чем снеток служат достоверные отрицательные корреляции численности тюльки с индексом разнообразия и отсутствие таковых у снетка, хотя при этом средние многолетние численности тюльки при доминировании в сообществе значительно ниже, чем численности снетка в период его абсолютного доминирования. Поэтому не исключено, что тюлька в условиях Рыбинского водохранилища, находясь под воздействием большего количества неблагоприятных средовых факторов, снижающих численность, не сможет достичь уровней численностей снетка периода доминирования последнего.

### Заключение

Оба сравниваемых вида – озерная форма корюшки – снеток, и черноморско-каспийская тюлька при расселении по водохранилищам Волги находились в сходных экологических ситуациях. Экологическая ниша пелагиали водохранилищ была относительно свободной и таким образом вполне доступной для видов – планктофагов. Хотя снеток северный вид, а тюлька – южный, тем не менее, в период их расселения климатические условия для каждого вида были благоприятными и адекватными: холодный климатический период – при расселении снетка и период глобального потепления – при расселении тюльки.

Скорости расширения ареала снетка в бассейне Волги оказались выше, чем тюльки, однако этот критерий оказался

явно недостаточным в попытке оценить эффективность инвазий этих видов и, в частности, их натурализации. Основной причиной более высоких темпов расселения снетка стало его преимущественное продвижения вниз по течению Волги в режиме пассивного ската.

Более отчетливо эффективность натурализаций сравниваемых видов выясняется на примере освоения крупнейшего озеровидного водохранилища Волги – Рыбинского. Тюлька гораздо быстрее, чем снеток, освоила все водохранилище и более высокими темпами наращивала численность. По этим параметрам тюлька, по сравнению со снетком, проявила себя, как более эффективный вселенец. На фоне благоприятных климатических условий в период расселения большой успех тюльки был обусловлен сочетанием также комплекса биологических факторов: практически полное отсутствие в пелагиали потенциальных пищевых конкурентов, совпадение во времени и пространстве периодов размножения и нагула, морфофизиологические и этологические преимущества в использовании кормовых ресурсов и освоении пространства. Вместе с тем, в отличие от снетка, тюлька в условиях Рыбинского водохранилища подвержена большому количеству лимитирующих факторов (воздействие высоких и низких температур, давление хищников, восстановление численности субдоминантов сообщества), которые, по-видимому, ограничат повышение численности ее популяции. При таких условиях увеличение численности тюльки в Рыбинском водохранилище в субфазе IVб становится маловероятным. По-видимому, в условиях Рыбинского водохранилища тюлька к настоящему времени достигла пределов экологической емкости.

В целом, черноморско-каспийская тюлька, по сравнению со снетком, может быть охарактеризована, как более эффективный вселенец. Хотя и медленней, однако успешней, чем

снеток, она освоила все водохранилища Волги. Скорости натурализации даже в самом северном водохранилище волжского каскада оказались существенно выше, чем у снетка. Анализ последовательности расселений и скоростей натурализации популяций снетка и тюльки отчетливо выявили то обстоятельство, что глобальные климатические изменения служат основным регулятором пульсации ареалов и динамики численности.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 10-04-00753-а, Подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие» Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и Программы ОБН РАН «Биологические ресурсы».

#### Литература

- Арнольд И.Н. Семейство: Osmeridae. Корюшка // Животный мир России. Т. VI, вып. 2 (В). Петроград: Изд-во Российской Акад. Наук. 1917. С. 118–122.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран // М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.
- Васильев Л.И. О снетке Рыбинского водохранилища // Зоологический журнал. 1951. Т. XXX, вып. 6. С. 590–593.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Володин В.М., Иванова М.Н. Сравнительный анализ эффективности инвазий европейской корюшки, *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) (Salmoniformes: Osmeridae) и черноморско-каспийской тюльки, *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Clupeiformis: Clupeidae) в бассейне Волги // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 4. С. 558–569.
- Груза Г.В., Ранькова Э.Я., Бардин М.Ю., Рочева Э.В., Платова Т.В., Самохина О.Ф., Соколов Ю.Ю. Обзор состояния и тенденций изменения климата России 2000 г. // Бюллетень изменения климата. 2000. // ([http://climate.mecom.ru/bulletins/2000/index\\_full.html](http://climate.mecom.ru/bulletins/2000/index_full.html))
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Гос. изд-во сельскохозяйственной лит., 1952. 483 с.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982. 143 с.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая пром-сть. 1975. 432 с.
- Кияшко В.И. Трофэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 6. С. 811–820.
- Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н. Слынько Ю.В. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 2011. (В печати).
- Кияшко В.И., Осипов В.В., Слынько Ю.В. Размерно-возрастные характеристики и структура популяции тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при ее натурализации в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, вып. 1. С. 68–76.
- Кияшко В.И., Слынько Ю.В. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы американско-российского симпозиума по инвазионным видам. Борок, Ярославская область, Россия, 27–31 августа 2001 г. Ярославль, 2003. С. 247–259.
- Кожевников Г.П. Промысловые рыбы волжско-камских водохранилищ // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изв. ГосНИОРХ, 1978. Т. 138. С. 30–45.

