

Слынько Ю.В., Терещенко В.Г.

Рыбы
пресных вод
Понто-Каспийского бассейна
(Разнообразие, фауногенез, динамика
популяций, механизмы адаптаций)

Москва
ООО «ПОЛИГРАФ-ПЛЮС»
2014

УДК 597.2/.5

ББК 28

Слынько Ю.В., Терещенко В.Г. Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна (Разнообразие, фауногенез, динамика популяций, механизмы адаптаций). М.: Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС. 2014. 328 с.

На рубеже 20 и 21 веков на фоне очередного тренда глобальных климатических изменений и масштабного зарегулирования основных речных бассейнов Понто-Каспийского стока отмечены значительные изменения в фаунистическом составе, популяционных характеристиках и экосистемных связях в рыбном населении бассейна. В монографии представлены материалы по таксономическому разнообразию и динамике изменения рыбного населения в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского бассейна на протяжении неогена. Осуществлен детальный анализ характера, направлений и скоростей изменений рыбного населения, происходивших в период 1980-х – 2010-х годов на материале рр. Волга и Днепра. На примере ряда видов рыб, оказавших наиболее существенное влияние на фаунистический облик бассейна изучены процессы перестройки экологической, морфологической и генетической структуры их популяций. Проанализирована их роль в изменениях трофо-экологических связей в водоемах и ресурсного потенциала. Даны прогнозы дальнейших трансформаций пресноводных лимнических экосистем Понто-Каспийского бассейна. Для ихтиологов, экологов, генетиков, преподавателей биологии, биологических экспертов.

8 глав, 99 ил., 36 табл.

Slynyko Y.V., Tereshchenko V.G. Freshwater fishes of the Ponto-Caspian Basin (diversity, faunogenesis, population dynamics, adaptation mechanisms)

Significant changes in faunal diversity, population characteristics and ecosystem associations of the fish populations in major river basins of the Ponto-Caspian flow were marked at the turn of the 20th and 21st centuries in the background of yet another trend of global climate changes and widespread rivers damming. The monograph have contributions from taxonomic diversity and changes in the fish population dynamics in the major rivers of the Ponto-Caspian Basin during the Neogene. A detailed analysis of the nature, direction and velocity of the fish population changes that had occurred during the 1980s – 2010s were carried out on the material from the Volga and the Dnieper rivers. The populations ecological, morphological and genetic structure rebuilding processes were studied on the example of several fish species that had the most significant impact on the basin fauna shape. Their role in the changes of the trophy-ecological links and resource potential in water bodies was analyzed. Forecasts for further transformations of the Ponto-Caspian Basin freshwater limnetic ecosystems were made. For ichthyologists, ecologists, geneticists, teachers of biology, biological experts.

8 chapters, 99 ill., 36 tab.

Рецензенты: д.б.н., проф. Г.Е. Шульман
д.б.н., проф. А.В. Крылов
Научный редактор: д.б.н. Кудерский Л.И.

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий»

ISBN 978-5-906644-20-6

© Слынько Ю.В., Терещенко В.Г.

© ИБВВ РАН, 2014

© ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014

ВВЕДЕНИЕ

Обобщения В.И. Вернадского (1988), основанные на принципах Дж. Геттона и Ф. Реди, указывают на постоянство действия геологических факторов на протяжении всей истории жизни на Земле. Отмечая наличие основополагающих закономерностей, определяющих существование и развитие биосферы, и особо выделяя ее неоднородность и мозаичность, В.И. Вернадский обосновывал задачу поиска «опосредствующих звеньев» между биосферой, как целого, и ее мозаичностью, конкретными способами ее существования и проявления. Единым полем действия всего многообразия геологических факторов выступает климат. Биогеоценозы являются динамическими системами, способными как к длительному пребыванию в состоянии равновесия, так и к флуктуациям по качественному составу и количественным соотношениям входящих в биоценозы видов. По мнению Н.В. Тимофеева-Ресовского, «в эволюционном аспекте особый интерес представляет изучение динамики численности, морфофизиологии и генетики популяций, границы которых совпадают с границами определенного биогеоценоза» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Эти воззрения и составили идейную основу представляемого вниманию читателя труда.

Регион Понто-Каспия, в своей пресноводной части простирающийся от Русской Равнины до побережий наших внутренних морей и от верховьев Дуная до Урала, включает все великие реки Европейского субконтинента – Волга, Кама, Урал, Дон, Днепр, Днестр, Дунай. На протяжении всего неогена эти территории, а значит и пресноводные экосистемы, испытали множество значительных потрясений геологического масштаба, что сказывалось на живом населении этих водоемов, в том числе на рыбном населении. В книге предпринято обобщение исследований динамики рыбного населения крупнейших рек Русской равнины Понто-Каспийского стока, как на протяжении всего неогена, так и в современный период.

В плиоцене в результате активных тектонических перестроек и последовавшего затем глобального похолодания, продлившегося вплоть до конца плейстоцена, богатая миоценовая ихтиофауна пресноводных водоемов Евразии почти полностью была уничтожена. Немногие уцелевшие древние верхнетретичные и бореально-равнинные виды (караси, сазан, горчак, пескари, плотва, щука, ельцовые, щиповки, вьюн, сом, окуневые, осетровые) оттеснены к югу, где сохранялись в немногочисленных приморских рефугиях. Современная ихтиофауна рек Понто-Каспийского бассейна формировалась на протяжении неогена. В начале данного периода происходит геологическое обособление речных бассейнов понто-каспийского стока и образование близких к современному виду русел основных рек. В четвертичное время по завершению периода покровных оледенений, а также в результате общего подъема Русской платформы, эрозии аллювиальных наносов, трансгрессий Каспийского и Черного морей, завершается формирование современной гидрографической структуры Волги, Дона и Днепра. В качестве основных факторов, определивших современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение видов, можно выделить колебания уровня морей и глобальные климатические изменения. Наступившая в начале неогена фаза глобального потепления, вызвала таяние ледников, что обусловило образование крупных приледниковых озер. Это способствовало активному расселению по всему бассейну рыб северных фаунистических комплексов – бореально-предгорного (ручьевая минога, хариус, голец, подкаменщик, гольяны) и арктического пресноводного (сиговые, лососевые, снеток, налим). Затем, в результате гидрократических трансгрессий, на фоне продолжающегося потепления, акватории стали осваивать сохранившиеся верхне-третичные, бореально-равнинные реликты и нагорно-азиатские по происхождению виды понто-каспийского пресноводного комплекса рр. *Abramis*, *Chondrostoma* (густера, красноперка, чехонь, жерех, линь, уклейка, быстрянка, верховка) (Лебедев, 1960). На протяжении всего голоцена климатические колебания характеризовались значимостью влияния на биоту. Особенно значительную роль сыграли потепления периодов палеолита и античности, а также похолодания периодов неолита и средневековья. В XX-м веке отмечено два периода потепления – с 1918 по 1940 гг. и с 1983 г. по настоящее время, и период похолодания 1940 – 1970-х годов (Берг, 1935; Hansen et al., 2010). Эти климатические колебания непосредственным образом определяли изменения в фаунистическом составе ихтиофауны в реках Понто-Каспийского бассейна. При потеплении климата холодноводные виды вымирали в южных областях, их ареал сокращался. Ареалы же тепловодных форм расширялись и продвигались к северу. Во время похолоданий наблюдалась обратная картина. Предпоследние по вре-

мени ритмы потепления-похолодания (палеолит-неолит, античность-средневековье), как правило, не сопровождалась значительными гидрографическими изменениями (трансгрессии-регрессии), отмечены были изменения стоковых балансов и увлажненности их пойменных площадей (Цинзерлинг, 1952; Тишков, 2008). На рубеже второго и третьего тысячелетий экспансия новых видов рыб в бассейнах крупнейших рек восточной части Понто-Каспийского региона приобрела массовый взрывной характер. Стремительно меняется видовое разнообразие, таксономический состав и видовая структура рыбного населения Волги, Дона и Днепра. Можно с уверенностью утверждать, что на наших глазах разворачивается сценарий, аналогичный постплейстоценовому завоеванию в рассматриваемых реках после олединения видами, составившими основу современных ихтиофаун. В последние десятилетия мы наблюдаем одновременное действие глобального потепления и зарегулирования стоков, обусловившего превращение крупных рек в цепочку озеровидных водоемов, что послужило причиной устойчивости процесса расселения рыб в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского стока. Поэтому существенное место в книге уделено результатам многолетнего комплексного изучения современного процесса расселения рыб в бассейнах рек Русской Равнины Понто-Каспийского стока – Днепра, Дона, Волги. Исследованы основные направления, способы, источники, масштабы и динамика расселения рыб. На примере ряда наиболее широко и массово расселившихся рыб в бассейне Волги оценены экологические и эволюционные последствия. Установлено, что в настоящее время по водным бассейнам Волги, Дона, Днепра расселились более чем 60 видов рыб. Проведена классификация видов по происхождению, способам расселения, экологическому статусу и оценены относительное обилие различных групп. Проанализированы взаимосвязи таких глобальных процессов, как зарегулирование крупнейших рек Понто-Каспийского стока, направленных акклиматизационных программ и климатических изменений. Оценена степень успешности инвазий для разных видов, исходя из данных по скоростям расширения ареалов, размерам новоосвоенных ареалов и численностей популяций. Показано, что наибольшего успеха в расселении достигли саморасселяющиеся виды, среди которых лидируют виды, происходящие из постледниковых пресноводных рефугиев. Для этих видов, с применением генетических методов, установлены источники происхождения и степень генетической дивергенции новообразованных популяций. На примере наиболее успешных в разные периоды вселенцев (озерная корюшка и черноморско-каспийская тюлька) исследованы биологические, экологические, морфологические и генетические последствия, формирование пространственных структур популяций, временная динамика численностей. Хотя в целом пред-

ставляемая книга является плодом совместных творческих усилий соавторов, однако необходимо особо отметить оригинальность авторства Ю.В. Слынько по главам 1,2,3,6 и 8, а В.Г. Терещенко – по главам 4,5 и 7.

Эта книга в светлую память о нашем друге и единомышленнике Валентине Ивановне Кияшко. Мы также выражаем глубокую благодарность одному из вдохновителей работы д.б.н., проф. Владимиру Николаевичу Яковлеву.

Особая благодарность акад. Ю.Ю. Дгебуадзе за всестороннюю поддержку наших изысканий на протяжении последних 15 лет. Мы благодарим д.б.н., проф. Решетникова Ю.С., д.б.н., проф. Кудерского Л.А., д.б.н., проф. Шульмана Г.Е., д.б.н., проф. Крылова А.В., д.б.н., проф. Политова Д.В., д.б.н. Стерлигову О.П., д.б.н. Вербицкого В.Б., к.б.н. Стрельникова А.С., к.б.н. Болтачева А.Р., к.б.н. Слынько Е.Е., к.б.н. Терещенко Л.И., к.б.н. Тютин А.В., к.б.н. Касьянова А.Н. и Карпову Е.П., в беседах и спорах, с которыми рождался и вызревал замысел книги. Неоценимую помощь в сборе, обсуждении и частичной обработке материалов оказали наши коллеги с Украины – д.б.н. Бузевич И.Ю., д.б.н. Демченко В., к.б.н. Новицкий Р.А., к.б.н. Заморов В.В., к.б.н. Христенко Д.С., к.б.н. Ковтун О.А., к.б.н. Котовская А.А. и Христов О.А., из Азербайджана – к.б.н. Надиров С. Н., из Дагестана – д.б.н., проф. Устарбеков А. Низкий поклон сотрудникам лаборатории эволюционной экологии ИБВВ РАН к.б.н. Касьянову А.Н., к.б.н. В.В. Халько, к.б.н. В.В. Столбуновой, Н.А. Халько, Т.В. Горошковой, Е.Н. Пакуновой за их помощь в анализе части материалов, которые легли в основу книги, в том числе нашим многочисленным коллегам из других лабораторий и институтов. Особая благодарность научно-техническому персоналу лаборатории эволюционной экологии – Н.В. Раушкиной, Е.И. Лавровой, Н.В. Овчинниковой, О.В. Ивановой, Е.А. Антроповой, а также всем водителям экспедиционных машин и членам команд экспедиционных судов за многолетнюю помощь в сборе и первичной обработке материалов. Мы считаем своим прямым долгом подчеркнуть, что именно благодаря постоянной финансовой поддержке Программы ОБН РАН «Биоресурсы России» и Программы Президиума РАН «Живая природа» позволяли непрерывно продолжать работы данного направления.

Глава I

ИСТОРИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА НА ПРОТЯЖЕНИИ НЕОГЕНА

1.1. История формирования гидросети Понто-Каспийского стока

К середине миоцена завершилось формирование близкого к современному облику материков и расположения континентальных плит, в том числе запада Евразии. Обозначились контуры основного внутреннего моря юго-востока Европейского континента – Сарматского озера-моря, принимавшего в себя сток крупных палео-речных бассейнов, послуживших основой для формирования речных долин Понто-Каспийского стока рр. Дунай, Днепр, Дон, Волга, Урал. Днепр, Волга и Дон берут свое начало на Валдайской возвышенности, и их водосборы охватывают Русскую равнину, Средний Урал и прилегающие низменные территории. Река Дунай начинается в северных отрогах Альп (горы Шварцвальда), и его водосбор охватывает северные и восточные предгорья Альп, западные предгорья Карпат и расположенные на всем протяжении речной долины низменности. Река Урал берет начало на Южном Урале. Начиная с неогена, дальнейшую эволюцию основных речных долин и водосборных бассейнов определили такие глобальные воздействия, как миоценовые тектонические подвижки и горообразование, покровные оледенения и межледниковья, трансгрессии и регрессии внутренних морей, активно происходивших на рассматриваемых территориях с середины плиоцена вплоть до начала голоцена (Марков, 1955; Линдберг, 1972). Современный гидро-

графический облик этих рек окончательно сформировался немногим более 10 тыс. лет назад после завершения последнего крупного оледенения Русской равнины – Валдайского (Пидопличко, Макеев, 1952; Квасов, 1975; Обедиентова, 1977). В начале неогена происходит геологическое обособление речных бассейнов понто-каспийского стока и постепенное формирование близких к современным русел основных рек (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Основные речные бассейны Понто-Каспийского региона

В частности, вплоть до Валдайского оледенения, участок Волги, известный ныне под названием Верхняя Волга, был самостоятельной рекой с северо-восточным направлением стока в бассейн арктических морей. Современная гидрографическая структура Волги формируется по завершению Валдайского оледенения в позднечетвертичное время, когда Верхняя Волга присоединяется к бассейну основного русла Волги, впадающего в Каспийское море (Обедиентова, 1977). Современная топография Верхней Волги обусловлена регулированием русла обширными озерами, образованными в период таяния Валдайского ледника. Это определило характер современных изгибов русла и литологическое сходство аллювия московско-валдайской террасы с озерными осадками. Водохранилища Верхней Волги в основном располагаются на месте древних постледниковых озер. Участок Средней Волги до места изменения направления стока с широтного на меридионное следует в осевой зоне Московской синеклизы. Для пересечения Волго-Камской антеклизы Волга при выходе из Московской синеклизы использует разлом кристаллического фундамента Русской платформы на участке г. Юрьевец – г. Нижний Новгород, инверсионную структуру Горьковско-Марийской низины и Казанскую седловину, разделяющую Токмовский и Татарский своды. Далее она следует вдоль неотектонического Заволжского прогиба (Обедиентова, 1977; Тайсин, 1967). Уже к среднему триасу направление стока в районах нынешних Средней и Нижней Волги шло в бассейн Прикаспийской синеклизы. В неогене реки бассейнов Черного и Каспийского морей обособляются, и формируется русло Средней и Нижней Волги, близкое к современному. Завершается формирование современного русла в четвертичное время в результате общего подъема Русской платформы и эрозии аллювиальных наносов акчагыльской и хвалынской трансгрессий Каспия. Практически вся Нижняя Волга расположена в зоне обширного мезозойского прогиба юго-восточной части Русской тектонической платформы. Русло в районе верхней части Саратовского водохранилища огибает с востока Жигулевские горы, образуя крутую излучину, называемую Самарской Лукой. Левый берег возвышается террасовыми ступенями над руслом. Коренной берег удален на 40–50 км и образован аллювиальными и сырцовыми равнинами Низкого Заволжья. От Самарской Луки до Волго-Ахтубинской поймы вдоль всего левого берега простираются Заволжские степи Прикаспийской низменности. Правый берег Нижней Волги на всем протяжении Саратовского и Волгоградского водохранилищ формируется отрогами Приволжской возвышенности, являющейся водоразделом Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов. Для этого участка характерно постепенное погружение геологических напластований и смена древних пород более молодыми четвертичными. Здесь Нижняя Волга пересекает такие структурные элементы как

Ульяновско-Саратовский прогиб, Жигулевско-Пугачевский свод, Жигулевское и Саратовское поднятия. Общий наклон более молодых пластов нарушается выступами палеозойских, мезозойских и неогеновых пород в зонах дислокаций или сбросов (Обедиентова, 1977). Волго-Ахтубинская пойма и дельта Волги целиком расположены в Прикаспийской низменности и представляют собой самостоятельную физико-географическую провинцию (Физико-географическое районирование СССР, 1968, с. 113–114). На этом участке оба берега сложены молодыми верхнечетвертичными, преимущественно хвалынскими, морскими отложениями; выходы древних пород наблюдаются лишь в зонах поднятий соляных куполов (Обедиентова, 1977). Таким образом, Палеоволга в ее нынешнем направлении стока сформировалась уже к середине плиоцена и была образована полноводной Северо-Жигулевской рекой и собственно Палеоволгой (Обедиентова, 1975; 1983; Dolukhanov et al., 2009). Протекала она несколько восточней, чем теперь. Основное же влияние на формирование современной долины и русла Нижней Волги оказали длительные Акчагыльская, Хвалынская и Новокаспийская трансгрессии Каспия (Фортунагов, 1978; Dolukhanov et al., 2009). В середине плиоцена Акчагыльская трансгрессия, вызванная глубоким прогибом восточной части Русской равнины, обусловила существование Акчагыльского моря. Оно простиралось до Жигулевских гор и включало в себя Аральское и Каспийское моря. Следующая мощная Хвалынская трансгрессия (**рис. 1.2.**) вызвана таянием льдов Московского оледенения и последовавшим Микулинским межледниковьем в верхнем плейстоцене. В раннем периоде Хвалынской трансгрессии узкий северный залив Каспийского моря простирался по долине современной Нижней Волги, вплоть до Камского устья (Dolukhanov et al., 2009).

По завершению Валдайского оледенения (10 тыс. лет назад) проходила Новокаспийская трансгрессия, при которой нынешние дельта Волги и Волго-Ахтубинская пойма по-прежнему представляли собой узкий, вытянутый на север залив Каспийского моря.

С начала XX века наблюдалось постоянное снижение уровня Каспийского моря. В 1977 году он был самым низким за 400 летний период, понизившись с 1930 г. (-26 м абс.) на 3 м. Эта регрессия наиболее сильно сказалась на северной части мелководного участка моря и оказала влияние на гидрологический режим и лимнологические характеристики Нижней Волги (прежде всего дельты и Волго-Ахтубинской поймы). Однако, с 1978 г. начался период трансгрессии, продолжающийся и по настоящее время. К 1997 г. уровень Каспия составлял -27,05 м (Катунин и др., 1998). Предполагается, что этот процесс будет продолжаться, и к 2020 г. уровень моря поднимется до отметки -25 м (Малинин, 1994; Михайлов, 2000).

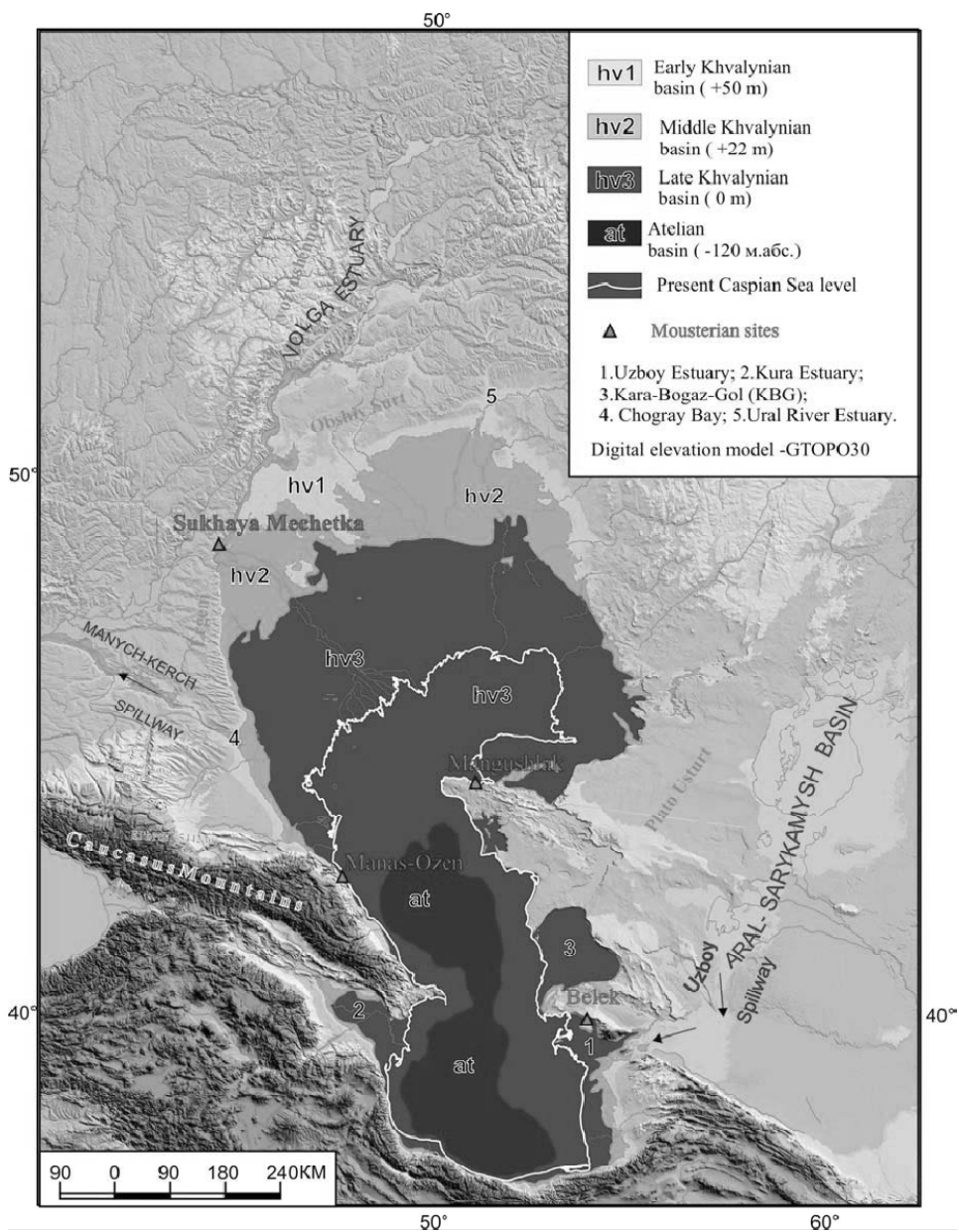


Рис. 1.2. Хвалынская трансгрессия Каспийского моря (из Dolukhanov et al., 2009)

Предположительно, долина Верхнего — Среднего Дона обозначилась вследствие эрозийного понижения, которое формировалось в Рязанско-Саратовском прогибе на протяжении верхнего протерозоя и палеозоя (Мещеряков, 1953). Согласно Н.И. Марковскому (1965), в ранневизейское время крупная

долина простиралась с северо-запада между Саратовом и Волгоградом, где открывалась на юго-восток к морскому водоему. В настоящее время серия глубоких эрозионных врезов неогенового возраста установлена в пределах Окско-Донской равнины, причем наблюдается закономерное смещение тальвегов более молодых погребенных долин к западу, как бы продолжающих тенденцию правостороннего смещения палеозойской реки (Спиридонов, 1978). Система Палео-Дона расположена в Окско-Донской неотектонической впадине, а современные рр. Дон и Воронеж протекают по границе впадины со Среднерусской антеклизой.

К настоящему времени Средний Дон сильно сместился на юго-восточное крыло древней Воронежской антеклизы, а ниже устья Тихой Сосны течет в направлении на восток-юго-восток по простиранию оси антеклизы, отвечающему, в общем, простиранию мел-палеогеновой моноклинали. Ниже устья Иловли Дон резко поворачивает на юго-юго-запад, принимая ориентировку Прикаспийской моноклинали (флексуры) и осложняющих ее локальных структур. Наконец, в нижнем течении Дон делает еще один поворот — на запад-юго-запад в сторону Азовского моря. Очертания Дона в крупном плане — это как бы огромная лука, огибающая с севера, востока и юга Воронежскую антеклизу, но относительно структуры сильно смещенную к югу. Долина Палео-Дона заложилась в позднеолигоценное — раннемиоценовое время. В миоцене Палео-Дон был крупнейшей рекой, с наиболее значительным водосбором на Русской равнине, впадал в обширный мелководный залив Сарматского моря. Предполагается, что Палео-Дон вбирал в себя воды Палео-Оки и, вероятно, Палео-Камы (Брылев, 1984). В раннем и частично в среднем плиоцене Дон формировал гигантскую дельту в районе Ергеней, отлагая на побережье Эвксино-Каспия мощную толщу водораздельных ергенинских песков. Со средним плиоценом связан важный этап в жизни Дона и Эвксино-Каспийского бассейна. В результате усиления поднятий в альпийской геосинклинали этот бассейн распался на несколько самостоятельных водоемов, в том числе Эвксинский и Каспийский. Это привело к обособлению речных систем Дона и Волги, которые дальше развивались неодинаково (Спиридонов, 1978). Судя по находкам аллювия, плиоценовый Дон начинался где-то в бассейне современной средней Оки, пересекал Окско-Донской водораздел и далее тек вдоль Западной окраины Окско-Донской низменности, огибал Калачскую возвышенность и направлялся вдоль нижнего Дона в позднеплиоценовый морской бассейн. В конце плиоцена, произошло заложение долины Оки и образование Окско-Донского водораздела. Следует заметить, что Каспий в среднем плиоцене сильно регрессировал, а затем в акчагыле вновь трансгрессировал. Эвксинский бассейн в среднем плио-

цене регрессировал менее резко, чем Каспий. Поэтому в долинах рек, впадающих в этот бассейн, существенные среднеплиоценовые переуглубления отсутствуют. Позднеплиоценовые трансгрессии также были незначительны. Для позднеплиоценового Дона характерен неглубокий врез, значительно уступающий среднемиоценовому, отсутствие морских фаций и неширокое распространение осадков акчагыльского возраста (Спиридонов, 1978). Наиболее существенное влияние на формирование русла Дона оказали плейстоценовые оледенения, приведшие к повороту направления стока, что особенно сильно сказалось на нижней и отчасти средней части Палео-Дона. Бассейны Палео-Дона и Палео-Волги оказались разделенными, и Палео-Волга отобрала на себя большую часть водосбора Палео-Дона (в частности, Палео-Оку и Палео-Каму). К четвертичному периоду определился основной сток Дона в Черноморско-Азовский бассейн, хотя устье продолжало мигрировать, преимущественно из-за периодических трансгрессий Каспийского моря и существования Манычского пролива (Застрожных, 2009). Следует заметить, что Каспий в среднем плиоцене сильно регрессировал, а затем в акчагыле вновь трансгрессировал. Эвксинский бассейн в среднем плиоцене регрессировал менее резко, чем Каспий. Поэтому в долинах рек, впадающих в этот бассейн, значительные среднеплиоценовые переуглубления отсутствуют. Позднеплиоценовые трансгрессии также были незначительны. Для позднеплиоценового Дона характерен неглубокий врез, значительно уступающий среднемиоценовому, отсутствие морских фаций и неширокое распространение осадков акчагыльского возраста (Спиридонов, 1978).

Долина Днепра в целом обозначилась после ухода палеогеновых морей. Верховья реки проникают в тектонически погруженную юго-западную окраину Московской синеклизы. Отсюда река течет на юг, используя Гомельскую (Жлобинскую) седловину, разделяющую Воронежскую и Белорусско-Литовскую антеклизы, затем поворачивает на юго-запад согласно простиранию Днепровско-Донецкого прогиба. Река приближается здесь к Украинскому кристаллическому щиту. Однако древние размыты прослеживаются далеко на левобережье вдоль осевой зоны прогиба. Ниже Днепропетровска Днепр пересекает зону Украинского и Приазовского кристаллических щитов, используя разделяющую их Запорожскую седловину. В низовьях, резко повернув на юго-запад, река течет по Причерноморской впадине. В крупных чертах течение Днепра (как и Дона) образует большую луку, огибающую с севера, востока и юга Украинскую антеклизу. Структурно обусловлены и течения основных притоков Днепра. В частности, р. Припять заложилась в Брестском и Припятском прогибах и разделяющей их Полесской седловине, а р. Десна — по наклону осевой зоны наложенного Днепровско-Деснинского прогиба мел-палеогеновой моно-

клинали. Основной размыв Днепра был приурочен к Днепровско-Донецкому прогибу и, как уже отмечалось, он первоначально возник с отступанием «харьковского» и «полтавского» морей (Спиридонов, 1978). Формирование долины Днепра в миоцене сопровождалось чередованием фаз эрозионной и аккумулятивной деятельности реки при частичном захоронении долины под морскими осадками раннетортонской и сарматской трансгрессий. В раннем и среднем миоцене верховья Днепра лежали в Припятском прогибе, и лишь в позднем миоцене прослеживается долинный врез вдоль основного ствола реки до Орши. С регрессией плиоценовых морей река освоила и нижний отрезок долины, где образовала обширную дельту. В позднем плиоцене Днепр принимал некоторые крупные притоки: Сейм, Ворсклу и др. И уже в раннем плейстоцене Днепр (в эпоху регрессии Чаудинского бассейна) существовал уже на всем протяжении, включая отрезок долины под Смоленском, так называемые «Смоленские ворота» (Горецкий, 1970). В это же время существовали притоки Днепра: Припять, Березина, Сож, Десна, Сейм и др. При чередовании этапов размыва, речной и морской аккумуляции в бассейне Днепра на протяжении неогена и раннего плейстоцена отмечается общая тенденция к увеличению глубины эрозионного расчленения рельефа. Только в раннем плейстоцене, в венедское время, эрозионный врез был на 20–55 м ниже современного уровня Днепра. До этого времени, даже в этапы усиленного размыва, предшествовавшие раннетортонской и сарматской трансгрессиям, он располагался значительно выше.

Различия в эрозионной и аккумулятивной деятельности рек Черноморского и Каспийского бассейнов обусловлены, прежде всего, изолированностью Каспийского водоема. Его уровень в плиоцене и плейстоцене более резко реагировал на тектонические движения и изменения климата, чем уровень Черного моря (Личков, 1932). Это во многом определило своеобразие условий развития Палео-Волги: падение уровня балаханского бассейна, акчагыльскую и апшеронскую трансгрессии, последующую регрессию в раннебакинское время (рис. 1.2). Соответственно, и глубоко расчлененный рельеф в среднем плиоцене и начале позднего плиоцена был свойствен не всей Русской равнине, как нередко изображают, а только бассейну Волги, особенно в ее среднем течении. В это время Палео-Днепр был врезан даже менее глубоко, чем теперь. Последующее, все более глубокое врезание Днепра до раннего плейстоцена включительно, было вызвано общим прерывистым поднятием юго-западной части Русской плиты.

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 территориально-

го ..., 1985; Karpova et al., 1996). В результате развернутого в СССР с 1930-х годов крупномасштабного гидростроительства Днепр и Волга 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. В ходе строительства плотин был реализован план по созданию Единой водно-транспортной глубоководной системы Европейской части СССР (рис. 1.3). Прежде всего, р. Волга была превращена в крупнейшую транзитную водную магистраль, связавшую бассейны Черного, Каспийского, Белого и Балтийского морей. В единую транспортную артерию объединились реки Волга, Дон, Кама, Ока, Москва, Шексна, Нева, Сухона, Северная Двина и озера Селигер, Белое, Кубенское, Ладожское, Онежское. 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 понто-каспийских трансгрессий на нижних участках рассматриваемых рек отчетливо обозначились крупные речные пороги – Жигулевские на Волге, Запорожские на Днепре и пороги Цимлянской излучины на Дону (Физико-географическое ..., 1968; Фортунатов, 1978 а,б). 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 (Мордохай-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, Днепре 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.



Рис. 1.3. Водные магистрали на Европейской части РФ и сопредельных стран (по: Козлов, Беляков, 2008). Межбассейновые соединения в составе магистралей (* – построены и эксплуатируются): магистрали 1 класса: I – Западная Двина–Ловатья; II – Днепр– Западная Двина; III – Днепр–Северский Донец; IV – Беломоро-Балтийский канал*; V – Волго-Балт*; VI – Северо-Двинская система*; VII – Ока–Днепр (Угра–Осьма); VIII – Ока–Днепр (Жизд-ра–Десна); IX – Волго-Дон*; X – Кама–Выгедга; XI – Выгедга–Печора; XII – Кама–Печора; XIII – Илыч – Сев. Сосьва; XIV – Кама–Иртыш (Чу-совая–Исеть); XV – Маныч–Кума (ММК «Евразия»); магистрали 2 класса: 1 – Волга–Западная Двина; 2 – Волга–Пола; 3 – бывшая Вышневолоцкая система; 4 – Вазу-за–Днепр; 5 – Канал им. Москвы*; 6 – Ока–Дон (Хупта–Ряса); 7 – бывшая Тихвинская система; 8 – Северная Двина–Онега; 9 – Онега – оз. Кубенское; 10 – Сухона–Вага; 11 – Выгедга–Вашка (Мезень); 12 – Лежа–Кострома; 13 – Старая Тотьма–Унжа; 14 – Юг–Ветлуга; 15 – Юг–Молома (Вят-ка); 16 – Волга–Урал.

Интенсивное развитие промышленности (особенно усилившееся во второй половине XX в.), химизация сельского хозяйства и значительное увеличение площади орошаемых земель явились одними из причин постоянного роста трофности водохранилищ. Начиная с 1950-х гг. интенсивно происходил и процесс преднамеренной интродукции новых для фауны Волги, Дона и Днепра видов рыб и кормовых (для рыб) беспозвоночных (Карпевич, 1975; Карпова et al., 1996; Кудерский, 2001). Рыбоводно-прудовые хозяйства в бассейнах средних и нижних течений рек (Волга, Дон, Днепр), водоемы-охладители, зоны сброса вод тепловых станций и промышленных предприятий оказались не только удобными местами для целого ряда преднамеренных интродукций теплолюбивых хозяйственно-ценных видов рыб и беспозвоночных. Они стали также местообитанием для вселенцев, проникших в водоемы случайно при преднамеренной интродукции и в результате необдуманных действий аквариумистов.

1.2. Климатические и гидрологические колебания в регионе

В качестве основных факторов, определивших современное таксономическое разнообразие и пространственное распределение видов, можно выделить колебания уровня морей и глобальные климатические изменения. С середины миоцена большая часть планеты, в особенности Северное полушарие, в том числе рассматриваемые территории, подверглись значительным климатическим возмущениям. По интегрированным данным климатологов (рис. 1.4) (Zachos et al., 2001; Eyles, Januszczak, 2004; Brohan et al., 2006) с конца миоцена и далее на протяжении всего плиоцена наступил период значительного похолодания, а в период с рубежа плиоцена и плейстоцена вплоть до голоцена приземная температура была ниже климатического оптимума. Наступившая в начале голоцена фаза глобального потепления вызвала таяние ледников, что в свою очередь обусловило образование крупных приледниковых озер. На протяжении всего голоцена климатические колебания, хотя и не достигали катастрофических масштабов предшествующих эпох, тем не менее, ощутимо влияли на биоту. Существование климатических колебаний, привязанных к циклу примерно в 1500 лет, обосновано для последнего ледникового периода данными ледниковых кернов.

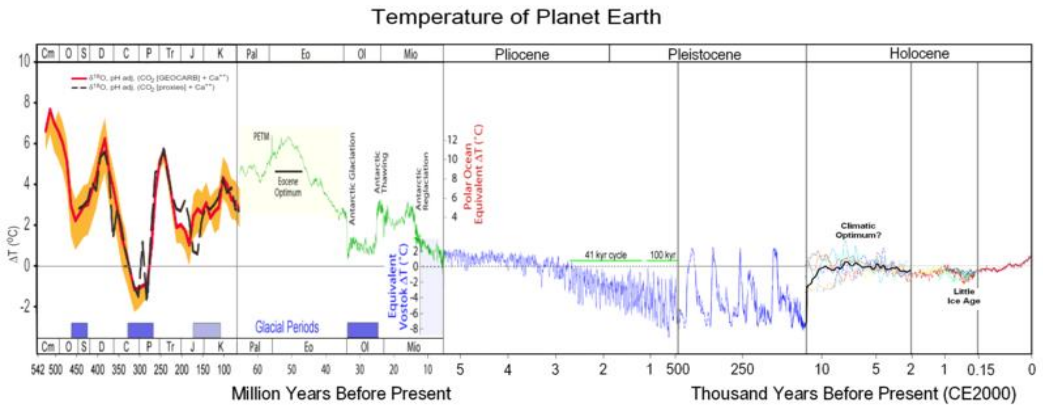


Рис. 1.4. Долговременные температурные колебания
(из http://www.wrsc.org/sites/default/files/images/2012/a-2.earth_temperature_record.png).

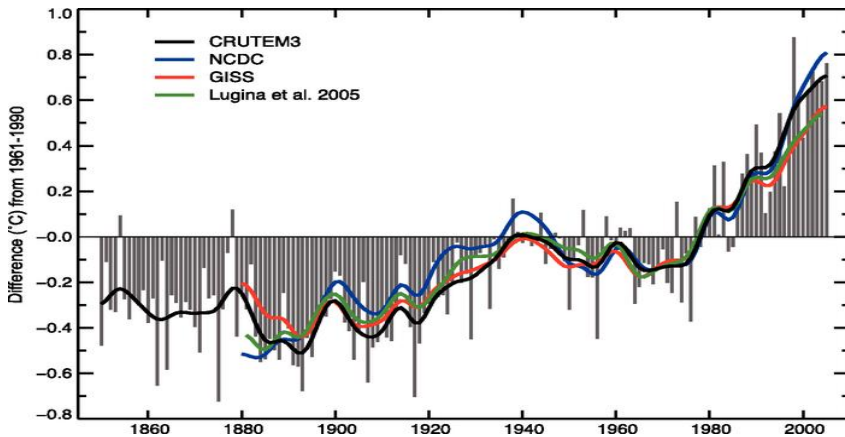


Рис. 1.5. Ежегодные аномалии глобальной температуры приземного воздуха (°C) с 1850 по 2005 года. Гладкие кривые показывают десятилетние вариации. Черная кривая по CRUTEM3 (Brohan et al., 2006) сравнивается с данными по NCDC (Smith and Reynolds, 2005 - синий цвет), по GISS (Hansen et al., 2001 - красный цвет) и по Lugina et al. (2005) – зеленый цвет.
(Из <http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/temp/html>)

Гораздо хуже изучена длительность этих циклов во времена голоцена. Согласно Бонду и др. (Bond et al., 1997) в североатлантическом регионе в голоцене существовал цикл примерно в 1470 ± 500 лет. С его точки зрения, многие, если не большинство осцилляций Дансгора-Эшгера последнего ледникового периода, происходили с частотой в 1500 лет, и в эту же закономерность укладываются ряд более поздних климатических событий — такие, как малый ледниковый период,

похолодание 6200 лет до н. э. и начало позднего дриаса. Согласно данной теории события в Северной Атлантике, связанные с ледовым рафтингом, коррелировали с многими слабыми событиями муссонной активности в Азии за последние 9000 лет и опустынивания (крупных засух) на Ближнем Востоке. Существует достаточное количество фактов в пользу того, что климатические колебания с частотой ≈ 1500 лет вызывали изменения в растительности во всей Северной Америке. По непонятным пока причинам, единственное из событий Бонда в голоцене, которое оставило явный температурный маркер в ледовом щите Гренландии — это глобальное похолодание 6200 лет до н. э.. Большинство событий, анализируемых Бондом, не имели столь отчетливого климатического сигнала; некоторые соответствовали периодам охлаждения, другие — периодам опустынивания и засух в ряде регионов. Особенно значительную роль сыграли потепления периодов палеолита, античности, а также похолодания периодов неолита и средневековья. Основанные на этих климатических колебаниях, вычлняются несколько интервалов, согласованных с историческими периодами. Римский климатический оптимум — краткий отрезок суббореального периода, охватывающий время с начала правления Октавиана до примерно 400 г. н. э. Мягкий климат способствовал процветанию крупных империй. Именно на этот период приходится максимальное расширение Римской империи. Климат Европы потеплел по сравнению с предшествовавшим периодом на $1-2^{\circ}\text{C}$ и был, вероятно, жарким, но не сухим. Температура примерно соответствовала современной, а к северу от Альп была даже выше современной. В Северной Африке и на Ближнем Востоке царил более влажный климат. Отступление альпийского глетчера улучшило проходимость альпийских перевалов и позволило римлянам завоевать Галлию, Нижнюю и Верхнюю Германию, Рецию и Норик, которые были включены в состав империи. Начиная с 280 г. н. э. в Германии и Британии начинается культивирование винограда и производство вина. В Северной Европе растёт численность населения в связи с чем готы, гепиды и вандалы во 2–3 веках начинают двигаться на юг в поисках новых земель для проживания. За римским оптимумом последовал климатический пессимум раннего Средневековья. Новое потепление в Северном полушарии наступило несколько веков спустя, во время средневекового климатического оптимума. В наиболее документально подтвержденном периоде XIX–XX веков отмечаются два периода потепления — с 1918 по 1940 гг. и с 1983 г. по настоящее время, с похолоданием в период 1940–1970-х гг. (**рис. 1.5**) (Берг, 1935; Hansen et al., 2010; Solomon et al., 2007). Предпоследние по времени циклы потепления-похолодания (палеолит-неолит, античность-средневековье), как правило, не сопровождались значительными гидрографическими изменениями (трансгрессии-регрессии), отмечены только изменения стоковых балансов, увлажненности и пойменных площадей

(Цинзерлинг, 1952; Тишков, 2008). Согласно представлениям климатологов большая часть водосбора рек Русской равнины расположена на территории, входящей в состав трансконтинентального бореального экотона, пересекающего Русскую равнину, Урал, а затем Западную и Восточную Сибирь (Коломыц, 2008).

Ввиду целого ряда пограничных своих климатических характеристик данный экотон характеризуется перекрыванием климаареалов и относится к категории кризисных экологических зон по классификации Н.Ф. Глазовского и др. (1992). В этих условиях основными факторами, определяющими речной сток рек Русской равнины, являются изменения с севера на юг тепловых показателей и атмосферных осадков, а также соотношения между ними, что проявляется в повышении испаряемости и снижении речного стока к югу (Бабкин, Плотников, 2003). В гидрографическом отношении, в водных и тепловых балансах рек региона, существенную роль играют половодья и температуры приземных слоев атмосферы в период межени. А межгодовые колебания водного и теплового баланса на 80% определяются направленностью и характером циклонов, и прежде всего, Атлантических. По мнению В.И. Бабкина и А.Н. Плотникова (2003) роль осадков остальных зон зарождения циклонов в изменении стока Волги невелика, тогда как в бассейнах Днепра и Дона весьма велика роль, наряду с Атлантическими по происхождению, циклонов также Западно- и Восточно-Европейских, Средиземноморских и Черноморских (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Годовые стоки Волги, Дона и Днепра, сформированные циклоническими осадками в периоды 1966-1975 гг. и 1976-1985 гг. (из: Бабкин, Плотников, 2003).

Зона зарождения циклонов	1966-1975 гг.		1976-1985 гг.	
	мм	%	мм	%
<i>Верхняя Волга</i>				
Атлантическая	58	7	84	35
Средиземноморская	13	4	12	5
Черноморская	8	37	12	5
Западноевропейская	71	19	74	31
Восточноевропейская	36	2	48	20
Северная	4	-	10	4
<i>Средняя и Нижняя Волга</i>				
Атлантическая	17	20	42	31
Средиземноморская	3	4	12	9
Черноморская	6	7	14	10
Западноевропейская	25	29	30	22

Зона зарождения циклонов	1966-1975 гг.		1976-1985 гг.	
	мм	%		мм
Восточноевропейская	29	34	34	25
Северная	4	5	4	3
<i>Дон</i>				
Атлантическая	7	14	15	21
Средиземноморская	12	24	13	18
Черноморская	8	16	9	13
Западноевропейская	13	26	17	24
Восточноевропейская	9	19	16	23
Северная	1	2	1	1
<i>Днепр</i>				
Атлантическая	36	37	48	35
Средиземноморская	25	36	35	25
Черноморская	13	13	23	17
Западноевропейская	15	16	16	12
Восточноевропейская	8	8	14	10
Северная	0	0	1	1

С середины XIX века на планете в целом стали наблюдаться климатические изменения: нарушение регулярности смены относительно теплых и холодных периодов, которые, со второй половины 1980-х гг. преобразовались в устойчивый и ускоренный тренд повышения средней температуры приземного слоя, продолжающийся по настоящее время (Solomon et al., 2007). Общая тенденция изменения средней годовой и сезонной температур воздуха для всей территории России характеризуется положительным трендом как за период наблюдений 1880 – 2000 годов, так и в последние 30 лет, для которых по данным климатического моделирования наиболее выражен антропогенный рост температуры (**рис. 1.6**). Первое потепление в 20 столетии наблюдалось между 1910 и 1940 гг., после чего произошло небольшое похолодание. С 1970-х годов происходит особенно резкое потепление, составляющее (линейный тренд) $+1.75^{\circ}/100$ лет для Земного шара, и $+2.17^{\circ}/100$ лет для Северного полушария.

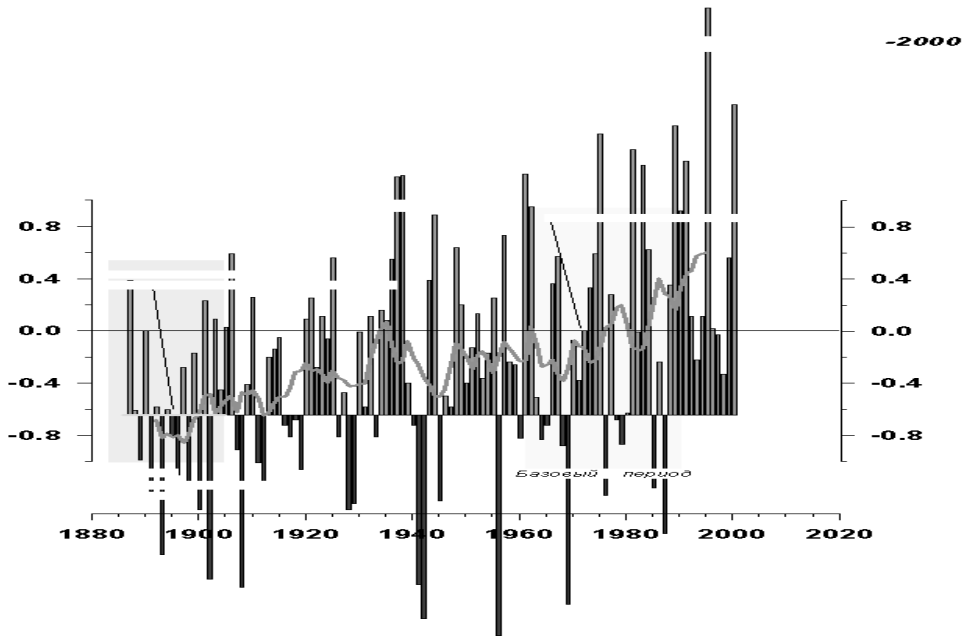


Рис. 1.6. Температурные колебания на территории Европейской части РФ в период 1880-2005 гг. (Груза и др., 2000) данные ИГКЭ Росгидромета и РАН).

Особенностью для рассматриваемого бассейна в нынешний период глобального потепления стало то, что оно развивается на фоне предпринятого в 1940-70-х годах масштабного зарегулирования основных понто-каспийских рек, превративших их в цепочки озеровидных водоемов, связанных межбассейновыми каналами. Фактически, в Понто-Каспийском континентальном бассейне была воспроизведена постледниковая ситуация конца плейстоцена (Слынько, 2001). Однако современный период охарактеризовался еще одним фактором, обусловившим принципиальное отличие от всех предшествующих циклов. Интенсификация в XX веке межконтинентальных транспортных потоков и крупномасштабные программы по акклиматизации чужеродных видов рыб привели к значительным изменениям фаунистического состава всего региона Понто-Каспия за счет видов из других регионов планеты, откуда естественным образом они не могли попасть.

1.3. Исторические колебания биоразнообразия рыбного населения в водоемах Понто-Каспийского стока

Изложенные в предыдущем разделе климатические колебания непосредственным образом определяли динамику фаунистического состава ихтиофауны в реках Понто-Каспийского бассейна. При потеплении климата холодолюбивые виды вымирали в южных областях, и их ареал сокращался, ареалы же теплолюбивых форм расширялись и продвигались к северу. Во время похолоданий наблюдалась обратная картина (рис. 1.7). В постплейстоценовый период началось формирование современного состава ихтиофауны рассматриваемых рек. Поскольку покровное оледенение непосредственно затрагивало только верхние участки бассейнов, считается, что основным фактором, определившим нынешний состав ихтиофауны стали геогидрокатические 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). Всего в голоцене насчитывается 3 цикла расселения или пульсаций ареалов: начало голоцена, связанное с таянием ледников и зарегулированием речных стоков – активное расселение всех трех компонентов (северного, южного и древнего); похолодание палеолита – преобладание северного потока; потепление неолита – античность – преобладание южного потока; похолодание поздней античности – средневековья (малый ледниковый период) – уплотнение ареалов северных по происхождению видов и сокращение южных; современное потепление, наиболее ярко проявившееся во второй половине 20 века-начале 21 века, – уплотнение ареалов и расселение южных по происхождению видов. В таксономическом отношении доминирующей группой в голоцене становятся карповые (Яковлев, 1961, 1964). Согласно палеонтологическим исследованиям рыб из отложений четвертичного периода (Никольский, 1945; Лебедев, 1960) после 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 века. Образование крупных приледниковых озер способствовало активному расселению по всему бассейну Волги рыб северных фаунистических комплексов - бореально-предгорного (ручьевая минога, хариус, голец, подкаменщик, гольяны) и арктического пресноводного (сиговые, лососевые, снеток, налим). В результате трансгрессии Каспийского моря на фоне продолжающегося потепления акватория Волги стала осваиваться сохранившимися верхне-третичными и бореально-равнинными реликтами, а также нагорно-азиатскими по происхождению видами понто-каспийского пресноводного комплекса – рр. *Abramis*, *Chondrostoma*, густера, красноперка, чехонь, жерех, линь, уклейка, быстрянка, верховка (Лебедев, 1960). 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. Как мы уже упоминали, 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; Карпова et al., 1996). За последние 50 лет реки Днепр и Волга в результате крупномасштабного гидростроительства зарегулированы почти на всем протяжении своих основных стоков. Они превращены превращены в цепочку водохранилищ (по преимуществу озерно-руслового типа).

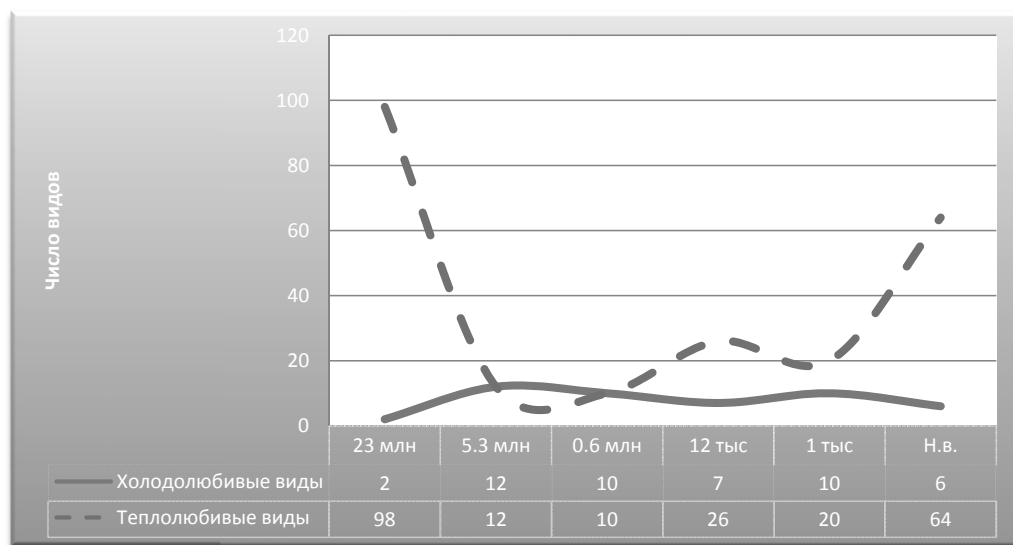


Рис. 1.7. Динамика таксономического разнообразия рыб в пресноводных экосистемах Понто-Каспийского бассейна.

В условиях глобального потепления лимнизация пресноводных речных систем и повышение уровней теплоемкости и минерализации обусловили сокращение численности популяций и ареалов холодолюбивых видов. При этом создались благоприятные условия не только для роста численности и расширения ареалов аборигенных тепловодных видов в бассейне, но и для успешной натурализации и экспансии дельтово-эстуарных солоноватоводных видов и искусственно интродуцированных.

Глава II

РАССЕЛЕНИЕ РЫБ В БАССЕЙНАХ РЕК РУССКОЙ РАВНИНЫ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО СТОКА

2.1. Векторы и направления (коридоры инвазий) вселений новых видов рыб

Особенность естественного распределения пресноводных гидробионтов заключается в строгой приуроченности к бассейнам рек и, как следствие, именно русла речных бассейнов выступают в качестве основных магистралей, по которым происходит расселение. Этот путь является основным и для расселения рыб при случайной антропогенной интродукции при пассивном перемещении животных на днищах судов и с балластными водами. Зарегулирование рек, в особенности создание водохранилищ и соединение ранее независимых речных бассейнов каналами, существенно облегчили процесс расселения для многих видов пресноводных организмов. Гидрографические трансформации на Европейской части СССР (см. Гл. 1) к настоящему времени обусловили превращение Волги, Дона и Днепра в крупнейшую транзитную сеть, напрямую связавшую бассейны Черного, Каспийского, Белого и Балтийского морей (рис. 2.1.). В единую водно-транспортную артерию оказались объединены рр. Волга, Дон, Днепр, Припять, Десна, Висла, Южный Буг, Кама, Ока, Москва, Шексна, Нева, Северная Двина и такие крупные озера, как Селигер, Белое, Кубенское, Ладожское, Онежское. Особо следует отметить роль водохранилищ в облегчении и стимуляции процесса расселения (Мордухай-Болтовской, 1960, 1978; Козлов, 1993). Прежде всего, были ликвидированы такие ранее непреодолимые для большинства видов преграды, как речные пороги, на участках водохранилищ значительно снизились скорости течения, уменьши-

лась гидродинамика водных масс, увеличилась теплоемкость водных масс, (Литвинов, 2000; Авакян, Широков, 1994), повысилась минерализация (Тюрюканов, Федоров, 1996) и значительно усложнилась биотопная структура водоемов (Поддубный, 1971, 1978). В настоящее время лимнизированы практически на всем протяжении русла Волги и весь Средний и Нижний Днепр. Все плотины и межбассейновые каналы, сооруженные на Волге, Днепре и Дону оснащены судовыми шлюзами, что определило возникновение особого типа гидродинамики в районе приплотинных бьефов на всех водохранилищах каскада, а именно, наличие обратных течений. Это обстоятельство, по-видимому, оказалась одним из наиболее существенных при расселении многих видов водных беспозвоночных и рыб, имеющих планктонных личинок и пелагическую икру.

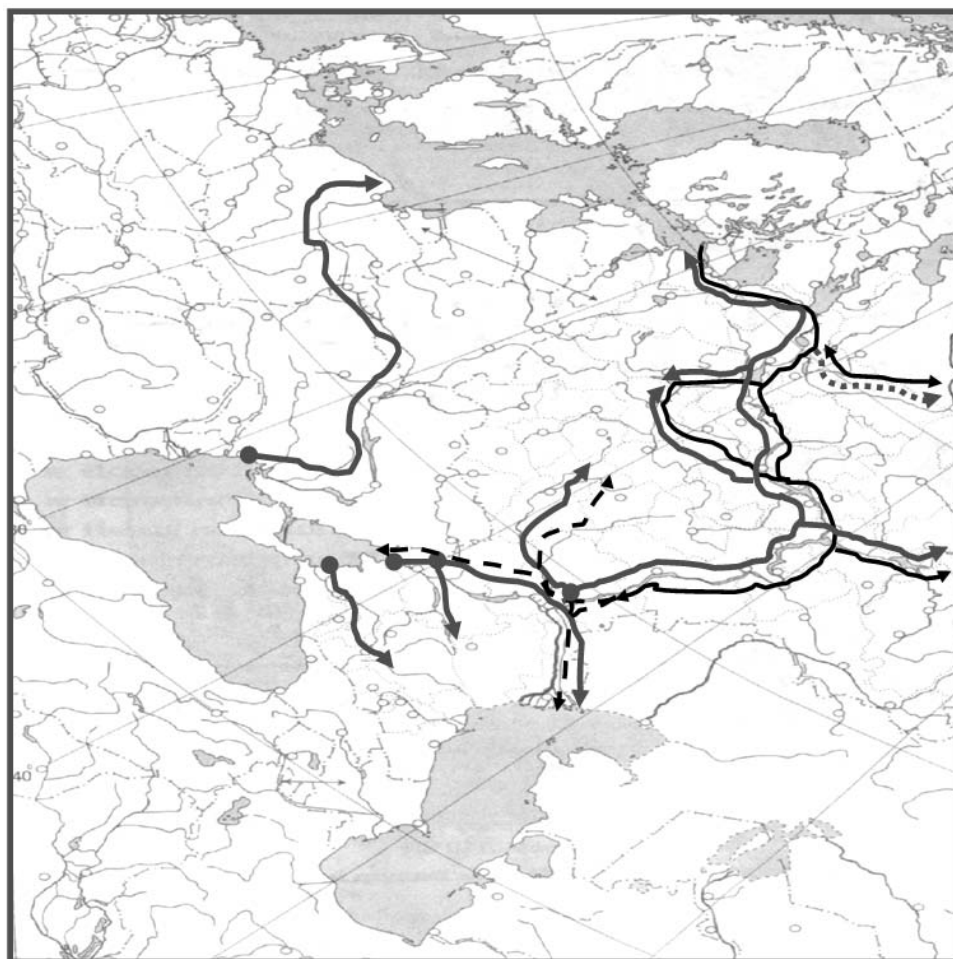


Рис. 2.1. Основные направления и транзитные коридоры расселения в единой водной системе Европейской части России саморассеяющихся водных видов животных и растений.
 —————> - южный вектор расселений, ———> - северный вектор расселений.