- Козловский С.В. О размножении тюльки в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1984. № 62. С. 37–41.
- Кудерский Л.А. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах (озера, водохранилища, реки) // Рыбохозяйственный фонд внутренних водоемов (озера, реки, водохранилища) и перспективы повышения их рыбопродуктивности. Л.: Изв. ГосНИОРХ, 1974. Т. 87. С. 94–120.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974а. 366 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищевая промышленность, 1974б. 446 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пермитин И.Е., Половков В.В. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 78–106.
- Половкова С.Н., Пермитин И.Е. Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб-планктофагов // Тр. ИБВВ АН СССР. Внутривидовая изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. Вып. 47(50). С. 3–36.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
- Рыбинское водохранилище. Л.: Наука, 1972. 359 с.
- Световидов А.Н. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae) // Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 331 с.
- Световидов А.Н. О некоторых факторах, обуславливающих численность сельдевых // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства. М., 1953. С. 99–109.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И., Яковлев В.Н. Рыбы-вселенцы в бассейне Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 84–87.
- Степанов М.В., Кияшко В.И. Роль тюльки (*Clupeonella cultriventris* Nordmann) в питании хищных рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 86–89.
- Стрельников А.С., Орлова С.С., Терещенко В.Г. Стратегия охраны запасов и прогнозирование уловов рыбы в Рыбинском водохранилище в условиях новых коммерческих отношений // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ИБВВ РАН, 1997. С. 178–205.
- Шаронов И.В. Расширение северных границ ареала тюльки // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень. Л.: Наука, 1969. № 4. С. 15–18.
- Шаронов И.В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги // Материалы I конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971. С. 226–232.
- Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностранная литература, 1960. 229 с.
- Яковлева А.Н. Саратовское водохранилище // Л.: Изв. ГосНИОРХ, 1975. Т. 102. С. 118–129.
- Baker H.G., Stebbins G.L. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York. 1965.
- Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants – a hypothesis. // J. Ecol. 1995. V. 83. P. 887–889.
- Hansen J.R., Sato R.M., Lo K. Global surface temperature change // Reviews of Geophysics. 2010. V. 48, RG 4004. P. 1–29.

- Heger T, Trepl L. Predicting biological invasions // *Biol. Invasions*. 2003. No. 5. P. 313–321.
- Inderjit, Cadotte M.W., Colautti R.I. The ecology of biological invasions: past, present and future // *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects* / Ed. Inderjit. Basel: Birkhauser Verlag, 2005. P.19–44.
- Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends Ecol. Evol.* 2002. No. 17. P. 164–170.
- Kozlovsky S.V. *Clupeonella cultriventris caspia* (Svetovidov, 1941) // *The Freshwater Fishes of Europe. Clupeidae. Anguillidae* / Edited by Henri Hoestlandt. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1991. P. 55–84.
- Law R., Morton R.D. Permanence and the assembly of ecological communities // *Ecology*. 1996. V. 77. P. 762–775.
- Litvinov A.S., Roshchupko V.F. Long-term Variations of Elements of Hydrometeorological Regime of the Rybinsk Reservoir. // *Russian Meteorology and Hydrology*. 2010. V. 35. № 7. P. 75–84.
- Marco D.E., P'aez S.A., Cannas S.A. Species invasiveness in biological invasions: a modelling approach // *Biological Invasions*. 2002. № 4. P. 193–205.
- May R.M., MacArthur R.H. Niche overlap as a function of environment variability // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1972. V. 69. № 5. P. 1109–1113.
- Naeem S.J., Knops J.M.H., Tilman D., Howe K.M., Kennedy T., Gale S. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors // *Oikos*. 2000. V. 91. № 1. P. 97–108.
- Shannon C.E., Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Urbana: Univer. Illinois Press, 1963. 117 p.
- Shea K., Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions // *Trends Ecol. Evol.* 2002. V. 17. P. 170–176.
- Slynko Yu.V., Karabanov D.P., Stolbunova V.V. Genetic Analysis of the Intraspecific Structure of Kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) // *Doklady Biological Sciences*. 2010. V. 433. P. 261–263.
- Slynko Yu.V., Dgebuadze Yu.Yu., Novitskiy R.A., Kchristov O.A. Invasions of Alien Fishes in the Basins of the Largest Rivers of the Ponto\_Caspian Basin: Composition, Vectors, Invasion Routes, and Rates // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2011. V. 2. № 1. P. 49–59.
- Wang Q., Jin Sh., Ruan X. Ecological explanations for successful invasion of exotic plants / *Front. Biol. China*. 2009. V. 4. № 3. P. 271–281.
- Williams J.R. The biological control of weeds // *Rep. 6th Commonwealth Entomology Congr. London, 1954*. P. 95–98

---

# ANALYSIS OF EFFECTIVENESS OF PELAGIC FISH SPECIES INVASIONS INTO THE VOLGA RIVER RESERVOIRS

© 2012 Slynko Yu.V., Kiyashko V.I.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok, Russia,  
[syv@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:syv@ibiw.yaroslavl.ru)

Since the time of formation of the cascade of the Volga River reservoirs two pelagic species of fishes – lake smelt and kilka – have been settled. The comparative analysis of the sequences and speeds of moving of these two species along the cascade was carried out. Their role in the structure of the fish pelagic community was estimated. It is established, that after a long period of the range expansion and escalation of the lake smelt number, almost full reduction of its areal and number in the Volga basin has occurred by present. On the contrary, kilka not only has mastered all the water basins of the cascade, but also preserves dominating position in the structure of pelagic fish communities in most cases. The connection of the changes of areas and numbers with global climatic changes for both species was revealed. On the basis of the analysis of long-term data on the structure of fish pelagic community in the Rybinsk Reservoir, the estimation of invasion effectiveness since the time of its formation for lake smelt and kilka was carried out. It was established, that kilka in naturalization parameters proved to be a more effective invader than a lake smelt. Possible biological and ecological preconditions for a greater invasion success for kilka compared to lake smelt are analyzed.

**Key words:** ecology, pelagic fishes, invasion species, biodiversity, number dynamics, naturalization, the Volga River, lake smelt, the Black Sea-Caspian kilka.