На примере Волги мы можем отчетливо выделить два основных потока естественного расселения видов в Волге – северный (из водоемов бассейнов Белого и Балтийского морей) и южный, понто-каспийский (из бассейнов Каспийского и Черного морей). При этом северный поток немногочисленен по количеству видов и это преимущественно пресноводные формы. Понто-каспийский поток значительно богаче в видовом отношении и среди этих видов высока доля морских и дельтово-эстуарных, солоноватоводных. Мы полагаем, что это различие северного и южных потоков обусловлено следующими основными факторами – температурами водных масс, лимнизацией, минерализацией и эвтрофикацией.

Можно с достаточно высокой степенью уверенности утверждать, что процесс глобальной антропогенной лимнизации волжского бассейна фактически воссоздал позднеплейстоценовую гидрографическую ситуацию – Хвалынскую трансгрессию Каспия, доходившую до Самарской луки и существование обширных приледниковых озер в бассейне Верхней и Средней Волги (Угличско-Рыбинское, Костромское, Ростовское, Галичско-Чухломское) (Обидиентова, 1977). Ряд авторов отмечает, что именно эта позднеплейстоценовая ситуация в бассейне Волги являлась определяющей в формировании современной фауны бассейна, когда многие понто-каспийские и северные виды осваивали, освободившиеся от ледника территории (Мордухай-Болтовской, 1960; Лебедев, 1960; Яковлев, 1961, 1964). Наблюдаемое в настоящее время усиление процессов расселения многих видов животных и растений в бассейне Волги вызвано тремя базовыми причинами: зарегулированием речных стоков, последним по времени глобальным потеплением и масштабными интродукциями. Большинство, как северных, так и понто-каспийских видов начали свое зачастую взрывное распространение за пределы своих естественных ареалов по Волге именно после создания водохранилищ, а с наступлением в середине 1980-х годов очередного периода глобального потепления южные виды продолжили свое активное продвижение на север. Интенсивно во второй половине XX века происходил и процесс интродукций новых для фауны Волги, Дона и Днепра видов рыб и беспозвоночных (Карпевич, 1975; Карпова et al., 1996). Наиболее активно акклиматизационные мероприятия предпринимались в отношении рыб, а также ряда кормовых для рыб видов беспозвоночных. Зоны сброса теплых вод ТЭС, ТЭЦ, промышленных предприятий и сами водоемы-охладители оказались не только местом для целенаправленных интродукций теплолюбивых хозяйственно-ценных видов рыб и беспозвоночных, но и надежным пристанищем для случайных акклиматизантов, проникших в водоемы, как посредством усилий аквариумистов, так и, как случайный материал при акклиматизациях.

Бассейн Верхней Волги, расположенный на границе двух климатических зон, характеризующийся наличием такого полностью лимновидного водоема, как Рыбинского водохранилища, непосредственно соединенного с реками бассейнов Балтийского и Белого морей, в настоящее время выступает в качестве зоны аккумуляции вселенцев и зоны интерградации северных и понто-каспийских видов-гидробионтов.

Большинство видов акклиматизантов в бассейнах трех рек происходят из двух источников – Юго-Восточной Азии (кета, амурские карповые – толстолобики, амурь, псевдорасбора, ротан-головешка, змееголов, пиленгас, медака) и Северной Америки (чукучановые, гамбузиевые, икталуровые, мороновые и центарховые). Основная зона вселения этих видов приходится на бассейны нижних участков рек и здесь же отмечена их натурализация. Волжский судак вселен в Днепр из Волги, а в Волгу вселен из бассейна Балтийского моря рыбец. Некоторые из видов акклиматизантов не только успешно натурализовались в бассейнах, но и в настоящее время осуществляют уже самостоятельное продвижение по ним – головешка-ротан, псевдорасбора, гуппи. Среди аутоакклиматизантов доминируют понто-каспийские пресноводные, солоноватоводные и морские виды (сельдевые, бычковые, колюшки, аттерина и рыба-игла). Все они характеризуются отчетливой направленностью расселения – вверх по течениям Волги, Дона и Днепра на север (рис. 2.1). Два вида – угорь и пресноводная камбала расселяются по Дону и Днепру с южного направления, а в Волге со стороны Каспийского моря и со стороны Балтийского. Вообще, вектор инвазий с севера оказался крайне незначительным по числу видов и присущ только бассейну Волги. Помимо камбалы и угря в Волгу проникли с севера и продвинулись вниз 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 в отношении инвазионных потоков функции транзитных коридоров. По системе Волго-Донского канала происходит обмен видами между Азово-Черноморским и Каспийским бассейнами – бычок головач в настоящее время проник в Дон (Лужняк, Корнеев, 2006), а черноморская пухлощекая рыба игла еще в 1960-е гг. проникает 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 (Semenchenko et al., 2011). В Волге виды беломоро-балтийского бассейна ряпушка и снеток достигли водохранилищ Нижней Волги, а черноморско-каспийская тюлька и малая южная колюшка – одного из ключевых водоемов беломоро-Балтийского направления стока – оз. Белого.

2.2. Масштабы и темпы вселений новых видов рыб

Собственные многолетние материалы по оценке видового богатства ихтиофауны и анализ литературных данных (Берг, 1948, 1949а, б; Кожевников, 1984; Евланов и др., 1998; Яковлев и др., 2001; Атлас ..., 2002, 2003; Мовчан, 2005; Новицкий и др., 2005; Лужняк, Корнеев, 2006; Кудерский, 2001) показывает, что к настоящему времени количество видов во всех рассматриваемых реках возросло в 1.5 раза (**табл. 2.1, рис. 2.2**). Сильные антропогенные изменения хотя и вызвали значительное сокращение ареалов в пределах рассматриваемых рек и катастрофическое снижение численности у целого ряда видов, прежде всего осетровых, а также у 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. Несомненно, что столь быстрое и обильное возрастание видового богатства ихтиофауны в бассейнах Волги, Дона и Днепра обусловлено нашествием новых, 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; Никаноров, Никанорова, 1963; Карпевич, Бокова, 1963; Шаронов, 1971; Буторин и др., 1975; Никаноров, 1975; Яковлева, 1975; Небольсина, 1975; Карпевич, 1975; Поддубный, 1978; Еловенко, 1981; Мовчан, Смирнов, 1981; 1983; Щербуха, 1982; Кожевников, 1984; Смирнов, 1986; Шатуновский и др., 1988; Никаноров, Баранова, 1989; Козлов, 1993; Соколов и др., 1994; Карпова et al., 1996; Евланов и др., 2000; Дгебуадзе, 2000; Козловский, 2001; Кудерский, 1982; 2001; Левин, 2001; Яковлев и др., 2001; Слынько, 2001; Кочет и др., 2002; Slynko et al., 2002; Новицкий и др., 2002, 2005; Пашков и др., 2004; Мовчан, 2005; Клевакин и др., 2005; Долинский, 2005; Шашуловский, Мосияш, 2010; Лужняк, Корнеев, 2006; Semenchenko et al., 2011) позволили установить, что к настоящему времени в бассейнах рассматриваемых рек насчитывается в общей сложности 58 видов рыб, которые могут рассматриваться в качестве инвазионных. Из них более половины уже приобрели статус натурализовавшихся (**табл. 2.2**). Эти 58 видов представляют 2 класса, 15 отрядов, 25 семейств, 45 родов рыб и рыбообразных.

Наибольшее количество видов появились и расселились по бассейнам Волги (43 вида) и Днепра (36), в Дону – несколько меньше (23).

Таблица 2.1. Динамика видового состава ихтиофаун Волги, Дона и Днепра в периоды до и после зарегулирования стоков

Бассейны рек	Общее кол-во видов рыб	
	до 1950-х гг.	в настоящее время
Волга	76	112
Дон	65	86
Днепр	77	107

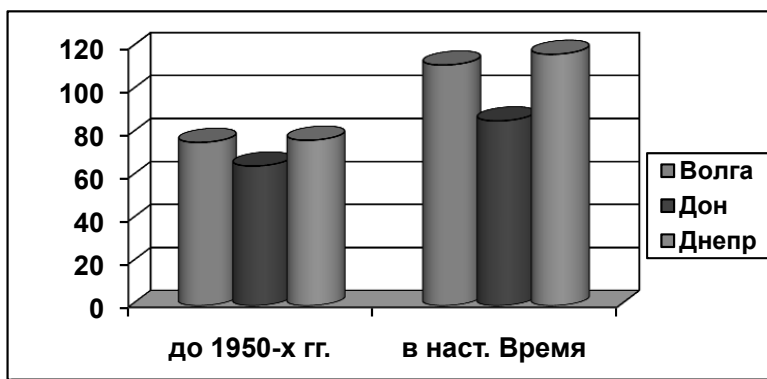


Рис. 2.2. Динамика видового состава рыбного населения в бассейнах Волги, Дона и Днепра

По характеру появления в бассейне все выявленные виды-вселенцы были квалифицированы по трем основным категориям: **А** - виды, направленно или случайно интродуцированные человеком, материнский ареал которых непосредственно не соприкасается с бассейнами рассматриваемых трех рек; **Р** – виды, ранее обитавшие в водоемах данного бассейна и которые в настоящее время реинтродуцируются человеком; **И** – виды аутоакклиматизанты, самостоятельно расселяющиеся по бассейнам из прилегающих исторических ареалов, среди которых мы выделяем еще особую самостоятельную группу видов – **Р** – реликтовые виды, самостоятельно расширяющих свои ареалы в пределах бассейнов. Аутоакклиматизантами в бассейнах полагались и те виды, которые ранее включались в список аборигенных видов бассейна, однако граница их ареала проходила по участкам речных порогов низовьев Волги, Дона и Днепра. Следует заметить, что подавляющее большинство реакклиматизантов не могут считаться по настоящему инвазионными видами, поскольку это именно те виды, чье отсутствие на большей части территории рассматриваемых бассейнов является следствием мероприятий по зарегулированию стоков.

Таблица 2.2. Чужеродные виды много и рыб в бассейнах рек Волга, Дон и Днепр

Виды и их таксономическое положение	Инвазийный статус видов в бассейнах рек		
	Дон-Маныч	Волга	Днепр
Класс CEPHALASPIDOMORPHI			
Отряд I. PETROMYZONTIFORMES			
Семейство I. Petromyzontidae BONAPARTE, 1832			
Род 1. EUDONTOMYZON Regan, 1911			
1. <i>Lampetra mariae</i> (Berg, 1931) – украинская минога	-	I (or P)	-
Группа PISCES			
Класс OSTEICHTHYES			
Отряд II. ACIPENSERIFORMES			
Семейство II. Acipenseridae BONAPARTE, 1832			
Род 2. ACIPENSER Linnaeus, 1758			
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 nudiventris</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	-
Род 3. HUSO Brandt, 1869			
7. <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758) - белуга	-	R	R
Семейство III. Polyodontidae BONOPARTE, 1832			
Род 4. POLYODON Lacepede, 1797			
8. <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792) - лопатонос	-	A	A
Отряд III. CLUPEIFORMES			
Семейство IV. Clupeidae CUVIER, 1816			
Род 5. ALOSA Link, 1790			
9. <i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838) – каспийский пузанок	-	I	-
10. <i>Alosa immaculata</i> (Bennett, 1835) – черноморский пузанок	I	-	-
Род 6. CLUPEONELLA Kessler, 1877			
11. <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) – черноморско-каспийская тюлька	I	I	I
Отряд IV. SALMONIFORMES			
Семейство V. Salmonidae RAFINESQUE, 1815			
Род 7. SALMO Linnaeus, 1758			
12. <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758 – форель	-	R	-
Род 8. ONCORHYNCHUS Suckley, 1861			
13. <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792) – кета	-	A	-

14. <i>O. mykiss</i> (Walbaum, 1792) – микижа	-	A	-
Семейство YI. Coregonidae COPE, 1872			
Род 9. COREGONUS Lacepede, 1804			
15. <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка	-	I & P	-
16. <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789) – пелядь	-	A	-
Семейство YII. Osmeridae REGAN, 1913			
Genus 10. OSMERUS Lacepede, 1803			
17. <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758) - корюшка	-	I	-
Отряд Y. ANGUILLIFORMES			
Семейство YIII. Anguillidae RAFINESQUE, 1810			
Род 11. ANGUILLA Schrank, 1798			
18. <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758) - угорь	A	A	A
Отряд YI. CYPRINIFORMES			
Семейство IX. Cyprinidae BONAPARTE, 1832			
Род 12. VIMBA Fitzinger, 1873			
19. <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758) – рыбец	-	A	-
Род 13. LEUCISCUS Cuvier, 1816			
20. <i>Leuciscus boristhenicus</i> (Kessler, 1859) – бобырец	-	-	R
Род 14. HYPOPHthalmichthys Bleeker, 1859			
21. <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844) – белый толстолобик	A	A	A
Род 15. ARISTICHTHYS Oshima, 1919			
22. <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1846) – пестрый толстолобик	A	A	A
Род 16. RHODEUS Agassiz, 1832			
23. <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776) – горчак	-	P	-
Род 17. CTENOPHARYNGODON Steindachner, 1866			
24. <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844) – белый амур	A	A	A
Род 18. MYLOPHARYNGODON Peters, 1881			
25. <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846) – черный амур	A	A	A
Род 19. Pseudorasbora Bleeker, 1859			
26. <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846) – амурский чебачок	A	-	A
Род 20. CYPRINUS Linnaeus, 1758			
27. <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758 – карп	R	R	R
Род 21. CARASSIUS Jarocki, 1822			
28. <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782) – золотой карась	-	-	R
Семейство X. Catostomidae COPE, 1871			
Род 22. ICTIOBUS Rafinesque, 1820			

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
Отряд VII. CYPRINODONTIFORMES			
Семейство XI. Poeciliidae BONAPARTE, 1838			
Род 23. GANBUSIA Poy, 1854			
32. <i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859) - гамбузия	-	A	A
Род 24. POECILIA Bloch et Schneider, 1801			
33. <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859 – гуппи	A	A	A
Отряд VIII. ATHERINIFORMES			
Семейство XII. Atherenidae GÜNTHER, 1861			
Род 25. ATHERINA Linnaeus, 1758			
34. <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1826 – атерина	-	-	I
Отряд IX. BELONIFORMES			
Семейство XIII. Adrianichthyidae			
Род 26. ORYZIAS Jordan et Snyder, 1907			
35. <i>Oryzias sinensis</i> Chen, Uwa et Chu, 1989 – медака	-	-	A
Отряд X. MUGILIFORMES			
Семейство XIV. Mugilidae BONAPARTE, 1831			
Род 27. LIZA Jordan et Swain, 1884			
36. <i>Liza haematocheilus</i> (Temminck et Schlegel, 1845) – пиленгас	A	-	-
Отряд XI. SYNGNATHIFORMES			
Семейство XV. Syngnathidae RAFINESQUE, 1810			
Род 28. SYNGNATHUS Linnaeus, 1758			
37. <i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald, 1831 – черноморская пухлощекая рыба-игла	I	I	I
Отряд XII. GASTEROSTEIFORMES			
Семейство XVI. Gasterosteidae BONAPARTE, 1831			
Род 29. PUNGITIUS Coste, 1848			
38. <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859) – южная колюшка	I	I	-
Род 30. GASTEROSTEUS Linnaeus, 1758			
39. <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758 – трехиглая колюшка	-	I	I
Отряд XIII. PERCIFORMES			
Семейство XVII. Percidae CUVIER, 1816			
Род 31. SANDER Rafinesque, 1820			
40. <i>Sander volgensis</i> (Gmelin, 1788) - берш	-	-	A

Семейство XVIII. Moronidae Johnson, 1984			
Род 32. MORONE Mitchell, 1814			
41. <i>Morone saxatilis</i> (Walbaum, 1792) – полосатый окунь	A	-	-
Семейство XIX. Centrarchidae BLEEKER, 1859			
Род 33. MICROPTERUS Lacepede, 1802			
42. <i>Micropterus salmoides</i> (Lacepede, 1802) – большеротый окунь	-	A	-
Род 34. LEPOMIS Rafinesque, 1819			
43. <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758) – солнечный окунь	A	-	A
Семейство XX. Cichlidae Bleeker, 1859			
Род 35. Oreochromis Günther, 1889			
44. <i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852) – тиляпия	A	A	A
Семейство XXI. Eleotrididae REGAN, 1911			
Род 36. PERCCOTUS Dybowski, 1877			
45. <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877 – головешка ротан	A	A	A
Семейство XXII. Gobiidae BONAPARTE, 1832			
Род 37. BENTHOPHILUS Eichwald, 1831			
46. <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874) – звездчатая пуголовка	-	I	-
Род 38. BENTHOPHILOIDES Beling et Iljin, 1927			
47. <i>Benthophiloides brauneri</i> (Beling et Iljin, 1927) – пуголовочка Браунера	-	-	I
Род 39. MESOGOBIUS Bleeker, 1874			
48. <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814) – бычок кнут	-	-	I
Род 40. NEOGOBIUS Iljin, 1927			
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 syрман</i> (Nordmann, 1840) – бычок ширман	-	I	-
Род 41. PROTERORHINUS Smitt, 1899			
54. <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Pallas, 1814) – бычок луноподобный (лунный)	-	I	-

Семейство XXIII. Channidae BERG, 1940			
Род 42. CHANNA Scopoli, 1777			
55. <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842) - змееголов	-	A	A
Отряд XIV. PLEURONECTIFORMES			
Семейство XXIY. Pleuronectidae RAFINESQUE, 1815			
Род 43. PLATICHTHYS Girard, 1854			
56. <i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758) – речная кам- бала	I	I	I
Отряд XV. SILURIFORMES			
Семейство XXV. Ictaluridae GILL, 1861			
Род 44. AMEIURUS Rafinesque, 1820			
57. <i>Ameiurus nebulosus</i> (Le Sueur, 1819) – американский сомик	-	-	A
Род 45. ICTALURUS Rafinesque, 1820			
58. <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818) – канальный сомик	A	A	A

Условные обозначения: А – акклиматизанты; R – реакклиматизанты; I – аутовселенцы; P – реликтовые аутовселенцы; «-» - вид отсутствует в бассейне.

К ним относятся почти все осетровые и форель, а в бассейне Днепра еще и бо-бырец. 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 многих веков их численность искусственно поддерживается человеком. Настоящими чужеродными видами являются только интродуценты и аутоакклиматизанты. Таковых в бассейне Волги насчитывается 36, в бассейне Днепра – 30, в бассейне Дона – 21. Во всех бассейнах наибольшая доля чужеродных видов приходится на искусственно интродуцированных рыб, а наименьшая – на реакклиматизантов (**рис. 2.3**). Среди интродуцентов доминируют представители карпообразных, карпозубых и окунеобразных, среди группы вселенцев наибольшее число видов – представителей сельдевых и бычковых. Среди осетровых, большинство из которых являются реакклиматизантами, только один вид является чужеродным – сибирский осетр. В Днепре наибольшая относительная доля интродуцентов, по сравнению с аутовселенцами. В Волге, хотя абсолютное количество акклиматизантов всецело сопоставимо с Днепром, однако относительная доля снижается вследствие большого количества аутовселенцев. Доля последних как в абсолютном, так и в относительном выражении наиболее высока в Волге. Данное обстоятельство имеет несколько причин. С одной стороны, непосредственный контакт Волги с реками и озерами Белого и Балтийского морей 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.

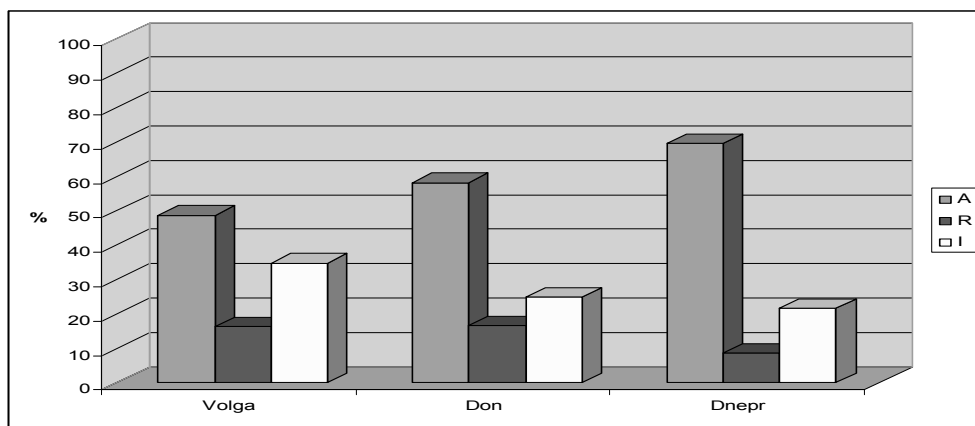


Рис. 2.3. Относительные доли акклиматизированных (A), реакклиматизированных (R) и саморасселяющихся (I) видов рыб в бассейнах Волги, Дона и Днепра.

С другой стороны, Каспийское море, как основной источник аутовселенцев в Волге, имеет более низкий уровень солености, и более сходные гидрохимические условия с Волжскими водохранилищами, чем Днепровские водохранилища с Черным морем (Черное море, 1983; Каспийское море..., 1986; Панин и др., 2005). И наконец, для Волги характерно более интенсивное транзитное судоходство (Проблема территориального перераспределения..., 1985), что во многом облегчает процесс самостоятельного расселения по бассейну новых видов (Lavoie et al., 1999). Известно, что реальный экологический эффект биологических инвазий возникает только в случае натурализации чужеродного вида, когда новый вид успешно встраивается в экосистему, становится полноправным элементом нативного сообщества (Элтон, 1960). Часть из выявленных чужеродных видов не смогли полностью или частично натурализоваться в естественных условиях Волги, Дона и Днепра и сформировать самоподдерживающиеся популяции. К настоящему времени из всех выявленных по бассейнам чужеродных видов в Дону наутуризовалось – 70%, в Днестре – 62%, а в Волге – 62% видов. Однако в абсолютном количественном выражении наиболее число видов натурализовались именно в Волге – 27 видов, против 24 в Днестре и 16 – в Дону. Вместе с тем по природе происхождения (искусственные акклиматизанты и аутовселенцы) состав натурализовавшихся видов в рассматриваемых бассейнах существенно отличается (рис. 2.4).

В Волге среди натурализовавшихся видов доминируют аутовселенцы и, кроме того, по бассейну стали расширять ареалы реликтовые виды. В Дону и Днестре большинство успешно вселившихся видов приходится на долю искусственно завезенных в бассейны рыб. Во многом это объясняется более южным

расположением основных частей бассейнов Дона и Днепра, что способствовало успешной натурализации интродуцентов, большинство из которых являются выходцами из тропических и субтропических областей разных частей света.

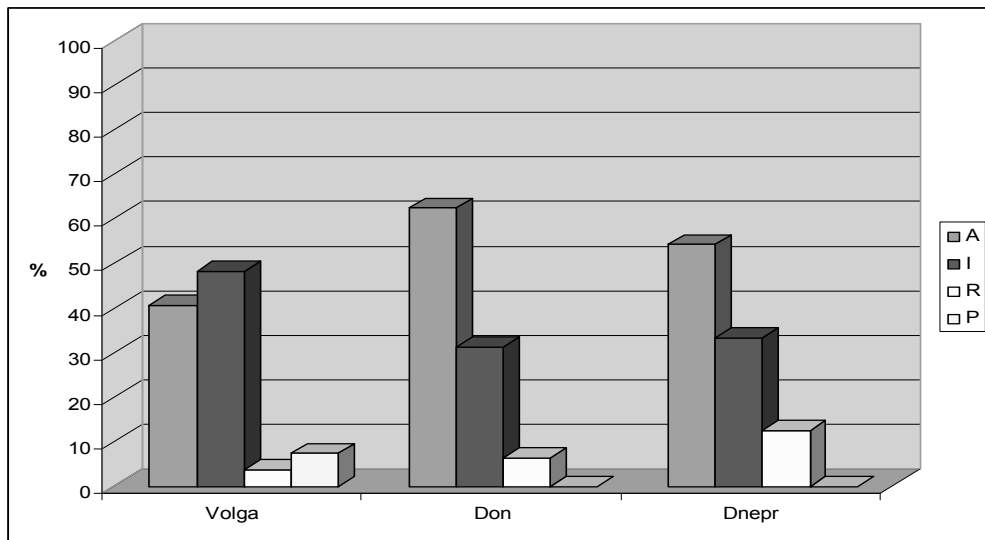


Рис. 2.4. Относительные доли натуразовавшихся вселенцев по категориям (A – искусственно интродуцированные, I – саморассеяющиеся, R – реакклиматизанты, P – реликтовые виды, восстанавливающие ареал) в бассейнах Волги, Дона и Днепра рыб.

Исходя из соображений корректности, 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. 2.2) видов искусственных акклиматизантов уже присутствовали в бассейнах Днепра и Волги к началу 1950-х годов, однако случаев их натурализации не наблюдалось. В основном первые натурализации новых видов в бассейнах связаны с созданием межбассейновых каналов и с завершением в основном гидростроительства нижних водохранилищ и ликвидацией речных порогов. Основные вселенцы этого периода – это виды понто-каспийского солонатоводного комплекса (черноморско-каспийская тюлька, сельдь черноморо-азовская проходная, бычок кругляк и пухлощекая рыба-игла) в Днепре и виды северного озерного комплекса (ряпушка, снеток) и понто-каспийского (черноморско-каспийская тюлька, бычок кругляк, рыба-игла) в Волге. Особенностью первого этапа инвазионного процесса является расселение этих видов не выше водохранилищ, расположенных на месте бывших реч-

ных порогов. Затем наступает период приостановления натурализации и расширения ареалов видов, который отчетливо возобновился с середины 1980-х гг. синхронно в обоих речных бассейнах. С этого момента пополнение ихтиофаун Днепра и Волги новыми понто-каспийскими видами приобретает устойчиво нарастающий характер, а с середины 1990-х гг. регулярно стали отмечаться случаи формирования самоподдерживающихся популяций и нарастание численности в естественных условиях 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. Уже за самый последний отрезок времени с 2000 г. по 2006 г. ихтиофауны обеих рек пополнились ровно в два раза, по сравнению с предшествующим периодом, начиная с 1950-х гг. (рис. 2.5).

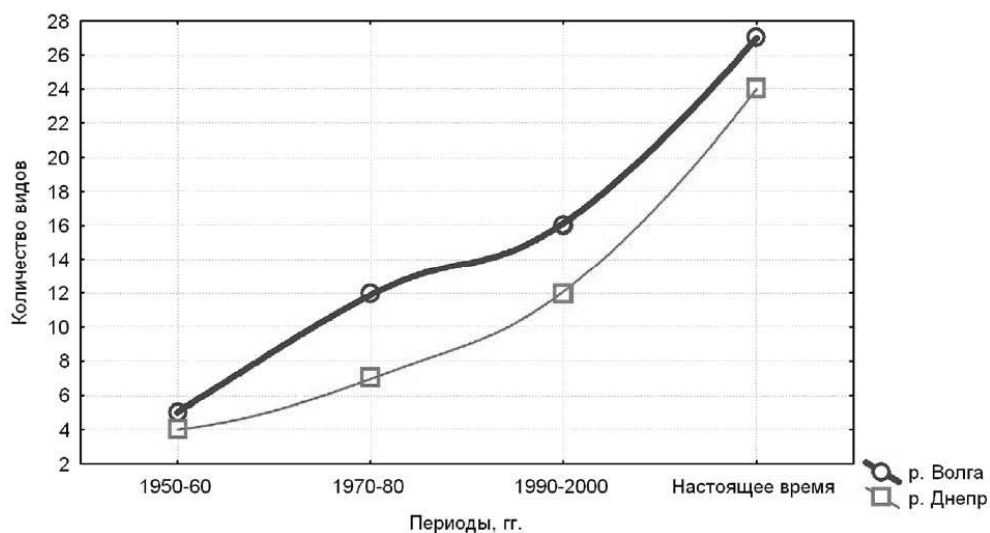


Рис. 2.5. Скорости расселения чужеродных видов рыб в бассейнах рр. Волга и Днепр.

Наиболее ярко этот процесс может быть продемонстрирован на примере наиболее интенсивно расселяющихся, и продвинувшихся далее других видов верх по течению понто-каспийских видов – черноморско-каспийской тюльке, пухлощечкой рыбы-иглы и трубконосому бычку (рис. 2.6). Начав свое движение по Волге в 1960-х гг. к середине 1990-х гг. тюлька, пелагический стайный активно мигрирующий вид, массово освоила все водохранилища Волги и водохранилища в системе Беломоро-Балтийского канала, дойдя к 2001 г. до оз. Белого. На весь путь она затратила около 30 лет. Пухлощечкая рыба-игла и трубконосый бычок, бентофильные литоральные виды, начали свое завоевание Волги также еще в 1960-х гг. Бычок продвигался почти такими же темпами и с той же ритмикой, как тюлька, завершив в начале 2000-х годов свое шествие на

уровне Рыбинского водохранилища, а пухлощекая рыба игла остановилась на уровне Горьковского водохранилища.

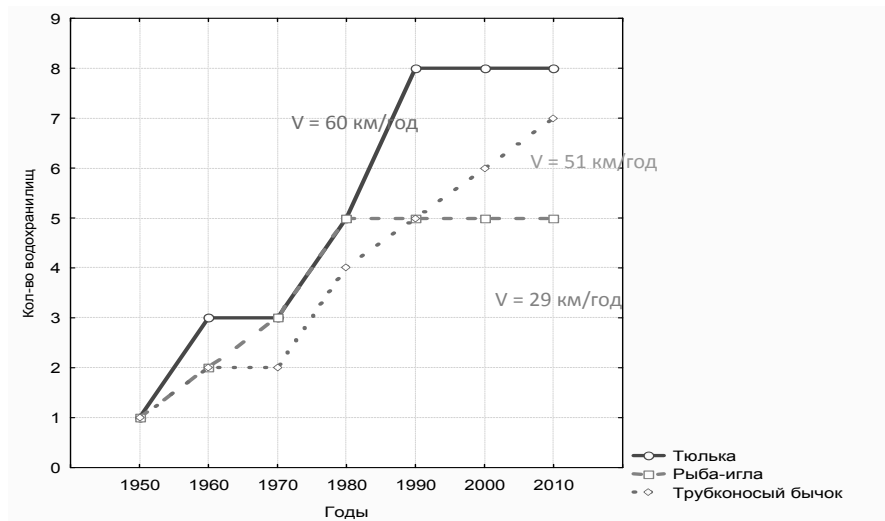


Рис. 2.6. Темпы расселения по каскаду волжских водохранилищ черноморско-каспийской тюльки, пухлощекой рыбы-иглы и трубконосого бычка.

Продвижение тюльки вверх по Днепру началось одновременно с заполнением в 1955–1958 гг. самого нижнего Каховского водохранилища, в котором популяция тюльки формировалась из рыб, поднимающихся ежегодно на нерест вверх по Днепру до середины будущего водохранилища (Сальников, Сухойван, 1959). В расположенном выше Запорожском (бывшем Днепровском) водохранилище тюлька впервые обнаружена в верховье водоема летом 1958 г. в районе р. Ориль. Однако, скорее всего, она была в этом водоеме уже в 1957 г. В-первых, эти же авторы указывают, что уже в 1959 г. в Запорожском водохранилище выловлено промыслом около 9 т тюльки, а в 1961 г. – более 11 т (Булахов, Мельников, 1965). Во-вторых, акватория Каховского водохранилища простирается до плотины Запорожского водохранилища. А тюлька во время нерестовых миграций может подниматься вверх по речному руслу на несколько сот километров (Сальников, Сухойван, 1959; Шаронов, 1971). В 1961 г. отмечен нерест тюльки в средней части современного Днепродзержинского водохранилища (устье р. Ворскла) и зарегистрированы ее единичные экземпляры в районе г. Кременчуг (Булахов, Мельников, 1965). Следовательно, ко времени строительства в 1963 г. плотины Днепродзержинской ГЭС (Исаев, Карпова, 1989) популяция тюльки на заливаемых акваториях прошла вторую фазу натурализа-

ции и находилась в начале третьей. Это согласуется с тем, что уже через 4 года в 1967 г. в водохранилище начался промысел тюльки, уловы которой росли до 1975 г. (Терещенко и др., 2013). Дальнейшее продвижение тюльки продолжилось с заполнением в 1963-1965 гг. Днепродзержинского водохранилища, и уже к 1966 г. она в массовом количестве была отмечена в составе ихтиофауны вышерасположенного Кременчугского водохранилища (Сигиневич, 1968; Волков, 1973). В том же году Каневским рыбколхозом выловлено 0,45 т этой рыбы (Танасийчук, 1977). Таким образом, в Кременчугском водохранилище при его создании в 1959-1961 гг. тюльки еще не было. Ее первые экземпляры впервые обнаружены ниже его плотины 1961 г, т.е. после ее строительства. В водоем, скорее всего, она попала после заполнения нижележащего водохранилища в 1965 г. Во-первых, в тот период в Днепродзержинском водохранилище популяция тюльки находилась в фазе освоения территорий и экспоненциального роста, во-вторых – ее нерест отмечался менее, чем в 80 км ниже плотины Кременчугской ГЭС, а в-третьих, после окончания заполнения лежащего ниже по течению Днепра водохранилища в 1965 г., в верхней части улучшились гидрологические условия для продвижения тюльки. Все это говорит о том, что в Кременчугское водохранилище проникло достаточное количество половозрелых особей, и популяция тюльки уже вступила в третью фазу натурализации.

Уже в 1968 г. промысловый вылов тюльки в Кременчугском водохранилище составил 6 т, а далее он до 1977 г неуклонно рос, составляя в 1977 г. более 2000 т (Терещенко и др., 2013). Следовательно, ко времени создания плотины Каневской ГЭС в 1972 г., расположенной выше Кременчугского водохранилища менее чем в 50 км, на ее акватории уже присутствовало достаточное количество половозрелой тюльки, ее популяция находилась в фазе освоения территории, среднегодовой вылов составлял 9 т (Шимановская и др., 1977). В составе ихтиофауны Киевского водохранилища при его создании в 1964 г. (Исаев, Карпова, 1989) тюльки не было. Она только в 1965 г. появилась в Кременчугском водохранилище. В промысловых уловах тюлька появляется в 1970 г., улов которой составляет 0,1 т. (Исаев, Карпова, 1980). По другим данным (Шимановская и др., 1977) в Киевском водохранилище ее начали ловить с 1974 года (0,2 т). На наш взгляд последние данные более реалистичны, поскольку они согласуются с изменением гидрологических условий в Каневском водохранилище в 1972 году в связи с его созданием, способствовавшему дальнейшему распространению тюльки по каскаду. Скорее всего, уже в 1973 г. в Киевское водохранилище попало большое количество половозрелых особей, которые в 1973 году отнерестились. Средняя скорость расселения тюльки по водохранилищам Днепра составила 57 км/год (рис. 2.7). Сходство темпов рас-

селения тюльки в Волге и Днепре отнюдь не случайно, поскольку всецело в первую очередь определяется биологическими свойствами вида.

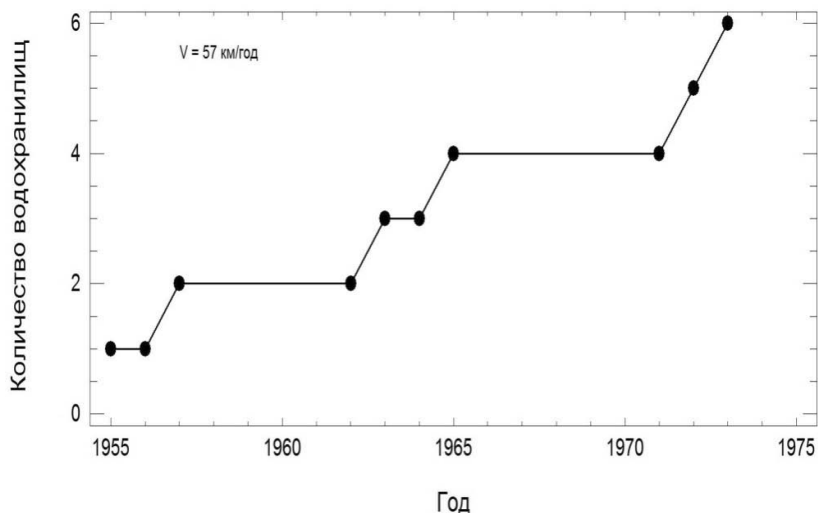


Рис. 2.7. Скорость расселения тюльки по водохранилищам Днепровского каскада. Скорости ее расселения по Волге.

Таким образом, выявляемый характер темпов инвазий в бассейнах Волги и Днепра, выразившийся в преимущественном ускоренном расселении по бассейну понто-каспийских видов, активной натурализацией акклиматизантов, происходящих из более южных областей Земли и отчетливая синхронность инвазий рыб в рассматриваемых бассейнах, по нашему мнению, является прямым следствием процесса глобального изменения климата. Сравнительный анализ динамики расселений в Волге видов северного, понто-каспийского и экзотического потоков может служить наглядной иллюстрацией данному тезису (**рис. 2.8**).

Как было указано в предыдущей главе, с середины 1980-х гг. формируется устойчивый тренд роста среднегодовых наземных температур и температур поверхностных вод. В связи с этим уменьшается продолжительность ледового покрытия водоемов, усиливается циклоническая активность воздушных масс. Дополнительно, 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 также то, что с середины 1980-х годов северные аутовселенцы в Волге стали сокращать свои ареалы. До этого оба вида ряпушка и снеток в нача-

ле 1950-х годов проникли в водохранилища Волги. За последующие 30 лет они достигли нижневолжских водохранилищ. К настоящему времени сеток почти полностью ушел из бассейна Волги, а ряпушка сохранила свое присутствие только в водохранилищах бассейна Верхней Волги и имеет низкую численность.

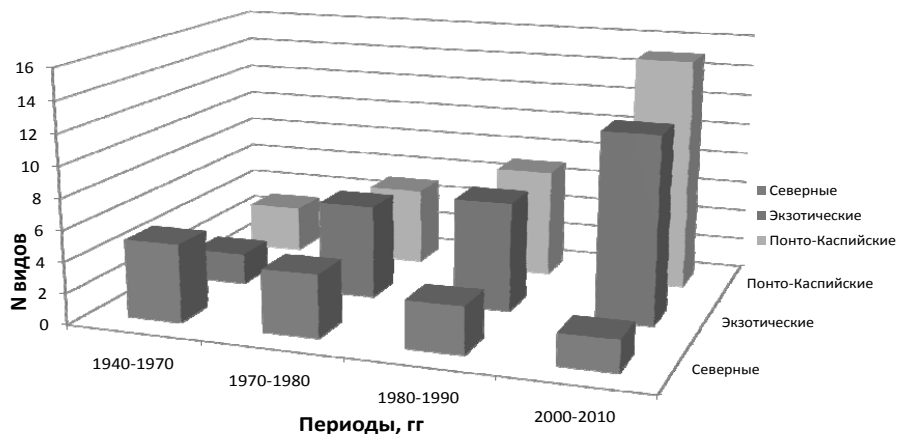


Рис. 2.8. Динамика расселения новых видов рыб в бассейне Волги за период 1940-2010 гг.

Несомненно, что фактор зарегулирования гидросети Европейской части СССР во многом способствовал появлению и расселению новых видов и обуславливал возникновение удобных условий обитания. Однако, по нашему мнению данный фактор вторичен по отношению к климатическому. Хорошей иллюстрацией этого может служить история расселения малой южной колюшки в бассейне Среднего Дона (Слынько, Тютин, 2009). С середины 1980-х гг. отмечено расширение ареала малой южной колюшки в бассейне Волги вплоть до Рыбинского водохранилища (Слынько и др., 2001; Атлас ..., 2003). Однако в бассейне р. Дон малая южная колюшка встречалась только до Цимлянского водохранилища включительно. Выше по Дону и в системе Волго-Донского канала ее присутствие никогда не регистрировали (Берг, 1949б; Атлас ..., 2003; Федоров, 1960, 1970). Малая южная колюшка в бассейне Среднего и Верхнего Дона, согласно последним данным, не встречается в Воронежской, Рязанской и Липецкой областях (Делицын, 2001; Иванчева, 2008; Сарычев, 2007). 28 июля 2008 года в ходе обследования малых рек бассейна Среднего Дона (Кантемировской район возле д. Новобелая 49,7°N 39,2°E) выловлены 5 экз. колюшки в р. Белая (рис. 2.9), которые идентифицированы нами как малая южная колюшка (рис. 2.10). Река Белая – это приток Дона 3-го порядка, и соответственно, приток Северского Донца 2-го порядка. Она впадает в р. Айдар в районе г. Белослущка Луганской области, а р. Айдар – Северский Донец возле пос. Счастье той же Луганской области. Полная

длина Северского Донца составляет 72,4 км, а длина по Воронежской области – 40,3 км. Исток лежит у села Васильевка Кантемировского р-на на высоте 200 м. На территории Кантемировского и Россошанского районов Воронежской обл. река принимает 16 притоков 1-го и 2-го порядков с общей водосборной площадью 990 км. В то же время, следует отметить, что многие притоки, как и сама р. Белая, частично пересыхают (Эколого-географические районы ..., 1996). В месте поймки малой южной колюшки у реки Белая замедленное течение (его скорость варьировала в пределах 0,1-0,3 м/с). Глубина на медиали составляла ~ 0,6 м, рипаль не выражена, грунт берега и ложа реки глинисто-меловой со слабым наилом, берега покрыты травяными многолетниками и мелким кустарником. Медиаль свободна от полупогруженной водной растительности, отмечены клубки нитчатки, в рипали присутствовали рдесты, водяной лютик, водяная гречиха и нитчатка. Данные биотопы вполне соответствуют местообитаниям, предпочитаемым малой южной колюшкой. Для всех выловленных экземпляров малой южной колюшки было характерно высокое и короткое тело веретенообразной формы, в основном голое. В передней части имеется от 2 до 4 рядов костных пластин, а перед спинным плавником – 8-10 отдельно посаженных колючек. Брюшные колючки зазубрены, боковые кили на хвостовом стебле отсутствуют, хвостовой плавник округлый, плавательный пузырь замкнут, спина буровато-зеленая, по бокам рисунок из соединяющихся буроватых поперечно расположенных продолговатых пятен (рис. 2.10). Наличие костных пластин на теле и отсутствие кия на хвостовом стебле позволяют надежно отличать малую южную колюшку от родственного вида – девятиглазой колюшки (*Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758)). Длина тела рыб колебалась от 21 до 25 мм. Значения количественных признаков полностью соответствовали таковым в номенклатурном описании вида. Единственной особенностью, общей для всех выловленных экземпляров является отсутствие неразветвленного луча в брюшных плавниках при наличии колючки. Среди исследованных особей три экземпляра были самками и два экземпляра самцами. Самки находились на IV-V стадиях зрелости. У двух самок на момент отлова, по-видимому, уже произошел вымет первой порции икры. Самцы имели характерную для периода нереста черноватую окраску тела. Обнаружение в водоеме нерестующих и готовых к нересту особей свидетельствует, что вид здесь успешно натурализовался. Обнаружение малой южной колюшки в р. Белая свидетельствует о существенном расширении ареала этого вида в бассейне р. Дон на север. Вероятнее всего, его распространение происходило путем саморасселения по системе р. Северский Донец, низовья которой входят в состав ранее известного ареала, и далее по крупнейшему притоку Северского Донца – реке Айдар. Ранее Ю.В. Мовчан (2005) регистрировал присутст-

вие малой южной колюшки в р. Северский Донец на территории Украины в статусе малочисленного вида, однако упоминаний о наличии этого вида в р. Айдар, а также средней и верхней части Северского Донца не было. С учетом того, что р. Белая впадает в р. Айдар в его верхнем течении, можно сделать вывод, что малая южная колюшка расширила свой ареал в северном направлении более чем на 500 км. При этом следует отметить, что, в отличие от Волги, реки Северский Донец, Айдар и Белая не подвергались масштабному зарегулированию.



Рис. 2.9. Участок р. Белая в месте поимки малой южной колюшки.



Рис. 2.10. Малая южная колюшка из р. Белая бассейна р. Дон (Кантемировский район Воронежской области).

Таким образом, судя по всему, расселение малой южной колюшки по бассейну Северского Донца произошло в самом недавнем времени и обусловлено в большей степени последствиями климатических колебаний, а не зарегулирования.

Весьма наглядно роль влияние именно климатических колебаний можно продемонстрировать на примере колебаний численностей в промысловых уловах аборигенных видов рыб, на примере представителя арктического комплекса – налима и древнего верхнетретичного – сома (рис. 2.11). Популяция сома, представленная в Рыбинском водохранилище, фактически является северной краевой для этого вида в волжском бассейне. В условиях Рыбинского водохранилища сом вплоть до середины 1990-х годов был малочислен, вследствие того, что его нерест происходил не ежегодно, а спорадически, и сильно зависел от нерестовых температур года (Поддубный, 1972). Однако с началом современного периода потепления, численность его стала возрастать.

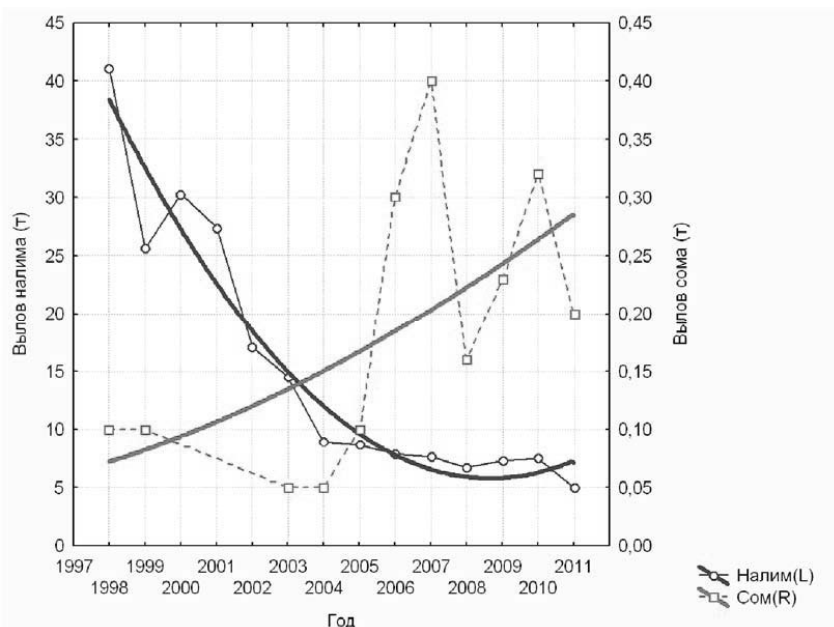


Рис. 2.11. Объемы вылова представителя арктического комплекса – налима и южного древнего верхнетретичного – сома в Рыбинском водохранилище.

Поскольку сом всегда был вожделенным объектом промысла в данной зоне, то его добыча, нередко нелегитимированная и незаконная, возросла. Налим, наоборот, всегда был многочисленен в условиях Рыбинского водохранилища, и являлся, особенно в зимний период, постоянным компонентом промысловых уловов (Остроумова, 1966; Поддубный, 1972). Однако с середины 1990-х годов его численность стала неуклонно падать, что не замедлило отразиться на обилии вида в промысловых уловах. Что еще раз убеждает в главенствующей роли влияния температурного климатического фактора.

Глава III

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ

3.1. Состояние и динамика биоразнообразия рыбного населения в бассейне р. Волга

Из всех рек Понто-Каспийского стока, берущих начало на Русской равнине, наиболее протяженной в меридиональном отношении и наибольшим водосбором характеризуется р. Волга. Она простирается от лесной зоны до пустынной Атлантико-континентальной климатической области Суббореального пояса. Общая протяженность Волги – 3688 км, площадь водосбора – 1380 тыс. км², среднегодовой объем стока – 255 км³. Для сравнения у Днепра – длина составляет 2295 км, площадь бассейна 503,3 тыс. км², объем годового стока – 53 км³, а у Дона – длина 1952 км, площадь бассейна 422,5 тыс. км², годовой сток – 28 км³ (http://big-archive.ru/geography/physical_geography_of_the_USSR/index.php). В силу этого мы избрали именно бассейн Волги в качестве базовой модели для анализа большинства обсуждаемых вопросов по состоянию и динамики таксономического состава рыбного населения. Более того, мы сочли уместным предпринять дифференциальный анализ Верхней, Средней и Нижней Волги, опираясь на палеогеографические, климатические и гидрографические различия в генезисе этих участков Волги.

3.1.1. Верхняя Волга

Участок Волги, от истока по Угличское водохранилище включительно, расположен в юго-западной подобласти Атлантико-континентальной лесной климатической области, а Рыбинское водохранилище – в северо-западной подобласти этой же климатической области (Алисов, 1956). Преобладающая часть стока формируется в зоне избыточного увлажнения. Среднемесячные зимние температуры составляют – -16-22°C, среднемесячные летние – +18-+22°C. В верховьях Волги и на участке Ивановского водохранилища зимний период (по ледовому покрову) в среднем длится с 16 декабря по 14 апреля, пик вегетационного периода приходится на вторую половину июня - июль, на участке Угличского и Рыбинского водохранилищ – зимний период длится с 14 ноября по 30 апреля, пик вегетационного периода – июль. Почвы бассейна Верхней Волги относятся к группе среднерусских дерново-подзолистых среднегумусированных почв (Афанасьева и др., 1979). Для бассейнов Угличского и в особенности Рыбинского водохранилищ повышается доля высокогумусированных болотных почв. В верховьях Волги донные грунты представлены преимущественно крупно-каменистыми и крупно-песчаногалечными грунтами. Для Ивановского и Угличского водохранилищ в основном характерны крупнопесчаные грунты, для Рыбинского – мелкопесчаные. Иловые накопления в наибольшей степени развиты в мелководном Шошинском заливе Ивановского водохранилища и в Рыбинском водохранилище. В устьевых участках рек, впадающих в водохранилища, доминируют серые илы, на мелководьях Рыбинского водохранилища – торфянистые илы. По своим лимнологическим характеристикам, величинам первичной продукции и по биомассам фито-, зоопланктона и зообентоса Ивановское водохранилище оценивается, как эвтрофное, Угличское, как мезотрофное, а Рыбинское и Верхневолжское, как мезотрофно-эвтрофные (Былинкина, Трифонова, 1978; Скопинцев, 1978; Karpova et al., 1996; Korneva, Solovyova, 1998; Mineeva, 1998).

В настоящее время ихтиофауна Верхней Волги насчитывает 63 вида рыбообразных и рыб, относящихся к 51 родам, 24 семействам, 12 отрядам и 2 классам (табл. 3.1). Доминирующим, как по числу видов, так и по размеру популяций являются виды семейства Cyprinidae. Они составляют почти половину всей ихтиофауны бассейна (27 видов). Многочисленны популяции и видов семейства Percidae. Основное видовое разнообразие и наибольшие ихтиомассы сосредоточены в водохранилищах бассейна. Наиболее богаты по количеству видов,

численности и размеру популяций бассейны Рыбинского и Ивановского водохранилищ. Наибольшее видовое разнообразие присуще пелагическому комплексу ихтиоценозов верхневолжских водохранилищ. К примеру, многолетние наблюдения показывают, что в нагульный период в открытых плесах Рыбинского водохранилища сосредоточено до 70-80% всех рыб. Вместе с тем в притоках и речной части бассейна Верхней Волги сохраняется большинство сугубо реофильных видов ихтиофауны, доля которых в общем видовом и таксономическом разнообразии превышает 30%.

Таблица 3.1. Видовой состав рыб бассейна Верхней Волги

Виды и их таксономический статус	Распределение видов по бассейнам водохранилищ			
	Верхневолжское	Ивановское	Угличское	Рыбинское
Класс CEPHALASPIDOMORPHI				
Отряд I. PETROMYZONTIFORMES				
Семейство I. Petromyzontidae BONAPARTE, 1832				
Род 1. LAMPETRA Bonnaterre, 1788				
1. Ручьевая минога - <i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	+++	+++	+++	+++
Группа PISCES				
Класс OSTEICHTHYES				
Подкласс ACTINOPTERYGII				
Отряд II. ACIPENSERIFORMES				
Семейство II. Acipenseridae BONAPARTE, 1832				
Род 2. ACIPENSER Linnaeus, 1758				
2. Стерлядь - <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	+	+ A'	+	++ A'
3. Сибирский осетр - <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869	++A	++A	++A	++A
Семейство III. Polyodontidae BONAPARTE, 1832				
Род 3. POLYODON Lacepede, 1797				
4. Веслонос - <i>Polyodon spatula</i> (Walbaum, 1792)	++A	++A	-	-
Отряд III. CLUPEIFORMES				
Семейство IV. Clupeidae CUVIER, 1816				
Род 4. CLUPEONELLA Kessler, 1877				
5. Черноморско-каспийская тюлька - <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	-	+++B	++B	+++++B
Отряд IV. SALMONIFORMES				
Подотряд SALMONOIDEI				
Семейство V. Salmonidae RAFINESQUE, 1815				
Род 5. SALMO Linnaeus, 1758				
6. Ручьевая форель (кумжа) - <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758	+ A'	+ A'	+	+ A'
Семейство VI. Coregonidae COPE, 1872				
Род 6. COREGONUS Lacepede, 1804				

7. Европейская ряпушка - <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	++++	+++ B	+++ B''	+++++B
8. Пелядь - <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)	++A	++A	++A	++A
9. Обыкновенный сиг - <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	++A	++A	-	++A
Род 7. STENODUS Richardson, 1836				
10. Нельма (белорыбица) - <i>Stenodus leucichthys</i> (Guldens-tadt, 1772)	+	+	+	++
Семейство VII. Thymallidae GILL, 1884				
Род 8. THYMALLUS Link, 1790				
11. Европейский хариус - <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	++	++	++	++
Подотряд OSMEROIDEI				
Семейство VIII. Osmeridae REGAN, 1913				
Род 9. OSMERUS Lacepede, 1803				
12. Корюшка - <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	++	++B	++B	++B
Подотряд ESOCOIDEI				
Семейство IX. Esocidae CUVIER, 1817				
Род 10. ESOX Linnaeus, 1758				
13. Обыкновенная щука - <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++	+++++
Отряд Y. ANGUILLIFORMES				
Семейство X. Anguillidae RAFINESQUE, 1810				
Род 11. ANGUILLA Schrank, 1798				
14. Обыкновенный угорь - <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	++ A'	++ A'	++	++
Отряд YI. CYPRINIFORMES				
Семейство XI. Cyprinidae BONAPARTE, 1832				
Подсемейство Leuciscinae				
Род 12. ABRAMIS Cuvier, 1816				
15. Лещ - <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
16. Синец - <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++++	++++	+++++
17. Белоглазка - <i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1814)	-	+	++	++
Род 13. ALBURNOIDES Jetteles, 1861				
18. Русская быстрянка - <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782)	++	++	++	++
Род 14. ALBURNUS Rafinesque, 1820				
19. Уклейка - <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++

Род 15. HYPOPTHALMICHTHYS Bleeker, 1859				
20. Белый толстолобик - <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	+A	++A	-	-
Род 16. ARISTICHTHYS Oshima, 1919				
21. Пестрый толстолобик - <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1846)	+A	++A	-	-
Род 17. ASPIUS Agassiz, 1835				
22. Жерех - <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Род 18. BLICCA Heckel, 1843				
23. Густера - <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 19. CHONDROSTOMA Agassiz, 1835				
24. Волжский подуст - <i>Chondrostoma variable</i> Jakowlev, 1870	+	+	+	+
Род 20. LEUCASPIUS Heckel et Kner, 1858				
25. Верховка - <i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel, 1843)	+++++	++++	++++	++++
Род 21. LEUCISCUS Cuvier (ex Klein), 1816				
26. Голавль - <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	++	++	++	++
27. Елец - <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	++++	++++
28. Язь - <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 22. PELECUS Agassiz, 1835				
29. Чехонь - <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Род 23. RUTILUS Rafinesque, 1820				
30. Плотва - <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 24. SCARDINIUS Bonaparte, 1837				
31. Красноперка - <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	+++	++	+	+
Род 25. PHOXINUS Rafinesque, 1820				
32. Озерный голянь - <i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas, 1814)	++	-	-	-
33. Обыкновенный голянь - <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	++	++	++	+++
Подсемейство Acheilognathinae				
Род 26. RHODEUS Agassiz, 1832				
34. Горчак - <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	-	++ B	-	-
Подсемейство Gobioninae				

Род 27. GOBIO Cuvier, 1816				
35. Обыкновенный пескарь - <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	+++	+++
Род 28. ROMANOGOBIO Banarescu, 1961				
36. Белоперый пескарь - <i>Romanogobio albipinnatus</i> (Lukasch, 1933)	+++	+++	+++	++
Подсемейство Barbinae				
Род 29. STENOPHARYNGODON Steindachner, 1866				
37. Белый амур - <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	+A	++A	-	-
Подсемейство Cyprininae				
Род 30. CARASSIUS Jarocki, 1822				
38. Серебряный карась - <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
39. Золотой карась - <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	+++
Род 31. CYPRINUS Linnaeus, 1758				
40. Сазан - <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	+++ A'	+++ A'	++	+++ A'
Подсемейство Tincinae				
Род 32. TINCA Cuvier, 1816				
41. Линь - <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	+++
Семейство XII. Catostomidae COPE, 1871				
Род 33. ICTIOBUS Rafinesque, 1820				
42. Малоротый буффало - <i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1819)	++A	++A	-	-
43. Большеротый буффало - <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	++A	++A	-	-
44. Черный буффало - <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1819)	++A	++A	-	-
Семейство XIII. Balitoridae SWAINSON, 1839				
Род 34. BARBATULA Linck, 1789				
45. Голец - <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Семейство XIV. Cobitidae SWAINSON, 1839				
Род 35. COBITIS Linnaeus, 1758				
46. Сибирская щиповка - <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925	++++	+++++	+++++	+++++
47. Щиповка - <i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 36. MISGURNUS Lacepede, 1803				
48. Вьюн - <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	++++

Отряд VII. SILURIFORMES				
Семейство XY. Siluridae CUVIER, 1816				
Род 37. SILURUS Linnaeus, 1758				
49. Европейский сом - <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	++	++	++	+++
Семейство XYI. Ictaluridae TAYLOR, 1954				
Род 38. ICTALURUS Rafinesque, 1820				
50. Канальный сомик - <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	++A	++A	-	-
Отряд VIII. CYPRINODONTIFORMES				
Семейство XYII. Poeciliidae BONAPARTE, 1838				
Род 39. GAMBUSIA Poey, 1854				
51. Гамбузия - <i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859)	-	++A	-	-
Род 40. POECILIA Bloch et Schneider, 1801				
52. Гулли - <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	++B	++B	++B	++B
Отряд IX. GADIFORMES				
Семейство XYIII. Lotidae JORDAN ET EVERMANN, 1898				
Род 41. LOTA Oken, 1817				
53. Налим - <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Отряд X. GASTEROSTEIFORMES				
Семейство XIX. Gasterosteidae BONAPARTE, 1831				
Род 42. PUNGITIUS Coste, 1848				
54. Малая южная колюшка - <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	-	-	-	++B
Отряд XI. PERCIFORMES				
Подотряд PERCOIDEI				
Семейство XX. Percidae CUVIER, 1816				
Род 43. STIZOSTEDION Rafinesque, 1820				
55. Судак - <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++ A'	+++++	+++++A'
56. Берш - <i>Stizostedion volgense</i> (Gmelin, 1787)	+++	+++	+++	+++
Род 45. PERCA Linnaeus, 1758				
57. Речной окунь - <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 46. GYMNOCEPHALUS Bloch, 1793				
58. Ерш - <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Семейство XXI. Centrarchidae BLEEKER, 1859				
Род 47. MICROPTERUS Lacepede, 1802				
59. Большеротый окунь - <i>Micropterus salmoides</i> (Lacepede, 1802)	-	++A	-	-
Подотряд GOBIOIDEI				
Семейство XXII. Eleotrididae REGAN, 1911				

Род 48. PERCCOTUS Dybowski, 1877				
60. Головешка-ротан - <i>Percottus glenii</i> Dybowski, 1877	+B	++B	+B	++B
Семейство XXIII. Gobiidae BONAPARTE, 1832				
Род 49. NEOGOBIUS Pjlin, 1927				
61. Бычок-кругляк - <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	-	++B	-	++B
Род 50. PROTERORHINUS Smitt, 1899				
62. Трубноносый бычок (луноподобный) - <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Heckel, 1840)	-	-	-	++B
Отряд XII. SCORPAENIFORMES				
Подотряд COTTOIDEI				
Семейство XXIY. Cottidae BONAPARTE, 1832				
Род 51. COTTUS Linnaeus, 1758				
63. Обыкновенный подкаменщик - <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	+++	+++	+++	+++

Условные обозначения: +++++ - обычный вид с высокой численностью, ++++ - обычный вид с локальным распределением и средней численностью, +++ - исчезающий вид, ++ - редкий вид, + - исчезнувший вид. А – интродуцированный вид, В – самовселившийся вид, А' – аборигенные виды, поддерживаемые с помощью искусственного воспроизводства, В'' – вторично расселяющийся вид (в бассейне имел локальные реликтовые популяции).

Верхневолжское и Рыбинское водохранилища относятся к водоемам лещево-судачьего типа, а Ивановское и Угличское – лещево-плотвинного типа (Поддубный, 1978). Лещ – самый массовый промысловый вид во всем бассейне Верхней Волги. Его доля в уловах достигает в среднем 70%. Следующим по массовости в уловах является плотва (ее доля может достигать 30%). К основным промысловым видам рыб относятся также синец, плотва, судак, окунь, щука, чехонь, густера, жерех, налим. Однако их доля в уловах, как правило, не превышает 7-9%. Подавляющее большинство видов ихтиофауны относятся к лимно-реофилам по образу жизни, фитофилам по отношению к нерестовому субстрату, бентофагам по типу питания (табл. 3.2). В результате почти полного зарегулирования Верхней Волги для ее современной ихтиофауны характерно значительное преобладание лимнофильных и лимно-реофильных видов. Большинство сугубо реофильных видов рыб сохранились в виде локальных немногочисленных популяций только в притоках и на речном участке Верхней Волги (ручьевая минога, форель, обыкновенный подуст, хариус, обыкновенный голянь, верховка, голавль, обыкновенный пескарь, подкаменщик). Некоторые реофильные виды рыб (елец, уклейка, белоперый пескарь, язь) приспособились к лимнофильному образу жизни, однако их наиболее многочисленные популяции попрежнему представлены

преимущественно в реках бассейна. Ядро бентического комплекса ихтиоценозов всех водохранилищ Верхней Волги составляют лещ, плотва, густера и налим. Однако доминирует только лещ. Так по Рыбинскому водохранилищу его доля в общей ихтиомассе бентосных рыб достигает 80-99%.

Таблица 3.2. Основные экологические характеристики аборигенных и инвазионных видов рыб бассейна Верхней Волги

Вид	Биологическая группа	Условия обитания	Нерестовый субстрат	Питание
1. Минога	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Взрослые – не питаются
2. Стерлядь	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
3. Черноморско-каспийская тюлька	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг
4. Ряпушка	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Псаммофил	Планктофаг
5. Ручьевая форель	Пресноводный	Реофил	Литофил	Хищник
6. Нельма	Пресноводный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
7. Европейский хариус	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Литофил	Эврифаг
8. Корюшка	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Псаммофил	Планктофаг
9. Щука	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Хищник
10. Угорь	Катадромный мигрант	Лимно-реофил	Пелагофил	Эврифаг
11. Лещ	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
12. Синец	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
13. Белоглазка	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Фитофил	Фитоплактофаг
14. Быстрянка	Пресноводный	Реофил	Литофил	Планктофаг
15. Уклейка	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Фитофил	Планктофаг
16. Жерех	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Псаммо-литофил	Хищник
17. Густера	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
18. Волжский подуст	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
19. Верховка	Пресноводный	Рео-лимнофил	Фитофил	Планктофаг
20. Голавль	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Эврифаг
21. Елец	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Планкто-бентофаг
22. Язь	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Эврифаг
23. Чехонь	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Пелагофил	Планкто-ихтиофаг
24. Плотва	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг

25. Красноперка	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Планкто-бентофаг
26. Озерный гольян	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
27. Обыкновенный гольян	Пресноводный	Реофил	Литофил	Фито-бентофаг
28. Европейский горчак	Пресноводный	Реофил	Остракофил	Фито-бентофаг
29. Обыкновенный пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
30. Белоперый пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
31. Серебрянный карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
32. Золотой карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
33. Сазан	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
34. Линь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
35. Голец	Пресноводный	Реофил	Фито-псаммофил	Бентофаг
36. Сибирская щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
37. Щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
38. Вьюн	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
39. Европейский сом	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
40. Гуппи	Пресноводный	Лимнофил	Живородящий	Планктофаг
41. Налим	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммофил	Хищник-бентофаг
42. Южная колюшка	Морской, ?пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил (гнездо)	Бентофаг
43. Судак	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
44. Берш	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
45. Речной окунь	Пресноводный	Рео-лимнофил	Фитофил	Хищник-бентофаг
46. Ерш	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммофитофил	Бентофаг
47. Головешка-ротан	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Эврифаг
48. Бычок-кругляк	Морской, пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
49. Трубноносый бычок (луноподобный)	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
50. Подкаменщик	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг

Ядро пелагического комплекса составляют в Рыбинском водохранилище – тюлька, синец, окунь, чехонь, ряпушка, уклейка, молодь леща и плотвы. В Угличском, Иваньковском и Верхневолжском водохранилищах – синец, окунь, уклейка, снеток, чехонь, молодь леща и плотвы. На мелководьях и в устьях рек доминируют плотва, окунь, ерш, щука и младшие возрастные группы большинства фитофильных видов рыб. Из хищных рыб в открытой пелагиале доминируют судак, берш, жерех и крупный окунь. На глубинах

преобладают судак, щука, налим, сом, а на мелководьях – щука, окунь, ерш, молодь судака и жереха. Основными кормовыми объектами для хищных рыб являются тюлька, ерш, молодь окуня, ряпушка и молодь фитофильных видов рыб. Основу кормовой базы для бентосоядных рыб составляют хирономиды, олигохеты и моллюски. Среди моллюсков наибольшее значение имеет дрейссена. Основной ее потребитель – плотва. В последние годы в связи со значительным увеличением численности популяций *Gmelinoides fasciatus* возросла ее роль в питании леща. У планктофагов в пище доминируют планктонные ракообразные (босмины, дафнии, эуритемора и проч.) и фитопланктон. Наиболее многочисленным фитофагом в водоемах бассейна является плотва, а именно ее мелкая растительная форма, обитающая в прибрежьях и притоках (Касьянов, Изюмов, 1997). В настоящее время считается, что по всем трофическим группам в водохранилищах Верхней Волги характерно недоиспользование кормовых ресурсов (Поддубный, 1978; Poddubny, Galat, 1995). Подавляющее большинство видов рыб бассейна Верхней Волги относятся к весенне-нерестующим. Созревают эти виды рыб позже, чем на Средней и Нижней Волге. Так лещ в среднем вступает в нерест в возрасте 7-8 лет, а основная репродуктивная часть популяций представлена 12-14 летними особями (Володин, 1982). Аналогично на год-два сдвинуты сроки созревания и у других видов, кроме видов арктически-пресноводного и бореально-предгорного комплексов. Весенний нерест начинается, как правило, при температуре воды +12-14°C. Осенне-зимний нерест присущ только ряпушке и налиму. У щуки и язя нерест ранневесенний, при температурах +6-9°C и начинается с момента распыления льда. К поздневесенним и летненерестующим рыбам относятся виды, для которых требуются температуры не ниже +16-18°C (уклейка, сом, карась, сазан, тюлька, линь). Как правило, такие температуры в бассейне Верхней Волги достигаются во второй половине июня - в июле. В бассейне Верхней Волги у большинства видов нерест одновременный. Порционный нерест присущ ершу, тюльке, линю, уклейке, карасям, пескарю, гольцу, щиповкам, верховке, сазану. Однако количество порций икры, выметываемых в течение сезона не превышает двух. За исключением пелагофилов все виды бассейна нерестятся на защищенных мелководьях или идут на нерест в притоки. У ряда видов, отмечается наличие отчетливо выраженных нерестовых миграций из водохранилищ в реки бассейна: лещ, синец, судак, налим, жерех (Поддубный, 1971). Молодь большинства видов также сосредоточена и нагуливается на мелководьях и в притоках. В связи с этим существенное влияние на качественные и количественные показатели воспроизводства оказывают такие факторы, как колебания уровня и

интенсивное зарастание и заболачивание литоралей. Особенно сильно выражен этот процесс на Ивановском водохранилище (Фортунатов, 1978; Поддубный и др., 1998).

Виды, населяющие Верхнюю Волгу, в основном сгруппированы по двум основным типам пространственной популяционной структуры (Слынько, 1997). В первую входят виды с развитой субпопуляционной структурой. К ним относятся плотва, елец, ерш и большинство сугубо реофильных видов, населяющих притоки. Ко второй группе можно отнести виды не образующие генетически детерминированных субпопуляций – лещ, синец, густера, уклейка, язь, чехонь, судак, щука, ряпушка, окунь. Последние, как правило, формируют в пределах каждого водохранилища генетически однородную популяцию. Исключение составляет только популяции этих видов в Рыбинском водохранилище. Здесь они образуют две независимые популяционные группировки в западной (моложской) и восточной (шекснинской) частях водохранилища. Такая особенность популяций в Рыбинском водохранилище объясняется тем, что в основном его ихтиофауна формировалась не на базе волжских популяций, а на базе независимых ранее популяций рр. Молога и Шексна. Популяции сугубо речных видов из разных рек генетически значительно различаются между собой, однако в пределах рек дифференциации не наблюдается.

Практически все виды, которые относятся к исчезающим, редким, эндемичным для бассейна и малочисленным внесены в международную Красную книгу, в Красную Книгу России и в региональные списки особо охраняемых видов (табл. 3.1). Исключение составляют виды вселенцы. Особого внимания требуют такие редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды, как ручьевая минога, стерлядь, форель, нельма, хариус, оба вида подустов, голавль, озерный голянь. Эти виды во многом определяют специфику ихтиофауны бассейна Верхней Волги. Их численность неуклонно снижается (за исключением в последние годы хариуса и ручьевой миноги). Вылов этих видов строго запрещен и преследуется по законам РФ. Широко применяется такая мера охраны, как полный запрет на лов рыбы в малых реках, впадающих в водохранилища. В последнее десятилетие активно применяется круглогодичный запрет на промысловый лов рыбы в устьевых участках рек и прилегающих районах водохранилищ. Повсеместно введен запрет на промысел и любительское рыболовство в периоды нереста. Сам лов регулируется путем ежегодного установления квот вылова и определения районов лова.

3.1.2. Средняя Волга

От Рыбинского водохранилища и до средней части Горьковского водохранилища Средняя Волга расположена в северо-западной подобласти Атлантико-континентальной лесной климатической области Умеренного пояса, весь остальной участок расположен в юго-восточной подобласти (Алисов, 1956). На большей части территории бассейна влияние атлантических воздушных масс ослабевает, усиливается воздействие внутриконтинентальных и арктических, климат более континентальный. Среднемесячные зимние температуры до -24°C , летние - до $+25^{\circ}\text{C}$. Ледовый покров на участках Горьковского и Чебоксарского водохранилища в среднем удерживается с 20-го ноября до конца апреля - первой декады мая, на участке Куйбышевского водохранилища - с конца ноября - начала декабря до 20 апреля - 10 мая. Средняя продолжительность вегетационного периода 120-170 дней. Пик вегетации - с середины июня по конец июля (Гончаренко, 1972; Кожевников, Лесникова, 1975; Лукин, 1975). На участке Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в бассейне Средней Волги преобладают дерново-подзолистые среднегумусированные почвы. На участке Куйбышевского водохранилища до Камского устья включительно доминируют серые лесные почвы, а в районе нижнего участка Куйбышевского водохранилища комбинируются серые лесные, оподзоленные, выщелоченные, типичные среднегумусные и тучные мощные черноземные почвы (Афанасьева и др., 1979). На верхнем участке Горьковского водохранилища и в Чебоксарском водохранилище донные грунты представлены плотными песками в русловой части и легко заиленными песками с примесью гальки и плитняка - в прибрежье. В озерной части Горьковского водохранилища преобладают песчаные и песчанно-илистые грунты, в русловой части иловые отложения достигают 50-70 см (Кожевников, Лесникова, 1975). В Куйбышевском водохранилище донные грунты представлены песчаными и гравийно-галечными отложениями, в более глубоких местах - озерными и болотными илами, по всему ложу отчетливо выражен глинистый наиллок глубиной 40-50 см (Широков, 1964; Баранов, 1978). По своим физико-химическим и лимнологическим параметрам водохранилища Средней Волги в целом однотипны, характеризуются хорошей проточностью и повышенной долей аллохтонных веществ. Выделяются такие участки, как Горьковское водохранилище с низким уровнем минерализации и высокой гумификацией и Костромское расширение Горьковского водохранилища и Черемшанский залив Куйбышевского водохранилища наличием сезонных дефицитов ки-

слорода. По своим продукционным возможностям и биомассам планктона и бентоса Чебоксарское водохранилище относится к эвтрофному, а Горьковское и Куйбышевское водохранилища - к мезо-эвтрофным водоемам. Наибольшей зарастаемостью высшей водной растительностью характеризуются Костромское расширение и мелководные хорошо прогреваемые заливы озерных частей Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.

В настоящее время ихтиофауна Средней Волги содержит 72 видов, относящихся к 55 родам, 24 семействам, 12 отрядам, 2 классам (табл. 3.3).

Таблица 3.3. Видовой состав рыб бассейна Средней Волги

Виды и их таксономический статус	Распределение видов по бассейнам водохранилищ		
	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское
Класс CEPHALASPIDOMORPHI			
Отряд I. PETROMYZONTIFORMES			
Семейство I. Petromyzontidae BONAPARTE, 1832			
Род 1. CASPIOMYZON Berg, 1906			
1. Каспийская минога - <i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	-	-	++
Род 2. LAMPETRA Bonnaterre, 1788			
2. Ручьевая минога - <i>Lampetra planeri</i> (Bloch, 1784)	+++	+++	+++
Род 3. EUDONTOMYZON Regan, 1911			
3. Украинская минога - <i>Eudontomyzon mariae</i> (Berg, 1931)	-	++B	-
Группа PISCES			
Класс OSTEICHTHYES			
Подкласс ACTINOPTERYGII			
Отряд II. ACIPENSERIFORMES			
Семейство II. Acipenseridae BONAPARTE, 1832			
Род 4. ACIPENSER Linnaeus, 1758			
4. Стерлядь - <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	+++ A'	+++	+++ A'
5. Русский осетр - <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt, 1833	+ A'	++	+++ A'
6. Сибирский осетр - <i>Acipenser baerii</i> Brandt, 1869	++ A	++ A	++ A
Род 5. HUSO Brandt, 1869			
7. Белуга - <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	++
Семейство III. Polyodontidae BONAPARTE, 1832			
Род 6. POLYODON Lacepede, 1797			
8. Веслонос - <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	++ A	-	++ A
Отряд III. CLUPEIFORMES			
Семейство IV. Clupeidae CUVIER, 1816			
Род 7. ALOSA Link, 1790			

9. Каспийская сельдь - <i>Alosa kessleri</i> (Grimm, 1887)	-	-	+
Род 8. CLUPEONELLA Kessler, 1877			
10. Черноморско-каспийская килька - <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	+++++ B	++++ B	+++++ B
Отряд IV. SALMONIFORMES			
Подотряд SALMONOIDEI			
Семейство V. Salmonidae RAFINESQUE, 1815			
Род 9. SALMO Linnaeus, 1758			
11. Кумжа - <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758	++ A'	++ A'	++ A'
Род 10. HUCHO Günther, 1866			
12. Таймень - <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773)	-	-	++
Семейство VI. Coregonidae COPE, 1872			
Род 11. COREGONUS Lacepede, 1804			
13. Европейская ряпушка - <i>Coregonus albus</i> (Linnaeus, 1758)	++++ B	+++ B	+++ B
14. Пелядь - <i>Coregonus peled</i> (Gmelin, 1789)	++ A	++ A	++ A
15. Обыкновенный сиг - <i>Coregonus lavaretus</i> (Linnaeus, 1758)	++ A	-	-
Род 12. STENODUS Richardson, 1836			
16. Нельма (белорыбица) - <i>Stenodus leucichthys</i> (Guldenstadt, 1772)	++ A'	+	+A'
Семейство VII. Thymallidae GILL, 1884			
Род 13. THYMALLUS Link, 1790			
17. Европейский хариус - <i>Thymallus thymallus</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++
Подотряд OSMEROIDEI			
Семейство VIII. Osmeridae REGAN, 1913			
Род 14. OSMERUS Lacepede, 1803			
18. Корюшка - <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	++ B	-	-
Подотряд ESOCOIDEI			
Семейство IX. Esocidae CUVIER, 1817			
Род 15. ESOX Linnaeus, 1758			
19. Обыкновенная щука - <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++
Отряд V. ANGUILLIFORMES			
Семейство X. Anguillidae RAFINESQUE, 1810			
Род 16. ANGUILLA Schrank, 1798			
20. Обыкновенный угорь - <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	++A'	++	++ A'
Отряд VI. CYPRINIFORMES			
Семейство XI. Cyprinidae BONAPARTE, 1832			
Подсемейство Leuciscinae			
Род 17. ABRAMIS Cuvier, 1816			
21. Лещ - <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
22. Синец - <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
23. Белоглазка - <i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1814)	+++	+++	+++

Род 18. ALBURNOIDES Jeitteles, 1861			
24. Русская быстрянка - <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782)	+++	+++	++
Род 19. ALBURNUS Rafinesque, 1820			
25. Уклейка - <i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
Род 20. HYOPHTHALMICHTHYS Bleeker, 1859			
26. Белый толстолобик - <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	+ A	++ A	++ A
Род 21. ARISTICHTHYS Oshima, 1919			
27. Пестрый толстолобик - <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1846)	+ A	++ A	++ A
Род 22. ASPIUS Agassiz, 1835			
28. Жерех - <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Род 23. BLICCA Heckel, 1843			
29. Густера - <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
Род 24. CHONDROSTOMA Agassiz, 1835			
30. Обыкновенный подуст - <i>Chondrostoma nasus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	++
31. Волжский подуст - <i>Chondrostoma variable</i> Jakowlev, 1870	+	+	++
Род 25. LEUCASPIUS Heckel et Kner, 1858			
32. Верховка - <i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel, 1843)	+++++	+++++	+++++
Род 26. LEUCISCUS Cuvier (ex Klein), 1816			
33. Голавль - <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++
34. Елец - <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
35. Язь - <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
Род 27. PELECUS Agassiz, 1835			
36. Чехонь - <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Род 28. RUTILUS Rafinesque, 1820			
37. Плотва - <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++
Род 29. SCARDINIUS Bonaparte, 1837			
38. Красноперка - <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Род 30. PHOXINUS Rafinesque, 1820			
39. Озерный голянь - <i>Phoxinus perenurus</i> (Pallas, 1814)	+++	++	++
40. Обыкновенный голянь - <i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	++	++	++
Подсемейство Acheilognathinae			
Род 31. RHODEUS Agassiz, 1832			
41. Горчак - <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	+++	++	++ B
Подсемейство Gobioninae			
Род 32. GOBIO Cuvier, 1816			

42. Обыкновенный пескарь - <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Род 33. ROMANOLOBIO Banarescu, 1961			
43. Белоперый пескарь - <i>Romanogobio albipinnatus</i> (Lukasch, 1933)	+++	+++	+++
Подсемейство Barbinae			
Род 34. CTENOPHARYNGODON Steindachner, 1866			
44. Белый амур - <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	+ A	++ A	++ A
Подсемейство Cyprininae			
Род 35. CARASSIUS Jarocki, 1822			
45. Серебряный карась - <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
46. Золотой карась - <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++
Род 36. CYPRINUS Linnaeus, 1758			
47. Сазан - <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	++++A'	++++	++++A'
Подсемейство Tincinae			
Род 37. TINCA Cuvier, 1816			
48. Линь - <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++
Семейство XII. Catostomidae COPE, 1871			
Род 38. ICTIOBUS Rafinesque, 1820			
49. Малоротый буффало - <i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1819)	-	-	++ A
50. Большеротый буффало - <i>Ictiobus cypri-nellus</i> (Valenciennes, 1844)	-	-	++ A
51. Черный буффало - <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1819)	-	-	++ A
Семейство XIII. Balitoridae SWAINSON, 1839			
Род 39. BARBATULA Linck, 1789			
52. Голец - <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	+++
Семейство XIV. Cobitidae SWAINSON, 1839			
Род 40. COBITIS Linnaeus, 1758			
53. Сибирская щиповка - <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925	++++	++++	++++
54. Обыкновенная щиповка - <i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	++++	++++	++++
Род 41. MISGURNUS Lacepede, 1803			
55. Вьюн - <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++
Отряд VII. SILURIFORMES			
Семейство XV. Siluridae CUVIER, 1816			
Род 42. SILURUS Linnaeus, 1758			
56. Европейский сом - <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	+++	+++	++++
Семейство XVI. Ictaluridae TAYLOR, 1954			
Род 43. ICTALURUS Rafinesque, 1820			

57. Канальный сомик - <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	++ A	-	++ A
Отряд VIII. CYPRINODONTIFORMES			
Семейство XII. Poeciliidae BONAPARTE, 1838			
Род 44. POECILIA Bloch et Schneider, 1801			
58. Гуппи - <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	+++ B	+++ B	+++ B
Отряд IX. GADIFORMES			
Семейство XVIII. Lotidae JORDAN ET EVERMANN, 1898			
Род 45. LOTA Oken, 1817			
59. Налим - <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Отряд X. GASTEROSTEIFORMES			
Семейство XIX. Gasterosteidae BONAPARTE, 1831			
Род 46. PUNGITIUS Coste, 1848			
60. Малая южная колюшка - <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	-	-	++ B
Отряд XI. SYNGNATHIFORMES			
Семейство XX. Syngnathidae RAFINESQUE, 1810			
Род 47. SYNGNATHUS Linnaeus, 1758			
61. Черноморская пухлощекая рыба-игла - <i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald, 1831	-	-	++ B
Отряд XII. PERCIFORMES			
Подотряд PERCOIDEI			
Семейство XXI. Percidae CUVIER, 1816			
Род 48. STIZOSTEDION Rafinesque, 1820			
62. Судак - <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+++++ A'	+++++	+++++ A'
63. Берш - <i>Stizostedion volgense</i> (Gmelin, 1787)	+++	+++	+++
Род 49. PERCA Linnaeus, 1758			
64. Речной окунь - <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++
Род 50. GYMNOCEPHALUS Bloch, 1793			
65. Ерш - <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++
Подотряд GOBIOIDEI			
Семейство XXII. Eleotrididae REGAN, 1911			
Род 51. PERCCOTUS Dybowski, 1877			
66. Головешка-ротан - <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	++ B	++ B	++ B
Семейство XXIII. Gobiidae BONAPARTE, 1832			
Род 52. BENTHOPHILUS Eichwald, 1831			
67. Звездчатая пуголовка - <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	++ B	++ B	+++ B
Род 53. NEOGOBIUS Iljin, 1927			
68. Бычок-головач - <i>Neogobius iljini</i> Vasiljeva et Vasiljev, 1996	++ B	++ B	++ B
69. Бычок-кругляк - <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	++ B	++ B	++ B
70. Бычок-песочник - <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	++B	++B	++B

Род 54. PROTERORHINUS Smitt, 1899			
71. Трубканосый бычок (луноподобный) – <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Heckel, 1840)	++B	++B	++B
Отряд XII. SCORPAENIFORMES			
Подотряд COTTOIDEI			
Семейство XXIY. Cottidae BONAPARTE, 1832			
Род 55. COTTUS Linnaeus, 1758			
72. Обыкновенный подкаменщик - <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	+++	+++	+++

Условные обозначения: см. табл. 3.1.

Так же, как и на Верхней Волге количественную и качественную основу ихтиофаун водоемов Средней Волги составляют карповые и окуневые виды рыб. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется Куйбышевское водохранилище. Здесь присутствуют каспийские проходные виды рыб и рыбообразных (каспийская минога, русский осетр, белуга, каспийская проходная сельдь, белорыбица), сибирский элемент ихтиофауны таймень и ряд вселенцев (черноморско-каспийская тюлька, бычки, игла-рыба, украинская минога). Наибольшая плотность рыбного населения отмечается в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, наименьшая по всей Волге – в Чебоксарском (Поддубный и др., 1985). Донный комплекс ихтиофауны доминирует только в Чебоксарском водохранилище. В Горьковском и Куйбышевском доминируют пелагические виды рыб. В водохранилищах Средней Волги на уровне промысловых размеров представлены популяции стерляди, сазана, карася. Благодаря развитой системе притоков в бассейне Средней Волги сохранился представительный по числу видов реофильный комплекс: хариус, голец, елец, гольяны. Также имеются локальные, немногочисленные, но самоподдерживающиеся популяции таких видов, как ручьевая минога, верховка, голавль, белоглазка, подусты, кумжа.

На Средней Волге основу ихтиофауны составляют пелагические лимно- и лимнореофильные виды рыб, фитофилы по отношению к нерестовому субстрату и бентофаги по типу питания (табл. 3.4). В отличие от Верхней Волги, в ихтиофауне Средней (преимущественно в Куйбышевском водохранилище) представлены проходные виды рыб (русский осетр, белуга, каспийская минога и каспийская проходная сельдь). Выше доля растительноядных рыб и псаммо-литофилов по нерестовому субстрату, в основном за счет каспийских вселенцев и акклиматизантов. Ядро бентического комплекса ихтиоценозов Горьковского водохранилища составляют лещ, плотва, густера, налим, карась. На Чебоксарском и Куйбышевском в состав ядра входят также стерлядь, сазан, сом. Везде доминирует лещ – 70-80% в уловах. Пелагический комплекс более разнообразен по числу видов. Ядро пелагического комплекса во всех водохранилищах Средней Волги представлено тюлькой,

Таблица 3.4. Основные экологические характеристики рыб бассейна Средней Волги

Вид	Биологическая группа	Условия обитания	Нерестовый субстрат	Питание
1. Каспийская минога	Анадромный	Лимно-реофил	Псаммо-литофил	Эврифаг
2. Ручьевая минога	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Не питаются
3. Украинская минога	Пресноводный	Реофил		Не питаются
4. Стерлядь	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
5. Русский осетр	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Бентофаг-хищник
6. Сибирский осетр	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
7. Белуга	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
8. Каспийская сельдь	Анадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Бентофаг-Хищник
9. Черноморско-каспийская тюлька	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг
10. Кумжа	Пресноводный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
11. Таймень	Пресноводный	Рео-Лимнофил	Литофил	Хищник
12. Европейская ряпушка	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Псаммофил	Планктофаг
13. Пелядь	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Псаммофил	Планктофаг
14. Сиг	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
15. Белорыбица (нельма)	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
16. Хариус	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Литофил	Эврифаг
17. Корюшка	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Псаммофил	Планктофаг
18. Щука	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Хищник
19. Речной угорь	Катадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Эврифаг
20. Лещ	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
21. Синец	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
22. Белоглазка	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Фитофил	Фито-Планктофаг
23. Быстрянка	Пресноводный	Реофил	Литофил	Планктофаг
24. Густера	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
25. Белый толстолобик	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Фито- Планктофаг
26. Пестрый толстолобик	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг
27. Уклейка	Пресноводный	(Пелагический) Рео-лимнофил	Фитофил	Планктофаг
28. Жерех	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Псаммо-литофил	Хищник
29. Густера	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг

30. Волжский подуст	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
31. Верховка	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
32. Голавль	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Эврифаг
33. Елец	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Планкто-Бентофаг
34. Язь	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Эврифаг
35. Чехонь	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг- Хищник
36. Плотва	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-Бентофаг
37. Красноперка	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фитопланкто- Бентофаг
38. Озерный голянь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
39. Обыкновенный голянь	Пресноводный	Реофил	Литофил	Фито-бентофаг
40. Горчак	Пресноводный	Реофил	Остракофил	
41. Обыкновенный пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
42. Белоперый пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
43. Белый амур	Пресноводный	Лимнофил	Пелагофил	Фитофаг
44. Серебряный карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
45. Золотой карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
46. Сазан	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито-бентофаг
47. Линь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
48. Голец	Пресноводный	Реофил	Фито- Псаммофил	Бентофаг
49. Сибирская щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
50. Обыкновенная щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
51. Вьюн	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
52. Европейский сом	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
53. Гуппи	Пресноводный	Лимнофил	Живородящий	Планктофаг
54. Налим	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммофил	Хищник-Бентофаг
55. Малая южная колюшка	Морской, Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
56. Черноморская пухлощекая рыба-игла	Морской, Пресноводный	Лимно-реофил	Живородящий	Планктофаг
57. Судак	Пресноводный	(Пелагический) Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
58. Берш	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
59. Речной окунь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Хищник-Бентофаг
60. Ерш	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммо- Фитофил	Бентофаг

61. Головешка-ротан	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Эврифаг
62. Звездчатая пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
63. Бычок-головач	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
64. Бычок-кругляк	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
65. Бычок-песочник	Морской, пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
66. Трубноносый бычок (луноподобный)	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
67. Подкаменщик	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг

синцом, ряпушкой, чехонью, окунем, уклейкой, молодью леща, плотвы, густеры. Основу ихтиоценозов мелководий и в устьев рек составляют мелкая плотва, окунь, язь, елец, ерш, щиповка, щука, младшие возрастные группы леща, синца, густеры. В последние десятилетия в состав доминирующего комплекса вошли бычки. В малых реках региона многочисленны популяции гольца, щиповки, подкаменщика, пескарей, уклейки, язя, ельца и вьюна. Хариус многочислен в реках Костромской области. Основу хищных рыб в водохранилищах составляют в пелагиали судак, берш, жерех, крупный окунь, а на глубинах – сом, налим, крупная щука, ерш. На мелководьях можно встретить окуня, щуку, ерша, молодь судака, берша, жереха. Основными кормовыми объектами хищников являются тюлька, ерш, щиповка, молодь окуня и фитофильных видов рыб. У бентофагов в пищевом комке преобладают личинки хирономид, моллюски, олигохеты, высока доля остатков мак рофитов. У планктофагов на Горьковском водохранилище преобладают ветвистоусые и веслоногие планктонные ракообразные (*Bosmina*, *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Cyclops*, *Bythotrephes*, *Leptodora*), на Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах - планктонные ракообразные (*Heterocope*, *Leptodora*, *Daphnia*) (Иванова и др., 1978). В последние годы у бентофагов в питании значительно возросла доля полихеты (*Hypania invalida*) и байкальского бокоплава (*Gmelinoides fasciatus*), у планктофагов - увеличилась доля фитопланктона. Основными фитофагами в Горьковском и Чебоксарском водохранилище являются растительная форма плотвы, караси и сазан, на Куйбышевском водохранилище - к ним добавляются толстолобики и белый амур. В целом на водохранилищах обеспечен стабильно высокий уровень кормовой базы рыб и характерно некоторое недоиспользование кормовых ресурсов (Поддубный, 1978; Евланов и др., 2000).

Подавляющее большинство видов рыб Средней Волги относятся к весенне-нерстующим. Высока доля и летне-нерстующих рыб. К осенне-нерстующим относятся ряпушка, форель, белорыбица, к зимне-нерстующим – налим. Для многих массовых видов рыб усилилась тенденция по более раннему созреванию и растянутости нереста, возросла доля короткоцикловых видов, в основном за счет вселенцев (Евланов и др., 2000). Для половины всех видов рыб на Средней Волге характерен порционный и гнездовой типы нереста. Однако, как правило, количество порций за сезон не превышает двух. Основные нерестилища фитфильных и псаммо-литофильных видов рыб расположены в защищенных мелководьях, заливах водохранилищ и реках бассейна. Нерестовые миграции хорошо выражены не только у типично проходных видов рыб, но и большинства жилых видов. В бассейне Горьковского водохранилища у леща сложилась особая форма нерестовой и покатной миграции. Часть водохранилищной популяции леща поднимается на нерест по рекам в озера Неро и Галичское, преодолевая в последнем случае свыше 150 км. После нереста взрослые особи возвращаются в водохранилище, а молодь нагуливается в озерах до 3-4-летнего возраста, а затем скатываются в водохранилище (Слынько, Кияшко, 2000). Популяционная структура у всех жилых видов аналогична таковой в водоемах Верхней Волги. Так, у леща только в Куйбышевском водохранилище наблюдается пространственная генетическая дифференциация популяций волжской и камской частей водохранилища. Генетически независимы и популяции жилого озерного леща в озерах Неро и Галичское (бассейн Горьковского водохранилища).

В настоящее время к категориям крайне редких или находящихся под угрозой исчезновения в бассейне Средней Волги относятся все проходные виды рыб и рыбообразных, а также ручьевая форель, таймень, нельма, волжский подуст, голавль, обыкновенный голянь, горчак, угорь. Значительно снизилась численность и устойчивость популяций реофильных видов. Все эти виды находятся под особой охраной и их вылов полностью запрещен, а они внесены в Красные Книги, от международной, до федеральных и региональных. Несмотря на это пока не удается остановить падение их численности и предотвратить угрозу исчезновения. Из также особо охраняемых видов несколько стали восстанавливать свою численность такие виды, как ручьевая минога и хариус, вследствие снижения эвтрофикации малых рек. Особое внимание в регионе уделяется стерляди. Промысел этого вида на Куйбышевском и Чебоксарском водохранилищах неуклонно снижается, а на Горьковском стерлядь уже не относится к категории промысловых видов. В отношении стерляди, форели и угря проводятся мероприятия по оказанию рыбоводной помощи (выращивание молоди на рыбоводных заводах и специальных воспроизводственных станциях и выпуск ее в естественные водоемы).

3.1.3. Нижняя Волга

Верхняя часть Саратовского водохранилища, до впадения реки Самара, расположена в лесостепной зоне Атлантико-континентальной климатической области Суббореального пояса. Далее весь участок Саратовского водохранилища и Волгоградского водохранилища до впадения р. Еруслан проходит в степной зоне. Ниже р. Еруслан и практически до дельты расположена зона полупустыни. Дельта находится в зоне пустыни (Алисов, 1956). Волго-Ахтубинская пойма вместе с дельтой – своеобразный оазис (Фортунатов, 1978). При ничтожном количестве осадков пойма покрыта пышной луговой, кустарниковой, а местами древесной растительностью. Увлажнение обеспечивается поступлением транзитных вод, приносимых Волгой во время половодья. Климатические особенности Нижнего Поволжья имеют сложную структуру (Яковлева, 1975; Небольсина, 1975; Фортунатов, 1978; Евсеева, Кузнецова, 1986). В целом климат засушливый. Районы Саратовского и Волгоградского водохранилищ находятся под влиянием преимущественно Сибирских и потерявших часть водного запаса Атлантических воздушных масс. Волго-Ахтубинская пойма и дельта непосредственно примыкают к барической ложбине Каспийского моря, представляющего собой область сходимости воздушных потоков – Атлантического, Сибирского, Ирано-Афганского. Происходит трансформация воздушных масс, поступающих из умеренных широт, в тропический воздух, что резко увеличивает засушливость. Климат всей Нижней Волги, в особенности пойма и дельта находятся под непосредственным влиянием Каспийского моря, формирующего самостоятельные морские воздушные массы. Среднегодовые зимние температуры $-12 - -16^{\circ}\text{C}$ на большей части Нижней Волги и $-8 - -12^{\circ}\text{C}$ – в районе дельты. Среднегодовые летние $+20 - +24^{\circ}\text{C}$ на участке Саратовского и Волгоградского водохранилищ и $+24 - +28^{\circ}\text{C}$ на участке поймы и дельты. Ледостав в среднем длится с первой декады декабря до первой декады апреля на водохранилищах и до конца марта в пойме и дельте. Отмелая зона взморья Волги ежегодно покрывается льдом, встающем на 6-12 дней раньше, чем в рукавах и протоках дельты. Лед непрочный, его толщина не превышает 25-30 см и характеризуется сильным торошением. Пик вегетационного периода - июль. Почвы в районе Саратовского и верхней части Волгоградского водохранилищ относятся к обыкновенным и южным среднетощим черноземам. В районе остальной части Волгоградского водохранилища почвы темнокаштановые и

каштановые с повышенной гумусностью. Для районов поймы и дельты характерны светлокаштановые и бурые почвы, солонцовые комплексы, песчаные массивы и пятна солончаков (Афанасьева и др., 1979; Русаков, 1991). Основными грунтами водохранилищ являются средние и мелкие пески. В Волгоградском водохранилище возрастает доля супесей и рыхлого песка. Значительная заиленность присуща только нижним плесам. На участках поймы и дельты доминирует песчанно-супесчаный аллювий, на участках со спокойным течением накапливается суглинистый аллювий. В нижней части дельты высока доля ракушечника. В ильменах и старицах отмечается значительное илонакопление и формирование буровато-сизого перегнойного горизонта. Характерна засоленность грунтов, особенно в дельте, которая обусловлена, как выходом древних солончаковых пород, так и воздействием вод Каспийского моря. По величинам первичной продукции и данным по биомассам фито-, зоопланктона и зообентоса водохранилища Нижней Волги относятся к категории мезотрофных, а пойма и дельта в целом к мезозвтрофным (Когнева, Solovyova, 1998; Романенко, 1978; Астраханский заповедник, 1991; Ривьер, Дзюбан, 1978; Мордухай-Болтовской, 1978; Каспийское море ..., 1989).

В настоящее время ихтиофауна Нижней Волги насчитывает 89 видов рыбообразных и рыб, относящихся к 61 роду, 23 семействам, 14 отрядам, 2 классам (**табл. 3.5**). Половину всех видов составляют представители семейства Карповых. Характерными чертами ихтиофауны бассейна является наличие видов эндемичных каспийских Осетровых и высокая доля морских видов, прежде всего бычков и Сельдевых. Представители последних двух групп занимают преимущественно район нижнего участка дельты, наиболее сильно подверженного влиянию морских вод. В целом, рыб морского происхождения, обитающих в Нижней Волге, преимущественно в пойменно-дельтовом участке - 22 вида. Так, в течение 2-4 дней соленость на этом участке, а также на прилегающем взморье может меняться от 0 до 4‰, а мористее может достигать 12‰ (Байдин, Скриптунов, 1986). Нижняя Волга наиболее богата проходными и полупроходными видами. Целый ряд типично пресноводных видов представлены в бассейне Нижней Волги, как туводными, так и полупроходными формами (лещ, синец, белоглазка, густера, чехонь, плотва, жерех, сазан, судак, берш). Видовое разнообразие рыб уменьшается по направлению от дельты Волги к Саратовскому водохранилищу, при этом уменьшается количество как количество туводных, так и проходных видов (**табл. 3.6**).

Таблица 3.5. Видовой состав рыб бассейна Нижней Волги

Виды и их таксономический статус	Распределение видов по бассейнам водохранилищ и участков реки			
	Саратовское	Волгоградское	Волго-Ахтубинская пойма	Дельта Волги
Класс CEPHALASPIDOMORPHI				
Отряд I. PETROMYZONTIFORMES				
Семейство I. Petromyzontidae BONAPARTE, 1832				
Род 1. CASPIOMYZON Berg, 1906				
1. Каспийская минога - <i>Caspiomyzon wagneri</i> (Kessler, 1870)	++	++++	++++	+++++
Группа PISCES				
Класс OSTEICHTHYES				
Подкласс АСТИНОПТЕРЫГИИ				
Отряд II. ACIPENSERIFORMES				
Семейства II. Acipenseridae BONAPARTE, 1832				
Род 2. ACIPENSER Linnaeus, 1758				
2. Стерлядь - <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	+++++ A'	+++++ A'	+++	+
3. Русский осетр - <i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt, 1833	+	++ A'	++++ A'	+++++
4. Персидский осетр - <i>Acipenser persicus</i> Bordin, 1897	-	-	++	++
5. Шип - <i>Acipenser nudiventris</i> Lovetsky, 1828	-	++ A'	++ A'	++
6. Севрюга - <i>Acipenser stellatus</i> , Pallas, 1771	-	++ A'	+++ A'	++++
Род 3. HUSO Brandt, 1869				
7. Белуга - <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758)	+ A'	++ A'	+++ A'	+++ A'
Отряд III. CLUPEIFORMES				
Семейство III. Clupeidae CUVIER, 1816				
Род 4. ALOSA Link, 1790				
8. Каспийско-черноморский пузанок - <i>Alosa caspia</i> (Eichwald, 1838)	+ B	+++ B	+++	++++
9. Большеглазый пузанок - <i>Alosa saposchnikowii</i> (Grimm, 1887)	-	-	-	++
10. Астраханский пузанок - <i>Alosa sphaerocephala</i> (Berg, 1913)	-	-	-	++
11. Каспийская сельдь - <i>Alosa kessleri</i> (Grimm, 1887)	+	+	+++	++++
Род 5. CLUPEONELLA Kessler, 1877				
12. Черноморско-каспийская тюлька - <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	+++++ B	+++++ A'	+++++	+++++
Отряд IV. SALMONIFORMES				
Подотряд SALMONOIDEI				
Семейство IV. Salmonidae RAFINESQUE, 1815				
Род 6. SALMO Linnaeus, 1758				
13. Кумжа - <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758	+ A'	+ A'	++	++
Род 7. ONCORHYNCHUS Suckley, 1861				

14. Кета - <i>Oncorhynchus keta</i> (Valbaum,1792)	-	-	-	++ A
Семейство Y. Coregonidae COPE, 1872				
Род 8. COREGONUS Lacepede, 1804				
15. Европейская ряпушка - <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus,1758)	++ B	++ B	-	-
16. Пелядь - <i>Coregonus peled</i> (Gmelin,1789)	++ A	++ A	-	-
Род 9. STENODUS Richardson, 1836				
17. Белорыбца - <i>Stenodus leucichthys</i> (Guldens-tadt,1772)	+	+	++	++
Подотряд OSMEROIDEI				
Семейство YI. Osmeridae REGAN, 1913				
Род 10. OSMERUS Lacepede, 1803				
18. Корюшка - <i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus,1758)	++ B	-	-	-
Подотряд ESOCOIDEI				
Семейство YII. Esocidae CUVIER, 1817				
Род 11. ESOX Linnaeus, 1758				
19. Щука - <i>Esox lucius</i> Linnaeus,1758	+++++	+++++	+++++	+++++
Отряд Y. ANGUILLIFORMES				
Семейство YIII. Anguillidae RAFINESQUE, 1810				
Род 12. ANGUILLA Schrank, 1798				
20. Речной угорь - <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus,1758)	+ A'	+ A'	+ A'	+ A'
Отряд YI. CYPRINIFORMES				
Семейство IX. Cyprinidae BONAPARTE, 1832				
Подсемейство Leuciscinae				
Род 13. ABRAMIS Cuvier, 1816				
21. Лещ - <i>Abramis brama</i> (Linnaeus,1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
22. Синец - <i>Abramis ballerus</i> (Linnaeus,1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
23. Белоглазка - <i>Abramis sapa</i> (Pallas,1814)	++++	++++	+++	++
Род 14. VIMBA Fitzinger, 1873				
24. Рыбец - <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus,1758)	+	+++A'	+++A'	+++
Род 15. ALBURNOIDES Jeitteles, 1861				
25. Русская быстрянка - <i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch,1782)	++	++	++	++
Род 16. ALBURNUS Rafinesque, 1820				
26. Уклейка - <i>Alburnus alburnus</i> ((Linnaeus,1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 17. HYPOPHthalmichthys Bleeker, 1859				
27. Белый толстолобик - <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes,1844)	++ A	+++ A	+++ A	+++ A
Род 18. ARISTICHTHYS Oshima, 1919				
28. Пестрый толстолобик - <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson,1846)	+++ A	+++ A	+++ A	+++ A
Род 19. ASPIUS Agassiz, 1835				
29. Жерех - <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus,1758)	++++	++++	++++	++++
Род 20. BLICCA Heckel, 1843				
30. Густера - <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus,1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 21. CHALCALBURNUS Berg, 1932				
31. Шемая - <i>Chalcalburnus chalcoides</i> (Guldens-tadt,1772)	-	-	++	++
Род 22. CHONDROSTOMA Agassiz, 1835				

32. Волжский подуст - <i>Chondrostoma variabile</i> Jakowlev, 1870	++	++	++	++
Род 23. LEUCASPIUS Heckel et Kner, 1858				
33. Верховка - <i>Leucaspius delineatus</i> (Heckel, 1843)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 24. LEUCISCUS Cuvier (ex Klein), 1816				
34. Голоавль - <i>Leuciscus cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	+++
35. Елец - <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++
36. Язь - <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
37. Елец Данилевского - <i>Leuciscus danilewskii</i> (Kessler, 1877)	-	+B	+B	-
Род 25. PELECUS Agassiz, 1835				
38. Чехонь - <i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 26. RUTILUS Rafinesque, 1820				
39. Вырезуб - <i>Rutilus frisii</i> Nordman, 1840	+	+	++	++
40. Плотва - <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 27. SCARDINIUS Bonaparte, 1837				
41. Красноперка - <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
Подсемейство Acheilognathinae				
Род 28. RHODEUS Agassiz, 1832				
42. Горчак - <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	-	++ B	++ B	++ B
Подсемейство Gobioninae				
Род 29. GOBIO Cuvier, 1816				
43. Обыкновенный пескарь - <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)	++++	+++	++	++
Род 30. ROMANOGBIO Banarescu, 1961				
44. Белоперый пескарь - <i>Romanogobio albipinnatus</i> (Lukasch, 1933)	++	++	++	++
Род 31. Pseudorasbora Bleeker, 1859				
45. Амурский чебачок - <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	-	+B	-	-
Подсемейство Barbinae				
Род 32. BARBUS Cuvier et Cloquet, 1816				
46. Короткоголовый усач - <i>Barbus brachycephalus</i> Kessler, 1872	-	+	+	++
47. Усач булат-май - <i>Barbus capito</i> (Güldenstädt, 1773)	-	-	-	++
Род 33. CTENOPHARYNGODON Steindachner, 1866				
48. Белый амур - <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	++ A	++ A	++ A	++ A
Род 34. MYLOPHARYNGODON Peters, 1881				
49. Черный амур - <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846)	-	++ A	++ A	++ A
Подсемейство Cyprininae				
Род 35. CARASSIUS Jarocki, 1822				
50. Серебряный карась - <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
51. Золотой карась - <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	+++

Род 36. CYPRINUS Linnaeus, 1758				
52. Сазан - <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	++++ A'	+++++	+++++	+++++
Подсемейство Tincinae				
Род 37. TINCA Cuvier, 1816				
53. Линь - <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	++++	++++
Семейство X. Catostomidae COPE, 1871				
Род 38. ICTIOBUS Rafinesque, 1820				
54. Малоротый буффало - <i>Ictiobus bubalus</i> (Rafinesque, 1819)	++ A	++ A	++ A	-
55. Большеротый буффало - <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	++ A	++ A	++ A	-
56. Черный буффало - <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1820)	++ A	++ A	++ A	-
Семейство XI. Balitoridae SWAINSON, 1839				
Род 39. BARBATULA Linck, 1789				
57. Голец - <i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	+++
Семейство XII. Cobitidae SWAINSON, 1839				
Род 40. COBITIS Linnaeus, 1758				
58. Сибирская щиповка - <i>Cobitis melanoleuca</i> Nichols, 1925	++++	++++	++++	++++
59. Обыкновенная щиповка - <i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	++++	++++	++++	++++
Род 41. MISGURNUS Lacepede, 1803				
60. Вьюн - <i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	+++	+++	+++	+++
Отряд VII. SILURIFORMES				
Семейство XIII. Siluridae CUVIER, 1816				
Род 42. SILURUS Linnaeus, 1758				
61. Европейский сом - <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	++++	++++	++++	++++
Order VIII. CYPRINODONTIFORMES				
Семейство XIV. Poeciliidae BONAPARTE, 1838				
Род 43. GANBUSIA Poy, 1854				
62. Гамбузия - <i>Gambusia holbrooki</i> (Girard, 1859)	-	-	++ A	++ A
Род 45. POECILIA Bloch et Schneider, 1801				
63. Гуппи - <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	++ B	++ B	-	++ B
Отряд IX. ATHERINIFORMES				
Семейство XV. Atherenidae GÜNTHER, 1861				
Род 46. ATHERINA Linnaeus, 1758				
64. Атерина - <i>Atherina boyeri</i> Risso, 1826	-	-	-	++
Отряд X. GADIFORMES				
Семейство XVI. Lotidae JORDAN ET EVERMANN, 1898				
Род 47. LOTA Oken, 1817				
65. Налим - <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758)	++	++	++	++
Отряд XI. GASTEROSTEIFORMES				
Семейство XVII. Gasterosteidae BONAPARTE, 1831				
Род 48. PUNGITIUS Coste, 1848				
66. Малая южная колюшка - <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	++ B	++ B	++	+++

Отряд XII. SYNGNATHIFORMES				
Семейство XYIII. Syngnathidae RAFINESQUE, 1810				
Род 49. SYNGNATHUS Linnaeus, 1758				
67. Черноморская пухлощекая рыба-игла - <i>Syngnathus nigrolineatus</i> Eichwald, 1831	++ B	++ B	+++ B	++++ B
Отряд XIII. PERCIFORMES				
Подотряд PERCOIDEI				
Семейство XIX. Percidae CUVIER, 1816				
Род 50. STIZOSTEDION Rafinesque, 1820				
68. Судак - <i>Stizostedion lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	+++++	+++++	+++++	+++++
69. Берш - <i>Stizostedion volgense</i> (Gmelin, 1787)	+++	+++	+++	+++
Род 51. PERCA Linnaeus, 1758				
70. Речной окунь - <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	+++++	+++++	+++++	+++++
Род 52. GYMNOCEPHALUS Bloch, 1793				
71. Ерш - <i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	++++	++++	++++	++++
Подотряд GOBIOIDEI				
Семейство XX. Eleotrididae REGAN, 1911				
Род 53. PERCCOTUS Dybowski, 1877				
72. Головешка-ротан - <i>Perccottus glenii</i> Dybowski, 1877	++ B	-	-	-
Семейство XXI. Gobiidae BONAPARTE, 1832				
Род 54. BENTHOPHILUS Eichwald, 1831				
73. Казахская пуголовка - <i>Benthophilus casachicus</i> Rahimov, 1978	-	-	++	++
74. Зернистая пуголовка - <i>Benthophilus granulatus</i> Kessler, 1877	-	-	+++	++++
75. Каспийская пуголовка - <i>Benthophilus macrocephalus</i> (Pallas, 1787)	-	-	-	++
76. Азовская пуголовка - <i>Benthophilus magistri</i> Iljin, 1927	-	-	-	++
77. Пуголовка Махмудбекова - <i>Benthophilus mahmudbejovi</i> Rahimov, 1976	-	++	+++	++++
78. Звездчатая пуголовка - <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	++B	++B	+++	+++
Род 55. CASPIOSOMA Iljin, 1927				
79. Каспиосома - <i>Caspiosoma caspium</i> (Kessler, 1877)	-	-	++	++
Род 56. HYRCANOGOBIUS Iljin, 1928				
80. Бычок Берга - <i>Hyrceanogobius bergi</i> Iljin, 1928	-	-	-	++
Род 57. KNIPOWITSCHIA Iljin, 1927				
81. Бычок-бубыр - <i>Knipowitschia caucasica</i> (Berg, 1916)	-	-	-	++
82. Длиннохвостый бычок Книповича - <i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessler, 1877)	-	-	-	++
Род 58. NEOGOBIUS Iljin, 1927				
83. Бычок-песочник - <i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	+++	+++	+++	+++
84. Бычок-головач - <i>Neogobius iljini</i> Vasiljeva et Vasiljev, 1996	++B	++B	+++	+++

85. Бычок-кругляк - <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	++B	++B	+++	+++
86. Бычок-гонец – <i>Neogobius gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	-	-	+++	+++
Genus 59. PROTERRHINUS Smitt, 1899				
87. Трубноносый бычок (луноподобный) - <i>Proterorhinus semilunaris</i> (Pallas, 1814)	++ B	++B	+++	++++
Подотряд CHANNOIDEI				
Семейство XXII. Channidae BERG, 1940				
Род 60. CHANNA Scopoli, 1777				
88. Змееголов - <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	-	-	+ A	-
Отряд XIY. SCORPAENIFORMES				
Подотряд COTTOIDEI				
Семейство XXIII. Cottidae BONAPARTE, 1832				
Род 61. COTTUS Linnaeus, 1758				
89. Обыкновенный подкаменщик - <i>Cottus gobio</i> Linnaeus, 1758	++	++	++	++

Условные обозначения: см. табл. 3.1.

Таблица 3.6. Количество видов рыб различных экологических групп в бассейне Нижней Волги

Участок	Общее кол-во видов	Пресноводные виды	Анадромные виды	Полуанадромные виды	Морские виды
Дельта	78	45	15	10	23
Волго-Ахтубинская пойма	73	50	13	10	11
Волгоградское в/х	67	50	10	0	-
Саратовское в/х	62	50	7	0	-

На Нижней Волге в отличие от Верхней и Средней Волги возрастает видовое разнообразие бентосного комплекса ихтиоценозов. Реофильные виды рыб сосредоточены преимущественно в притоках и в рукавах поймы и водохранилищ. Для Нижней Волги не отмечено полного исчезновения какого-либо из ранее существовавших видов, однако проявляются тенденции по сильному сокращению численностей популяций осетровых и белорыбицы в следствии перелома и нарушения в результате зарегулирования естественных проходов на нерест выше поймы (Волгоградская плотина).

После зарегулирования в ихтиофауне водохранилищ Нижней Волги доминируют рыбы лимнофильного комплекса, ядро которого составляют карповые – лещ, плотва, синец, густера, уклейка и окуневые – судак, окунь, ерш (табл. 3.7). Реофилы в водохранилищах малочисленны – стерлядь отлавливается в речных участках водохранилищ, а голавль, елец, подуст, белоглазка, жерех – в верховьях

речных плесов или притоках. В дельте и Волго-Ахтубинской пойме соотношение реофилов и лимнофилов выравнивается. Во многом количество реофилов возрастает за счет бычков и сельдевых. Количество пелагических видов приблизительно равно количеству придонных видов, однако, по ихтиомассе первые значительно превосходят вторых, прежде всего за счет обилия стад сельдевых, в основном тюльки (Казанчеев, 1981). Для ихтиофауны Нижней Волги характерно наличие не только "жилых" пресноводных форм и видов, но и значительное количество "проходных", нагуливающих в Каспии и на нерест мигрирующих в р. Волгу, и "полупроходных".

Таблица 3.7. Основные экологические характеристики рыб бассейна Нижней Волги

Виды	Экологическая группа	Условия обитания	Нерестовый субстрат	Питание
1. Каспийская минога	Анадромный	Лимно-реофил	Псаммо-литофил	Эврифаг
2. Стерлядь	Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
3. Русский осетр	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Бентофаг-Хищник
4. Персидский осетр	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Бентофаг
5. Шип	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Бентофаг-Хищник
6. Севрюга	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Бентофаг-Хищник
7. Белуга	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
8. Каспийско-черноморский пузанок	Морской, анадромный	(Пелагический) Лимно-реофил	Пелагофил	Планктофаг
9. Большеглазый пузанок	Морской	Лимно-реофил	Пелагофил	Бентофаг-Хищник
10. Аграханский пузанок	Морской	Лимно-реофил	Пелагофил	Хищник
11. Каспийская сельдь	Анадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Бентофаг-Хищник
12. Черноморско-каспийская тюлька	Морской	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг
13. Кумжа	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
14. Белорыбца	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Хищник
15. Щука	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Хищник
16. Речной угорь	Катадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Эврифаг
17. Лещ	Пресноводный, анадромный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
18. Синец	Пресноводный, анадромный	(Пелагический) Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
19. Белоглазка	Пресноводный, анадромный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Фитофил	Фито Планктофаг
20. Рыбец	Анадромный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг

21. Русская быстрянка	Пресноводный	Реофил	Литофил	Планктофаг
22. Уклейка	Пресноводный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
23. Белый толстолобик	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Фито- Планктофаг
24. Пестрый толстолобик	Пресноводный	(Пелагический) Лимнофил	Пелагофил	Планктофаг
25. Жерех	Пресноводный, анадромный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Псаммо- литофил	Хищник
26. Густера	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
27. Шемая	Анадромный	Лимно-реофил	Литофил	Планктофаг
28. Волжский подуст	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
29. Верховка	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
30. Голавль	Пресноводный	Реофил	Литофил	Эврифаг
31. Елец	Пресноводный	Реофил	Литофил	Планкто- Бентофаг
32. Язь	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Эврифаг
33. Елец Данилевского	Пресноводный			
34. Чехонь	Пресноводный, анадромный	(Пелагический) Рео-Лимнофил	Пелагофил	Планкто- Хищник
35. Вырезуб	Пресноводный, анадромный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
36. Плотва	Пресноводный, анадромный	Лимнофил	Фитофил	Фитопланкто- Бентофаг
37. Красноперка	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фитопланкто- Бентофаг
38. Горчак	Пресноводный	Реофил	Ostrakophil	
39. Обыкновенный пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
40. Белоперый пескарь	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
41. Короткоголовый усач	Анадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Бентофаг
42. Усач булат-май	Анадромный	Лимно-реофил	Пелагофил	Бентофаг
43. Белый амур	Пресноводный	Лимнофил	Пелагофил	Фитофаг
44. Черный амур	Пресноводный	Лимнофил	Пелагофил	Бентофаг
45. Сербяный карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито- бентофаг
46. Золотой карась	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Фито- бентофаг
47. Сазан	Пресноводный, анадромный	Лимнофил	Фитофил	Фито- бентофаг
48. Линь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг
49. Голец	Пресноводный	Реофил	Phyto- Псаммофил	Бентофаг
50. Сибирская щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
51. Обыкновенная щиповка	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Бентофаг
52. Вьюн	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Бентофаг

53. Европейский сом	Пресноводный, анадромный	Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
54. Гамбузия	Пресноводный	Лимнофил	Живородящий	Планктофаг
55. Гуппи	Пресноводный	Лимнофил	Живородящий	Планктофаг
56. Атерина	Морской	Лимнофил	Фитофил	Планктофаг
57. Налим	Пресноводный	Лимно-реофил	Псаммофил	Ichthyo-Бентофаг
58. Малая южная колюшка	Морской, Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил гнездо	Бентофаг
59. Черноморская пухлощекая рыба-игла	Морской, Пресноводный	Лимно-реофил	Живородящий	Планктофаг
60. Судак	Пресноводный, анадромный	(Пелагический) Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
61. Берш	Пресноводный	Лимно-реофил	Фитофил	Хищник
62. Речной окунь	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Ихтио-Бентофаг
63. Ерш	Пресноводный	Лимно-реофил	Рсаммо-Фитофил	Бентофаг
64. Головешка-ротан	Пресноводный	Лимнофил	Фитофил	Эврифаг
65. Казахская пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
66. Зернистая пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
67. Каспийская пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
68. Азовская пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
69. Пуголовка Махмудбекова	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
70. Звездчатая пуголовка	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
71. Каспиосома	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
72. Бычок Берга	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
73. Бычок-бубырь	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
74. Длиннохвостый бычок Книповича	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
75. Бычок-песочник	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
76. Бычок-головач	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
77. Бычок-кругляк	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
78. Бычок-гонец	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммо-литофил	Бентофаг
79. Луноподобный бычок	Морской, Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг
80. Подкаменщик	Пресноводный	Реофил	Псаммофил	Бентофаг

Последние – это виды, среди которых часть популяции нагуливается в море, а на нерест поднимаются в Дельту. Кроме того приморская часть дельты является постоянной зоной обитания для целого ряда морских видов. Жилые виды составляют ядро ихтиофауны региона Нижней Волги. Массовые жилые виды – лещ, плотва, густера, синец, чехонь, сазан, линь, красноперка, карась, окунь, судак, берш, налим (всего 40 видов). В дельте Волги часть популяций леща, синца, плотвы, судака, сазана, чехони, жереха, белоглазки ведут полупроходной образ жизни: они нагуливаются в опресненных участках Каспийского моря, а на нерест поднимаются в протоки Ахтубинской поймы. Проходные виды – сетровые, пузанки, каспийская сельдь, рыбец, шемая и др. (всего 18 видов) – совершают анадромные миграции, поднимаясь на нерест до плотины Волгоградской ГЭС, но естественного подхода к нерестилищам в Волгоградском и Саратовском водохранилищах не имеют и частично пересаживаются с помощью рыбоподъемников Волгоградской ГЭС. Воспроизводство запасов полупроходных рыб Нижней Волги идет в основном за счет рыбообразных заводов. Особенности ихтиофауны водоемов нижней Волги определяются непосредственной связью этого участка Волги с Каспийским морем. Авандельта является зоной смешения представителей морского комплекса (бычки, колюшка, атерина, игла-рыба) и рыб типично пресноводного комплекса (щука, линь, красноперка, густера, карась, сом) (Козлов, 1993; Касымов, 1987). По типу размножения среди рыб, населяющих водоемы нижней Волги, преобладают фитофилы – карповые, вьюновые, окуневые и псаммолитофилы – осетровые, подусты, рыбец, бычки. В дельте Волги и в Волго-Ахтубинской пойме число псаммолитофилов увеличивается за счет бычков. На третьем месте по количеству видов стоят пелагофилы с пелагической или придонной пелагической икрой. Типичными представителями пелагофилов являются сельдевые, чехонь, акклиматизанты – толстолбики и амурь. Имеется один вид остракофил – горчак, и 2 вида живородящих – гамбузия и гуппи. У большинства видов рыб нерест единовременный (лещ, плотва, щука, сом, осетровые, лососевые, окуневые (кроме ерша). Часть видов выметывают икру порционно. К ним относятся все сельдевые виды рыб, сазан, линь, уклейка, густера, карась, красноперка, налим, 3 вида бычков, пескари, щиповка. В последние годы установлено, что часть единовременно нерестующих видов, имеющих в низовьях Волги полупроходные формы, перешли или переходят к порционному нересту – лещ, рыбец (Устарбеков, 2000). По срокам нереста доминируют весенненерестующие виды, нерест которых начинается в конце апреля - начале мая при температурах при 4-5°C (щука, жерех), 6-9°C – (белуга, осетр, стерлядь, язь, плотва, лещ и др.) или 14-17 (сельдевые, сазан, чехонь, красноперка и др.) и заканчивается в конце мая-начале июня при 17-27°C. Каспийская минога, шип не-

рестятся так же весной, но при более высоких температурах – +6-25°C. Менее многочисленные летнерестующие виды (линь, каспосома, севрюга, волжская сельдь, белый амур, сом, караси) откладывают икру при температурах 14-25°C. (Астраханский заповедник, 1991). Осеннерестующих видов в регионе мало, это налим, ряпушка, каспийская кумжа, белорыбица, некоторые акклиматизированные виды – кета, пелядь, нерестовые температуры их колеблются в пределах 6-8°C. Как правило, у всех видов нерест продолжается около месяца, но отдельные виды, такие как севрюга, сельдь-черноспинка начинают нерест в мае, а заканчивают в августе, при этом разгар нереста приходится на середину лета. Большинство видов, населяющих водоемы Нижней Волги, совершают нерестовые миграции (Поддубный, 1978; Pavlov, Vilenkin, 1989). В водохранилищах у жилых видов протяженность миграций невелика. В то же время проходные и полупроходные виды преодолевают расстояния от 100 до 500 км, поднимаясь из Каспия или опресненных его участков, прилегающих к дельте, на нерестилища, располагающиеся в Волго-Ахтубинской пойме и Волгоградском водохранилище, вплоть до плотины Волгоградской ГЭС. У проходных осетровых, полупроходного судака наблюдается 2 нерестового хода в течение года – весенний (яровые расы) и осенний (озимые расы). Некоторые виды (бычковые, каспийский пузанок, тюлька) размножаются как в море, так и в реках. Определяющим фактором эффективности естественного воспроизводства рыб в водохранилищах данного региона является уровень режим. В Саратовском водохранилище кратковременный подъём воды ранней весной, сопровождающийся резким ранним ее сбросом, и попуски воды из Волгоградского водохранилища для обводнения дельты в период нереста нарушают естественный ход нереста рыб. Такие изменения уровня воды вызывают осушение больших нерестовых площадей, гибель отложенной икры и отход неотнерестившихся производителей с нерестилищ в русловые участки, что влечет за собой резорбцию икры в полости тела рыб (Небольсина, 1975). В верхнем плесе это изменения на 3.5 - 4.5 м, в среднем – 1-1.5 м и в нижнем – на 0.2-0.3 м. В целом условия естественного воспроизводства рыб в водохранилищах Нижней Волги не являются оптимальными. Эффективность воспроизводства рыб в Волго-Ахтубинской пойме и дельте так же зависят от водности Волги в разные годы. Ихтиофауну Нижней Волги по характеру питания взрослых особей условно можно разделить на 5 категорий: фитофаги, планктофаги, бентофаги, хищники, эврифаги. Среди них самой многочисленной группой по количеству видов являются бентофаги. Они составляют более 50% от числа видов, населяющих этот регион Волги. Из жилых видов это лещ, плотва, сазан, караси, бычки, стерлядь и др. Основу их пищи составляют личинки насекомых, олигохеты, моллюски. Проходные осетровые по типу питания так же от-

носятся к бентофагам, но кроме моллюсков и личинок хирономид, значительная доля их рациона представлена рыбой. Количество планктофагов и хищников примерно одинаково, каждая группа составляет около 15% от общего количества видов. Ядро пелагического комплекса в водохранилищах состоит из жилых видов – тюльки, синца, уклейки. В дельте Волги к ним добавляется черноморский пузанок, шемая, атерина. Все эти виды обитают в толще воды и питаются зоопланктоном. Типичными и наиболее массовыми хищниками являются щука, налим, судак, берш, окунь, сом, белуга, белорыбица. Группы эврифагов и фитофагов немногочисленны по количеству видов. К типичным фитофагам можно отнести белого амура, красноперку и толстолобика обыкновенного, к эврифагам – чехонь, миногу, голавля, ротана, усач булат-май. (Рыбы СССР, 1969; Небольсина, 1975; Яковлева, 1975; Казанчеев, 1981). Продолжительность жизни рыб Нижней Волги у разных видов отличается значительно. Долгожителями являются осетровые: белуга живет до 60 лет, осетр до 40, севрюга до 30 лет. Наиболее короткий жизненный цикл у бычковых и сельдевых (1-3 года). Так же как и на Средней Волге, на Нижней наблюдается тенденция по увеличению доли короткоциклового вида и снижению средней продолжительности жизни в результате антропогенного воздействия (прежде всего промысла) у длинноциклового вида.

3.2. Основные факторы регулирования биоразнообразия в условиях водохранилищных экосистем

Одним из наиболее значимых факторов, воздействующих на ихтиоценозы, является колебание уровня режима зимовальных ям в водохранилищах (Poddubniy, Galat, 1997). Сезонная динамика этих колебаний определяется в первую очередь энергетическими, транспортными и водозаборными потребностями региона. Наибольший ущерб наносят предполоводные и зимние сработки уровня. В первом случае основные нерестилища фитофильных видов рыб оказываются осушенными, уменьшается производство кормовых объектов на литорали, интенсифицируется процесс зарастания мелководий высшей водной растительностью. Во втором – возникает угроза зимних заморов на локализованных зимовальных ямах. Следующими по значимости воздействия являются такие факторы, как водный транспорт, промышленные и бытовые стоки крупных городов и промышленных центров, сельскохозяйственные стоки и распашка прибрежных земель. По акватории Рыбинского водохранилища пролегает участок крупнейшей водно-транспортной артерии страны – Волго-Дон-Балтийская магистраль, а по акваториям Угличского и Ивановского водохранилища – ее западное от-

ветвление на гг. Москва и Тверь. Помимо прибойного воздействия судовой волны на литорали, несомненное воздействие оказывает утечка нефтепродуктов с нефтеналивных танкеров. Добыча нерудных ископаемых со дна водохранилищ, периодические зачистки, дноуглубительные работы на судовых магистралях и в районах водозаборов приводят к нарушению рельефа дна, смыванию ила, повышению мутности воды, вымыванию тяжелых металлов. Наиболее интенсивно такие работы проводятся на Ивановском и Угличском водохранилищах. В Рыбинском водохранилище они ведутся преимущественно в верхней части Волжского плеса и в верхней части Шекснинского плеса. В регионе Верхней Волги расположены такие крупные города и промышленные центры, как г. Тверь, г. Дубна (Иваньковское, Угличское водохранилища), г. Череповец и г. Рыбинск (Рыбинское водохранилище). В бассейне Верхней Волги ощущается влияние такого крупнейшего промышленно-технологического центра России, как г. Москва и Московская область. Наиболее сильное воздействие испытала ихтиофауна Рыбинского водохранилища в результате аварийного залпового сброса с очистных сооружений Череповецкого промышленного узла в 1987 г. (Влияние стоков ..., 1990). Эта экологическая катастрофа повлекла за собой значительное снижение численности, количественное и качественное нарушение воспроизводства. Последствия этого воздействия достоверно ощущались в Рыбинском водохранилище еще на протяжении 10 лет (Стрельников и др., 1997). Непосредственное влияние на ихтиоценозы оказывают сбросы подогретых вод с тепловых электростанций и очистных сооружений бытовых стоков крупных городов. Наиболее сильное влияние в бассейне оказывают тепловые сбросы г. Твери и Конаковской ГРЭС (Иваньковское водохранилище). Общая площадь подогретых вод в водохранилище – 5000 га. Сведение лесов на большей части побережий водохранилищ Верхней Волги и интенсивное использование химических удобрений в сельском хозяйстве региона привело к тому, что в 70-80-е гг. XX века водохранилища стали подвергаться интенсивной эвтрофикации за счет поверхностного сноса биогенов с полей. Практически полностью были подорваны ихтиоценозы большинства малых рек региона. И только с середины 90-х гг. вследствие сокращения использования химических удобрений, технологической реконструкции промышленных предприятий и водоочистных сооружений эта нагрузка на водоемы бассейна Верхней Волги существенно снизилась. В настоящее время практически полностью восстановились экосистемы малых рек. Пескари, гольцы, гольян, жерех, елец, хариус, налим, сом, линь, караси, сазан и белоглазка восстанавливают численность и ареалы (Слынько, Кияшко, 2003). В бассейне Верхней Волги, особенно на водохранилищах, хорошо развито рыбное хозяйство, включающее как промысел на естественных водоемах, так и товарное выра-

щивание рыбы на рыбоводных заводах. Для них же характерна и наиболее высокая плотность рыбного населения (**табл. 3.8**) (Поддубный и др., 1985).. До начала 90-х годов лов на водоемах осуществляли государственно-кооперативные объединения, рыболовы-любители и браконьеры. В среднем вылов составлял порядка 5% от общей ихтиомассы по всем водохранилищам Верхней Волги (Поддубный, 1978; Исаев, Карпова, 1989; Poddubny, Galat, 1995; Karpova et al., 1996). С началом перестройки в СССР (с 1991 г.) система государственного лова была разрушена. В настоящее время формы лова на всех водохранилищах Волги следующие: кооперативный, лицензионный (частное предпринимательство), любительский и браконьерский. В связи с этим нарушена единая централизованная система учета вылова рыбы и точные данные отсутствуют. В целом, можно сказать, что масштабы организованного лова снизились, но повысилась доля слабоконтролируемого и неконтролируемого частного, любительского и браконьерского лова. Если в период до 1990-х годов эти формы лова составляли в среднем 30% от общего вылова, то в настоящее время они достигают 50%. Тем не менее, сбор ориентировочных данных по насыщению рынка сбыта рыбной продукции и спорадические научные оценки состояния промысловых запасов свидетельствуют о том, что промысловая рыбопродуктивность немного возросла.

Таблица 3.8. Ихтиомассы в открытых частях водохранилищ Верхней Волги

Водохранилище	Ихтиомасса, кг/га					
	Пелагический комплекс		Донные рыбы		Все	
	Среднее	Лимиты	Среднее	Лимиты	Среднее	Лимиты
Иваньковское	64.4	5-161	23.2	2-40	81.0	7-201
Углическое	31.8	7-50	26.0	19-33	44.8	7-83
Рыбинское	83.6	6-264	26.7	16-32	106.4	22-296

Таблица 3.9. Ихтиомассы открытых частей водохранилищ Средней Волги

Водохранилище	Ихтиомасса, кг/га					
	Пелагический комплекс		Донные рыбы		Все	
	Среднее	Лимиты	Среднее	Лимиты	Среднее	Лимиты
Горьковское	40.0	1-153	56.3	2-164	88.3	1-172
Чебоксарское	20.5	6-31	16.0	5-37	32.5	6-68
Куйбышевское	47.6	4-94	12.4	2-47	56.9	6-119

Ихтиомассы в водохранилищах Средней Волги несколько выше, чем на Верхней Волге (**табл. 3.9**). Интродуценты в целом не оказывают существенного влияния на структуру и функционирования современных ихтиоценозов водоемов

бассейна Средней Волги. Однако, в ряде случаев, постоянное подселение заводской молодежи прямых конкурентов ряда аборигенных видов является одним из факторов снижения численности последних (осетр сибирский - осетр русский; буффало - сазан) (Евланов и др., 2000). На средней Волге при сохранении интенсивности воздействий факторов зарегулированности и колебаний уровня, значительно усиливается промышленное, бытовое и сельскохозяйственное влияние на экосистемы водоемов. В бассейне расположены такие крупные города России с развитой промышленной структурой, как Ярославль, Кострома, Нижний Новгород, Казань, Симбирск, Самара, Тольятти. В зоне Куйбышевского водохранилища интенсивно развито сельскохозяйственное производство. На водоемах Средней Волги непосредственным образом сказываются воздействия Московского конгломерата, химических комбинатов г. Воскресенск (сток по р. Ока) и Уральско-Пермского техногенного комплекса (сток по р. Кама). В бассейне Средней Волги сосредоточено практически все основное автомобильное производство России. В определении режимов колебаний уровня, особенно на Куйбышевском водохранилище, начинают играть роль не только гидроэнергетические потребности, но и оросительный водозабор для сельскохозяйственных нужд. Средняя Волга – центральный участок Волго-Балтийской водной магистрали, с ответвлениями на Каму и Оку. На этом участке Волгу пересекают многочисленные наземные транспортные артерии, соединяющие западные и восточные регионы России, в том числе Транссибирская железнодорожная магистраль. Через русло Волги проходит ряд магистральных газо- и нефтепроводов. Все это определяет тот факт, что экосистемы водоемов Средней Волги испытывают наиболее сильное антропогенное воздействие, по сравнению с экосистемами Верхней и Нижней Волги. Глубокие зимние и постоянные весенне-осенние сработки уровня наносят существенную угрозу естественному воспроизводству рыб и зачастую приводят к массовой гибели молодежи и значительной части кормового бентоса (Евланов и др., 2000). Сокращаются площади обитания рыб (нагула, нереста, зимовки), учащаются случаи пропуска очередного икротетания. Усиливается степень загрязненности особей пестицидами, нефтепродуктами и тяжелыми металлами (Батоян, Сорокин, 1989). Отмечаются тенденции по ослаблению иммунитета, усиливаются и учащаются эпизоотии. Нередки экстремальные воздействия на экосистемы и ихтиоценозы (залповые сбросы с очистных сооружений, аварии нефтепроводов).

На водоемах Средней Волги всегда существовал развитый рыбный промысел, как на самой Волге, так и на притоках и озерах. После зарегулирования, промысловая рыбопродуктивность водохранилищ существенно возросла (Кожевников, 1978; Поддубный, 1978). Так, Куйбышевское водохранилище, наряду

с Иваньковским и Рыбинским водохранилищами, относится к наиболее рыбопродуктивному. Тем не менее, в последнее 15-летие отчетливо выражена тенденция по снижению промысловых запасов и уменьшению объемов добычи (Евланов и др., 2000). Усилилось давление на более крупных и быстрорастущих особей, в уловах снизилась доля крупного частика (леща, судака, сазана, крупного синца), годовые лимиты выловов, как правило, не выполняются. Хищнически добываются особо ценные виды рыб (прежде всего стерлядь), что приводит к подрыву их популяций и ставит их на грань исчезновения. Также как и на водоемах Верхней Волги, перестройка структуры рыбного хозяйства, особенно в части промысла на естественных водоемах, привела к повышению доли любительского, лицензионного и браконьерского лова, при значительном снижении контролируемого и учитываемого промышленного лова. Товарное рыбоводство на Средней Волге развито значительно сильнее, чем на Верхней Волге. Действуют уже упоминавшиеся три крупных рыбозавода, а также большое количество тепловодных хозяйств, развивается система малого прудового выращивания товарной рыбы из заводской молоди. Основа товарного рыбоводства на Средней Волге – сазан (каarp), сибирский осетр, форель, тостолобики, белый амур, буффало. Усилиями рыбозаводов и рыбоохранных организаций осуществляются мероприятия по восстановлению запасов ряда ценных видов рыб (стерляди, форели, судака, леща, жереха).

В наибольшей степени акклиматизационные мероприятия осуществлялись в водоемах дельты и поймы. Наиболее активно этот процесс проводился в 1960-70-х годах (Кожевников, 1978; Каспийское море ..., 1989; Karpova et al., 1996; Иванов, 2000). Основными центрами рыборазведения и акклиматизации на Нижней Волге являются Саратовская рыбная ферма, Николаевская рыбоводная станция на Волгоградском водохранилище, экспериментальные рыбопитомники Астраханского заповедника, КаспНИРХа и ЦНИОРХа, промышленные рыбоводные фермы дельты и Волго-Ахтубинской поймы. К настоящему времени успешно акклиматизированы белый амур, белый и пестрый толстолобики. Основная цель вселения этих видов была биомелиорационная – для борьбы с водной растительностью, в дальнейшем они стали рассматриваться как объект промысла. Самовоспроизводящиеся популяции этих видов отмечаются в дельте, так в Волго-Ахтубинской пойме, в Волгоградском и Саратовском водохранилищах. Уже к 1980-м годам ежегодный регистрируемый промысел этих видов в дельте составил порядка 20-30 т. Однако в основном численность этих видов в открытых водоемах поддерживается за счет выпуска личинок и подрощенной молоди с рыбоводных заводов. В целях повышения рыбопродуктивности Нижней Волги предпринимались попытки акклиматизировать и целый ряд других

видов рыб. В 1975-1978 гг. в дельте осуществлялись попытки вселения двух видов дальневосточных лососей – кеты и горбуши. К настоящему времени только горбуша изредка попадает в северной части Каспия и в дельте Волги. Попытки акклиматизации предпринимались также в отношении персидского осетра, веслоноса, трех видов буффало, канального сомика. Однако полной натурализации этих видов в водоемах Нижней Волги не произошло. В основном эти виды искусственно разводятся на рыбоводных заводах, из которых случайно проникают в естественные водоемы. В отдельных случаях обнаруживаются локальные популяции буффало и канального сомика, однако достоверных данных об их воспроизводстве нет. На рисовых чеках предпринимались попытки вселить гамбузию, однако сведения о ее натурализации также отсутствуют. Основная цель акклиматизации гамбузии – борьба с малярийным комаром. Ни один из интродуцентов, включая натурализовавшихся, не внесли существенных изменений в структуру и состояние ихтиоценозов Нижней Волги (Коблицкая и др., 1991). К настоящему времени существуют только опасения, что в случае интенсификации естественного воспроизводства у толстолобиков и белого амура, возможно усиление их репродуктивной и пищевой конкуренции, прежде всего, с растительными аборигенными карповыми.

На Нижней Волге в наибольшей степени из всей Волги ощущается неблагоприятное воздействие антропогенных факторов. Район поймы и дельты является зоной аккумуляции загрязняющих веществ и биогенов, поступающих в Волгу на протяжении всего ее течения. На всей акватории Нижней Волги непосредственно воздействуют крупные промышленно-городские конгломераты Волгограда, Саратова и Астрахани. Так в районе Волгограда в результате аварийных промышленных сбросов отмечалась катастрофическая гибель осетровых в 1964/65 и в 1988 гг. Строительство и эксплуатация Астраханского газового комплекса обуславливают ежегодный недолов около 5 тыс. тонн рыбы. Нижнее Поволжье – зона интенсивного поливного земледелия – одна из крупнейших по своей продуктивности в России. В районе поймы и дельты расположены обширные рисовые чеки. К концу 1990-х годов превышение ПДК в рыбе по пестицидам в 3-13 раз, по тяжелым металлам - в 10-13 раз. Высокий уровень загрязнения обусловил хронический токсикоз рыб, резко проявившийся в 1987-1988 гг. в виде миопатии и ослабления оболочки икры. В наибольшей степени пострадали осетровые виды (Павельева и др., 1990; Гераскин и др., 1993). Непосредственной причиной столь сильных физиологических нарушений явилось хроническое отравление субтоксическими концентрациями при совместном действии нефтяного и пестицидного загрязнения. К настоящему времени в результате оперативных мер и общего спада экономики на протяжении 1990-х го-

дов токсикологическая обстановка в бассейне стабилизировалась на уровне ПДК или небольшого его превышения, однако в целом физиологическое и экологическое состояние гидробионтов остается напряженным и нестабильным (Иванов, 2000). Сильнейший ущерб рыбному населению и прежде всего проходным видам рыб нанесло зарегулирование Нижней Волги. После сооружения Волгоградского гидроузла произошла существенная деформация внутрigoдoвoгo стока Волги. Почти вдвое сократился объем весеннего расхода воды, уменьшилась продолжительность заливания пойм и общая площадь нерестилищ. Продуктивность проходных осетровых (по промысловому возврату) снизилась с 0.27 до 0.14 т/га. Сократилась опресняемая зона Каспийского моря, снизился вынос биогенов в море. Уменьшилась кормовая часть бентоса с 27.5 г/м² (1956/61 гг) до 15.2 г/м² в 1970-е гг. Белуга и белорыбца потеряли доступ к естественным нерестилищам практически на 100 %, осетр – более чем на 80%, севрюга – на 60%. Потери рыбного хозяйства от нарушения режима весенних попусков составляют по полупроходным и речным рыбам 39 тыс. т, по осетровым – 1.4 - 3.7 тыс. т в год. Хронически неблагоприятные условия зимовки под плотиной Волгоградского гидроузла обуславливают ежегодную резорбцию икры у 2-5% самок осетровых. В целом к настоящему времени среднегодовые потери рыбы составляют 188.5 тыс. т (Иванов, 2000). Наибольшей плотностью рыбного населения характеризуются участки дельты и нижней части Волго-Ахтубинской поймы (Каспийское море ..., 1989) (табл. 3.10). На всей Волге имеется хорошо развитое рыбное хозяйство, включающее в себя, как промысел на естественных водоемах, так и товарное, воспроизведенное рыбоводство. Нижней Водоемы Нижней Волги относятся к категории одних из самых рыбопродуктивных в бассейне всей Волги (Кагорова et al., 1996; Иванов, 2000). Основные объекты промысла в водохранилищах – это стерлядь, тюлька, щука, лещ, синец, плотва, жерех, сазан, карась, судак, окунь, берш.

Таблица 3.10. Икhtiомассы открытых частей водохранилищ Нижней Волги и Волго-Ахтубинской поймы

Водохранилища и части Волги	Икhtiомасса, кг/га					
	Пелагический комплекс		Донные рыбы		Все	
	Среднее	Максимальное	Среднее	Максимальное	Среднее	Лимиты
Саратовское	28	84	29	144	57	38-76
Волгоградское	36	126	9	65	45	30-60
Волго-Ахтубинская пойма + Дельта	-	-	-	-	420	140-940

Основной промысел в Волго-Ахтубинской пойме и дельте направлен на добычу одного из национальных богатств России – осетровых рыб (белуга, севрюга, русский осетр, стерлядь, шип), а также белорыбицы, сома и сазана. Остальные виды рыб, в том числе и такие массовые, как тюлька, лещ, судак, щука, плотва, рыбец и прочие, добываются в качестве прилова, хотя их объемы несколько не уступают, а зачастую даже могут превосходить объем добычи осетровых. На нижней Волге интенсивно развита система товарного разведения осетровых: именно на рыбозаводах и усилиями научных центров Нижнего Поволжья разрабатывались основные биотехнологии осетроводства. В 30-х годах здесь был создан широко вошедший в практику культивирования гибрид белуги и стерляди - бестер (Николюкин, 1952). Практически все виды аборигенных осетровых видов, а также веслонос и персидский осетр, в настоящее время культивируются на рыбозаводах Нижней Волги. При этом осуществляется не только их прудовое и лотковое товарное выращивание, но проводятся рыбовоспроизводственные мероприятия по получению и подращиванию молоди, с последующим выпуском в открытые водоемы. Изменения экологической ситуации в дельте Волги, связанной с циклическими изменениями уровня Каспийского моря, коренным образом влияет на распределение и видовое соотношение рыб не только в дельте Волги, но и во всем Волго-Каспийском регионе. Они вызывают неоднозначную ответную реакцию различных видов рыб, которая зависит от принадлежности их к той или иной экологической группировке (проходные, полупроходные, туводные) (Тряпицина, Кизина, 1986). В период наиболее интенсивного понижения уровня Каспийского моря (1940-е годы) наблюдалось расширение ареала туводных рыб к югу (красноперки, густеры, окуня, сома, щуки и др.), формировались стада полупроходных видов (леща, сазана). Дальнейшее понижение уровня Каспия превратило авандельту в систему зарастающих водоемов, что привело к росту численности типичных лимнофилов – линя, серебряного и золотого карася, изменению путей миграции проходных и полупроходных видов. Начавшееся повышение уровня Каспия в 1980-е годы повлекло за собой увеличение в водоемах Нижней Волги морских видов (бычки, сельдевые) и полупроходных видов и форм, нагуливающих в Северном Каспии (рыбец, плотва, судак, лещ, жерех и пр.) (Кизина, 1997). Ихтиоценозы Нижней Волги, в особенности дельты и Волго-Ахтубинской поймы, представляют собой уникальное биологическое явление. Это местообитание эндемичных каспийских осетровых, бычков, сельдей, каспийской миноги, каспийской кумжи, белорыбицы, каспийских усачей. В дельте сформировался очень своеобразный ихтиоценоз, характеризующийся сильным смешением пресноводной и морской фаун. Для многих типично пресноводных видов рыб (прежде

всего карповых, а также евразийских окуневых) характерно интенсивное образование экологических и репродуктивных форм, определивших их возможность обитания в более южных условиях и в морских условиях Каспийского моря. Помимо этого, в Волго-Каспийском регионе сосредоточены основные промысловые рыбные ресурсы континентальной Европейской части России и прежде всего основные запасы осетровых и сельдевых рыб. Все эти обстоятельства в совокупности с комплексом уникальных физико-географических и климатических условий обуславливают повышенный интерес и требования к сохранению биологического разнообразия и ресурсов, в том числе ихтиологических в бассейне Нижней Волги. Уже в 1927 г. в дельте Волги создается Астраханский заповедник, представляющий по сей день первый и единственный на территории бывшего СССР биосферный заповедник дельты крупной реки. Особые усилия заповедника направлены на сохранение уникальных ихтиоценозов дельты Волги и воспроизводство особо ценных и редких видов рыб (Астраханский заповедник, 1991). В целом на всем незарегулированном участке р. Волги (Волго-Ахтубинская пойма и дельта) было создано 5 искусственных нерестилищ общей площадью 34,3 га. В этом районе действует 8 рыбоводных заводов (Вовк, Делицин, 1971; Каспийское море ..., 1989; Кагорова et al., 1996). С воспроизводственной целью работают и рыбоводные заводы Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Работы по воспроизводству осетровых начаты на Нижней Волге еще в конце 19 века и уже к середине 20 века были разработаны уникальные биотехнологии воспроизводства, подращивания молоди и зарыбления естественных водоемов. К 1998 г. только в России было выпущено 59,14 млн. экз. молоди осетровых (Иванов, 2000). Практически с начала века развернуты работы по воспроизводству белорыбицы. Специально для белорыбицы, помимо выпусков молоди (15-20 млн. экз./год), в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла в 1975 г. было создано искусственное нерестилище площадью 0,5 га, расширенное в 1980 г. до 3 га. Эти меры позволили с 1975 г. возобновить промысел белорыбицы. К настоящему времени промысел белорыбицы достигает 50 т/год (Иванов, Мажник, 1997). Воспроизводственные мероприятия по каспийской кумже, также полностью лишенной естественных нерестилищ, в основном осуществляется на рыбоводных заводах Дагестана. По всей Нижней Волге действуют многочисленные нерестово-выростные хозяйства, чьи воспроизводственные усилия сосредоточены на поддержании численности судака, сазана, леща, жереха, линя, сома, а в последние годы и акклиматизированных толстолобике и белом амуре. К примеру, нерестово-выростные хозяйства обеспечивают до 20-30% поколения леща и сазана (Васильченко, 1982). Значительную роль в сохранении рыбных запасов Нижней Волги играет мелиорация нерестилищ. Так мелиора-

ция нерестилищ дельты на площади 215 тыс. га повысила их рыбопродуктивность в 2,2 раза. В целях восстановления доступа проходных и полупроходных рыб, прежде всего осетровых, к естественным нерестилищам на Волгоградском гидроузле создан единственный на всей Волге рыбоподъемник. С помощью рыбоподъемника в период с 1961 по 1973 гг. перемещено до 60 тыс экз. производителей осетровых (Никаноров, 1996). Однако сооружение Саратовского водохранилища ликвидировало последние русловые нерестилища, и работа рыбоподъемника в настоящее время стала неэффективна (Иванов, 2000). В дельте и пойме для улучшения захода производителей на нерест сооружено 6 основных и 14 вспомогательных каналов-рыбоходов общей протяженностью 1092,5 км. Были разработаны специальные требования к режимам попусков воды в дельту Волги (Павлов и др., 1989). Для их реализации, выше Астрахани, был сооружен вододельитель с рыбопропускным шлюзом. В отношении регулирования водного режима, особенно в маловодные годы, он оказался весьма эффективным, однако, его рыбопропускная способность оказалась ниже запланированной, и таким образом, он выступил в качестве еще одной искусственной преграды для нерестовых миграций проходных и полупроходных видов рыб. Практически все эндемичные, реликтовые и особо ценные виды рыб Нижней Волги, а таких почти половина всей ихтиофауны бассейна, внесены в Красные Книги России и МСОП. Усилия по сохранению, поддержанию и восстановлению уникального рыбного богатства Нижней Волги составляют предмет пристального внимания не только России, но и всего мира.

3.3. Тренды изменений видового богатства

В зоогеографическом отношении вся Волга (включая Верхнюю Волгу) в настоящее время относится к Волжскому участку Каспийского округа Понто-каспийско-Аральской провинции Средиземноморской подобласти Голарктической области (Берг, 1949, 1962). Аборигенная ихтиофауна Верхней Волги включает в себя представителей трех фаунистических комплексов (Кожевников, 1978). Из понто-каспийского пресноводного комплекса – это виды рр. *Abramis*, *Chondrostoma*, *Stizostedion*, густера, красноперка, чехонь, жерех, линь, уклейка, быстрянка, верховка, из бореально-равнинного – виды рр. *Leuciscus*, *Phoxinus*, *Carasius*, *Cobitis*, плотва, щука, окунь, ерш, а из третично-равнинного или амфибореального – сазан, пескари, вьюн, стерлядь, сом. Верхняя Волга при своем формировании захватила часть речных систем бассейна Ледовитого

океана и Балтийского моря, что обусловило появление в волжской ихтиофауне видов бореально-предгорного комплекса (ручьевая минога, хариус, голец, подкаменщик, гольяны) и 4 видов арктически-пресноводного – нельма, ряпушка, снеток и налим. За последние 20 лет в ихтиофауне Верхней Волги появляются южно-американский вид гуппи, еще один представитель третично-равнинного комплекса горчак, виды, ортносящиеся к амурскому комплексу – головешка-ротан, и, адаптировавшиеся к жизни в пресной воде, представители морского понто-каспийского комплекса – черноморско-каспийская тюлька, трубконосый бычок и бычок-кругляк (Слынько и др., 2001; Tyutin, Slynko, 2010; Касьянов, 2009; Иванова, Касьянов, 2011).

После зарегулирования из ихтиофауны Верхней Волги полностью исчезли проходные виды рыбообразных и рыб: каспийская минога, русский осетр, белуга, белорыбица. Почти исчезли такие виды, как волжский подуст, нельма, форель и стерлядь. Число видов в бассейне Верхней Волги постоянно возрастало и продолжает возрастать (**табл. 3.11**) (Кожевников, 1978; Поддубный, 1978; Slynko et al., 2011). Наиболее значимое увеличение видового разнообразия ихтиофауны Верхней Волги произошло в результате вселения в водоемы бассейна ранее не обитавших здесь видов. Первыми по времени (практически сразу после создания Рыбинского водохранилища) вселенцами стали два вида арктического комплекса – ряпушка и снеток (Васильев, 1951; Буторин и др., 1975). До этого в бассейне ряпушка и снеток были представлены только реликтовыми популяциями в озерах бассейна. Ряпушка и снеток проникают первоначально в Рыбинское водохранилище из оз. Белое и затем широко расселяются по всему Рыбинскому, Угличскому и Ивановскому водохранилищам. До 1995-1998 гг. снеток был доминирующим видом рыбного населения пелагиали всех трех основных водохранилищ. С 1990-х годов в бассейн Верхней Волги появляются интенсивно расселяющиеся по Волге черноморско-каспийская тюлька и два вида понто-каспийских бычков (трубконосый бычок и бычок-кругляк). Тюлька проникла в Верхнюю Волгу из Горьковского водохранилища и впервые зарегистрирована в Рыбинском водохранилище в 1994 г. К настоящему времени она освоила всю акваторию и стала доминирующим видом пелагического комплекса.

Таблица 3.11. Динамика видового разнообразия в бассейне Верхней Волги

Периоды (годы)	Количество видов
1940/50	38
1950/80	41
2000	66

В 2000 г. небольшая самоподдерживающаяся популяция тюльки обнаружена в Ивановском водохранилище в районе сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. Появление тюльки в бассейне Верхней Волги существенным образом изменило представления о зоогеографической специфике региона, характерной чертой которого было отсутствие представителей семейства сельдевых. Оба вида каспийских бычков обнаружены в 1993 г. в Ивановском водохранилище в районе водозабора Конаковской ГРЭС, а ранее в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища. Предполагается, что бычки вселяются в Верхнюю Волгу по двум направлениям: в Ивановское водохранилище из Средней Волги по системе р. Ока - р. Москва - канал им. Москвы, в Рыбинское водохранилище из Горьковского водохранилища. По системе канала им. Москвы из бассейна р. Ока попал в Ивановское водохранилище и горчак. Однако и бычки и горчак в бассейне Верхней Волги обнаруживаются крайне редко, и нет достоверных сведений о том, что они создали самовоспроизводящиеся популяции. Крайне редко обнаруживается в Рыбинском водохранилище и малая южная колюшка. Помимо вышеперечисленных видов в настоящее время в бассейне интенсивно расселяются два вида рыб, ранее никогда не обитавшие в бассейне Волги или в прилегающих бассейнах. Это – головешка-ротан, основной ареал которого – пресноводные водоемы Дальнего Востока, и гуппи, обитающая в водоемах Южной Америки. Гуппи ввезена в Россию, как объект аквариумного рыбоводства. Путем случайных заносов она попала в районы сброса теплых вод крупных городов, где и сформировала многочисленные локальные самоподдерживающиеся популяции. Головешка-ротан первоначально попадает в водоемы тепловодных хозяйств Московской области, как случайный вид при акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб. Оттуда он начал интенсивно расселяться по всему бассейну Волги. В настоящее время в бассейне Верхней Волги этот вид изредка обнаруживается только в Ивановском водохранилище. В районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС существует небольшая самоподдерживающаяся популяция. После зарегулирования бассейна Верхней Волги неоднократно предпринимались попытки акклиматизировать целый ряд чужеродных для бассейна видов рыб. Наиболее интенсивно интродукция проводилась в 50-70 гг. XX века (Карпевич, Бокова, 1963; Никаноров, 1975). Основная цель этих интродукций была коммерческая для повышения рыбопродуктивности водохранилищ. Всего в разные периоды предпринимались попытки вселить 13 видов рыб. Однако ни один из этих видов не смог по настоящему закрепиться в бассейне Верхней Волги и сформировать самовоспроизводящиеся популяции. Только для двух видов отмечено самовоспроизводство в двух локальных популяциях – у гамбузии в водоеме-охладителе ТЭС г. Электрогорск (бассейн Уг-

лического водохранилища) и канального сомика - в водохранилище при Черепетской ГРЭС (бассейн верховьев р. Ока). Изредка в естественных водоемах и водохранилищах Верхней Волги встречаются виды акклиматизанты или случайно проникшие из других бассейнов. Сиг и пелядь могут попасть в бассейн Рыбинского водохранилища из бассейна оз. Кубенского по системе Северо-Двинского канала и р. Шексна. Сибирский осетр, веслонос, тостолобики, буффалло, амур, большеротый американский окунь искусственно разводятся в рыболовных хозяйствах. Таким образом, общий неуспех акклиматизаций в бассейне определяет то обстоятельство, что по-прежнему основу ихтиофауны бассейна составляют аборигенные виды. Несомненно, что основное влияние на ихтиофауну Верхней Волги оказало ее зарегулирование. С одной стороны создание водохранилищ привело к исчезновению ряда реофильных и проходных видов рыб. С другой стороны были созданы благоприятные условия для нереста и нагула лимнофильных и лимно-реофильных видов, что в конечном итоге привело к повышению рыбопродуктивности бассейна, особенно на Рыбинском и Ивановском водохранилищах. Кроме того, водохранилища и каналы, соединившие бассейн Верхней Волги с прилегающими бассейнами, обусловили проникновение целого ряда новых видов, что привело к возрастанию видового разнообразия.

В результате зарегулирования видовой состав ихтиофауны Средней Волги изменился в меньшей степени по сравнению с составом ихтиофауны Верхней Волги. Полностью исчез в бассейне только черноморско-каспийский пузанок. Значительно снизилась численность других проходных видов рыб (Кожевников, Лесникова, 1975; Лукин, 1975; Кожевников, 1978; Лукин и др., 1981). После зарегулирования, как и на водохранилищах Верхней Волги, на Средней Волге усилился процесс акклиматизаций новых видов рыб в коммерческих целях. Продолжается он и в настоящее время. Всего в разные периоды были попытки вселения 11 видов рыб (Кудерский, 2001). В основном акклиматизационные мероприятия проводятся на Костромском рыболовном заводе (Горьковское водохранилище), на Кайбицком и Ульяновском рыболовных заводах (Куйбышевское водохранилище). В целом, эти попытки надо также признать неуспешными. Некоторый успех отмечен только в акклиматизации толстолобиков на Куйбышевском водохранилище, средний годовой вылов которых к началу 1990-х годов достигал 7-18 т (Кагорова et al., 1996). В основном объемы товарной массы достигаются регулярной рыболовной помощью (выпуск на нагул личинки и подрощенной молоди с рыболовных заводов), однако не исключено, что часть стада перешла к самовоспроизводству (Лукин, 1975). Также предполагается наличие самовоспроизводства у пеляди, однако достоверных подтвер-

ждений нет. Хотя остальные виды-акклиматизанты изредка встречаются в естественных условиях вероятней всего, они случайно проникают с рыбоводных заводов и тепловодных хозяйств, где осуществляется их товарное выращивание. Исключение составляет белый амур, поскольку он преимущественно сам расселяется в Куйбышевском водохранилище из водохранилищ Нижней Волги, где его акклиматизация имела успех (Шаронов, 1971). Хотя в целом количество видов на среднем Поволжье увеличилось (табл. 3.12), этот процесс сопровождается ухудшением качественной структуры рыбного населения. Увеличилась доля короткоциклового вида, при снижении доли длинноциклового, снижается возраст наступления половой зрелости, длинноцикловые рыбы переходят к более позднему нересту (Евланов и др., 2000).

Таблица 3.12. Динамика видового разнообразия в бассейне Средней Волги

Периоды (годы)	Количество видов
1940/50	52
1950/80	49
2000	72

Масштабы вселения новых видов на Средней Волге значительно выше, чем на Верхней Волге. Если на Средней Волге только три вида вселенцев (ряпушка, снеток, тюлька) достигали в разные годы высокой численности популяций и оказывали воздействие на структуру и функционирование рыбного населения, то на Средней Волге таких видов насчитывается не менее 8 (ряпушка, снеток, тюлька, игла-рыба, три вида каспийских бычков, белый амур) (Шаронов, 1971). Всего же в бассейне отмечается 11 вселенцев. Примечательно и то, что в отличие от Верхней Волги интенсивно экспансируют на Средней Волге не только мелкие пелагофилы, а и бентосные виды с разным типом питания. Из вселившихся и нарастающих свою численность видов, промысловую и кормовую (для хищных видов рыб) ценность представляют только ряпушка, снеток и тюлька. Бычки, ротан, игла-рыба не имеют существенного значения в питании хищников, однако выступают в качестве прямых конкурентов местных видов. Ряпушка и снеток проникли в Горьковское водохранилище в 1956 г., в район нынешнего Чебоксарского – в 1957 г., а в Куйбышевское – в 1964-1966 гг. Из водохранилищ Нижней Волги в 1963 г. в Куйбышевское проникает тюлька, которая в 1975 г. отмечена в Горьковском. Игла-рыба, белый амур и бычки проникают в Куйбышевское в 1967-1969 гг., к 1980-м годам бычок-кругляк и бычок-головач продвинулись в Горьковское водохранилище. Ротан-головешка случайно был интродуцирован в водоемы бассейна Средней Волги (Нижего-

родская обл.) еще в 1920-х годах, а с конца 60-х начала 70-х годов стал интенсивно расселяться по бассейнам и самим водохранилищам Средней Волги (Еловенко, 1981). Также с конца 1960-х годов в Куйбышевском водохранилище отмечается присутствие малой южной колюшки. Как и на Верхней Волге на тепловодных водоемах и районах сброса теплых вод крупных городов отмечается наличие самовоспроизводящихся, нередко многочисленных популяций гуппи.

Видовое разнообразие Нижней Волги существенно пополнилось, как успешно натурализовавшимися интродуцированными видами, так и вселенцами. Наиболее показательна натурализация двух видов толстолобиков и белого амура, вошедших в настоящее время в состав промысловых уловов. Ихтиофауна Нижней Волги практически в равной степени, как пополняется видами-вселенцами, так и служит донором видов для ихтиофаун прилегающих акваторий. Основной причиной расселения видов послужило зарегулирование Нижней Волги – создание Волгоградского и Саратовского водохранилищ и Волго-Донского канала. Именно виды-вселенцы обусловили существенное увеличение видового разнообразия на Нижней Волге (**табл. 3.13**) (Поддубный, 1978; Pavlov, Vilenkin, 1989; Кожевников, 1978). Уже к середине 1970-х годов на Нижнюю Волгу проникли два представителя северных вселенцев - снеток достиг Саратовского водохранилища (Яковлева, 1975), а ряпушка - Волгоградского (Небольсина, 1975).

Таблица 3.13. Динамика видового разнообразия в бассейне Нижней Волги

Периоды (годы)	Количество видов
1940/50	51
1950/80	65
2000	89

Со Средней Волги проникли ротан и горчак, расселившись до самой дельты включительно. После выпуска личинок угря в оз.Селигер на Верхней Волги в 1960-х годах, к концу 60-х этот вид стал встречаться и по всей Нижней Волге (Шаронов, 1971). Самостоятельно натурализовалась в районах сбросов теплых вод крупных городов случайно занесенная аквариумистами гуппи.

Также случайно, при акклиматизации растительноядных карповых в водоемы поймы и дельты попадает змееголов, однако сведений о его натурализации нет. С середины 1960-х годов в Волгоградском водохранилище стала встречаться пухлощекая рыба-игла. Предполагается, что она самостоятельно проникла из Азовского моря после зарегулирования Дона через Цимлянское водохранилище по системе Волго-Донского канала. Однако не исключается ее случайный занос при акклиматизации на нижеволжских водохранилищах ми-

зид (Шаронов, 1971). К настоящему времени игла-рыба широко расселилась по всей Нижней Волге, включая Волго-Ахтубинскую пойму и дельту (Коблицкая и др., 1991). Для целого ряда видов - представителей морского каспийского комплекса дельта и Волго-Ахтубинская пойма являются частью естественного ареала обитания. Это, прежде всего, различные виды каспийских бычков - три вида пуголовок, бычок головач, бычок кругляк, трубконосый бычок, а также два вида сельдевых – каспийская тюлька и каспийско-черноморский пузанок и малая южная колюшка. После создания Волгоградского и Саратовского водохранилищ эти виды расселились и на эту часть Нижней Волги (Шаронов, 1971; Кожевников, 1978).

Глава IV

МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБНОГО НА- СЕЛЕНИЯ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКО- СИСТЕМАХ

4.1. Количественное описание структуры рыбного населения

Существуют различные стороны описания структуры сообщества, основанные как на изучении потока энергии через сообщество, так и на отношении животных к среде (Левич, 1980).

При сильных воздействиях изменения в сообществе легко обнаружить сравнением таксономического разнообразия. Появление или исчезновение видов, относящихся к категории индикаторных, позволяет определить направление сукцессии экосистемы. Сложности возникают при оценках возможных последствий изменений в сообществе на начальных этапах таксономических преобразований. При небольших воздействиях происходят изменения в соотношениях численности различных видов. Доминант может стать субдоминантом или обычным видом. Детальный анализ таких изменений нельзя провести без перехода на количественный уровень, применения современных методов описания структурных изменений, включая и разрабатываемый нами метод динамического фазового портрета реальных сообществ животных. Переход на количественный уровень исследования структурных перестроек рыбного населения позволяет фиксировать более тонкие изменения, происходящие под влиянием геоклиматических воздействий.

Проблема сохранения и мониторинга биологического разнообразия на уровне генов, видов и экосистем становится все более актуальной в связи с происходящими изменениями в биосфере (Алимов и др., 1997; Соколов, Решетников, 1997; Павлов, Луцкекина, 2000). После подписания многими странами в 1992 Конвенции по биоразнообразию число публикаций по данному вопросу стало возрастать экспоненциально (Гиляров, 1996, 2001). Это связано как с необходимостью научного обеспечения выполнения международных обязательств подписавшими Конвенцию странами, так и с возможностью получения финансирования. В результате стали забываться некоторые результаты, полученные исследователями в данной области ранее. В частности, под разнообразием стали понимать и список видов, обитающих в исследуемом регионе, и таксономический или фаунистический состав, и само разнообразие.

Развитие концепции видового разнообразия (*species diversity*) в синэкологии привело к убеждению, что оно зависит не только от числа видов, входящих в сообщество, т.е. видового богатства (*species richness*), но и выравненности (*evenness, equitability*) видов по обилию (MacArthur, 1957, 1960; Margalef, 1958; Pielou, 1966; 1977; Whittaker, 1965, 1970, 1972). Разнообразие тем выше, чем больше в сообществе видов и чем больше они выровнены по обилию.

В связи с вышесказанным необходимо уточнение вопроса терминологии для оценки видового разнообразия рыбного населения и его мониторинга. Поскольку число видов обитающих в исследуемом регионе определяется из списка, то термин «видовое богатство» и «список» близки. Но более строго когда речь идет о списке видов, таксономическом или фаунистическом составе более корректно так и говорить, применяя термин «биоразнообразие» только в качестве синонима. Когда же исследователь изучает закономерности изменения числа видов, то он рассматривает «видовое богатство», а при рассмотрении свойства сообщества, которое зависит от числа видов и их выравненности, то здесь и уместен термин «разнообразие».

В настоящее время предложено более 20 индексов, которые отвечают двум основным свойствам функции разнообразия (Песенко, 1982):

- 1 - разнообразие сообщества тем выше, чем больше в нем количество видов;
- 2 - разнообразие тем выше, чем более выровнены по обилию составляющие его виды.

В подобной ситуации перед исследователями встает задача выбора необходимого показателя. Часто она решается, исходя из авторитета предшественника, использовавшего ту или иную формулу. Иногда берется ряд индексов, и анализ проводится следующим образом: по индексу "а" картина получаются

следующая, а по индексу "б" - иная. Но такой подход не проясняет решаемую проблему, а получаемые фрагменты мозаики плохо складываются в общую картину. Тем более что разные индексы могут давать самые разные, в том числе и противоречивые результаты.

Критический анализ, проведенный разными авторами (Routledge, 1979; Животовский, 1980; Песенко, 1982) позволил ограничить список индексов (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Формулы основных показателей биологического разнообразия (по: Песенко, 1982)

Показатель	Используемая формула
Вероятность межвидовых встреч	$PIE = 1 - \sum_{i=1}^N p_i^2$
Модифицированный Симпсона	$S = \left[\sum_{i=1}^N p_i^2 \right]^{-1}$
Животовского	$S_g = \left[\sum_{i=1}^N \sqrt{p_i} \right]^2$
Шеннона	$H = - \sum_{i=1}^N p_i \times \log_2 p_i$
Шелдона	$SH = \exp H$

Анализ динамики различных индексов разнообразия, проведенный на многолетних данных структуры уловов рыб Иваньковского водохранилища, показал, что характер их изменения сходен, но степень выраженности разная. А по индексу Животовского с 1978 по 1980 наблюдается противоположная направленность по сравнению с остальными индексами (Терещенко и др., 1994).

Одно из фундаментальных свойств сообщества – иерархичность его видовой структуры, как в систематическом, так и в экологическом плане. И в общем разнообразии сообщества эти иерархические уровни, очевидно, должны быть представлены. При этом необходимо выполнение условия аддитивности информации о разнообразии сообщества при более грубом разбиении по группам и разнообразии структуры каждой группы. Но это и есть третье условие, которое выдвигал К. Шеннон при выводе своей формулы (Шеннон, 1963). А первые два условия совпадают с требованиями, которым должен отвечать индекс биологического разнообразия (Routledge, 1979; Животовский, 1980; Песенко, 1982). Более того, доказана теорема (Шеннон, 1963) о существовании единственной функции H (табл. 2.3), удовлетворяющей трем перечисленным выше свойствам.

При выборе показателя актуальна его биологическая интерпретация (Терещенко и др., 1994). Индекс Шеннона связан с одним из важных свойств живых систем. Он характеризует реальную действительность с точки зрения хаоса и упорядоченности. Биологический смысл данного показателя заключается в оценке неопределенности структуры сообщества, т.е. неопределенности встречи (поймки) конкретного вида. Данный индекс обладает рядом интересных свойств, которые подтверждают, что он может служить разумной мерой биологического разнообразия. Принцип аддитивности позволяет сравнивать структурную организацию различных иерархических уровней сообщества, оценивать их вклад в такие фундаментальные свойства как продуктивность, устойчивость и т.д. Более того, это единственный индекс, который позволяет корректно оценивать разнообразие сообщества в том случае, когда некоторые группы организмов представлены не видами, а таксонами более высокого ранга. При этом оценка разнообразия будет несколько заниженной.

Эта формула весьма предпочтительна и с позиции теории погрешности измерений, поскольку индекс Шеннона слабо зависит от присутствия или отсутствия редких видов в пробе. А в реальных работах нам необходимо оценивать не разнообразие коллекции, а измерять его для сообщества конкретного водоема. Тогда становится очевидным ответ на вопрос о значении редких видов для оценки биологического разнообразия. При его измерении для сообщества конкретного водоема необходимо минимизировать погрешность этого измерения. Следовательно, редкие виды, играющие небольшую роль в функционировании сообщества, должны вносить небольшой вклад и в его разнообразие. Это, однако, не означает того, что в анализе нужно пренебрегать информацией о редких видах. Они могут играть важную роль при описании своеобразия сообщества, быть индикаторными видами и т.д.

Изменения в структуре сообщества многогранны и могут затрагивать как изменение числа видов, так и перераспределение их обилия. Для описания различных сторон этих изменений было предложено использовать комплекс показателей, основанных на функции Шеннона (Сметанин и др., 1983) и на семействе степенных функций Хилла (Песенко, Семкин, 1989). На наш взгляд первый комплекс логически более обоснован, а индексы имеют четкую биологическую интерпретацию.

Первый из предложенных нами индексов называется "сложность" (H_m). Количественно сложность выражается через логарифм числа видов (N), из которых состоит сообщество, т.е. видового богатства (*species richness*)

$$H_m = \log_2 N$$

В качестве меры сложности сообщества можно использовать и количество видов. Основная причина применения логарифма состоит в том, что количество попарных связей между видами, характеризующих природу сообщества, пропорционально именно логарифму количества видов.

Второй индекс, учитывающий вклад разных видов и их число, - биологическое разнообразие, оцененное по формуле К. Шеннона (Шеннон, 1963):

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \times \log_2 p_i$$

p_i – доля i -го вида, N - число видов в улове.

При одинаковой доле всех видов он становится максимальным и численно равен сложности сообщества (H_m). В другом предельном случае, когда сообщество практически одновидовое, а остальные виды представлены единичными особями, индекс приближается к 0. При равной доле всех видов в сообществе оно в смысле структуры полностью дезорганизовано и его неопределенность максимальна и равна сложности. Можно предположить, что в таком случае связи между видами крайне слабы, поскольку наличие тесных связей между видами приводит к доминированию более конкурентоспособных. Если некоторые виды становятся доминантами, то закон равных вероятностей нарушается, а неопределенность структуры сообщества уменьшается. Уменьшение неопределенности можно связать с увеличением организации сообщества или появлением информации в структуре в результате взаимодействия видов со средой и между собой. Таким образом, абсолютная организация сообщества (O) есть реализованная в его структуре неопределенность (Антомонов, 1977).

$$O = H_m - H$$

Показатели «разнообразие» и «абсолютная организация» зависят как от числа видов в сообществе, так и от доли разных видов. Иногда необходим относительный показатель, зависящий в основном от вклада различных видов. На основе энтропии предложены два относительных показателя: R - индекс доминирования или «относительная организация» (Антомонов, 1977) и I - выравненность (Pielou, 1975):

$$R = 1 - H / \log_2 N$$

$$I = H / \log_2 N$$

Значение этих индексов лежит в пределах от 0 до 1. Для детерминированных систем, состоящих из одного вида (супердоминанта), а остальные представлены единичными особями, индекс R приближается к 1, а I - к 0. А для полностью дезорганизованных при равном вкладе всех видов индекс R равен 0, а I - 1.

Таким образом, предложенный комплекс показателей, основанных на функции Шеннона, позволяет не только проводить мониторинг биоразнообразия, но и получить дополнительную информацию о процессах, происходящих в сообществе. Так, при увеличении обилия всех видов при постоянном показателе относительной организации можно сказать, что увеличение численности идет равномерно по всем видам. Такая ситуация возникает при освоении свободных экологических ниш, когда конкуренция не сдерживает рост численности видов. В частности, такая ситуация возникала при освоении тюдькой пелагаали водохранилищ Волги. При этом из-за ослабления конкуренции возможно даже уменьшение организованности и рост выравненности. А рост обилия всех видов при росте индекса «относительная организация» означает увеличение доминирования, т.е. очевидно, увеличение общей численности особей в сообществе идет в основном за счет улучшения условий жизни для доминантных видов.

Определенные суждения о динамике видовой структуры рыбной части сообщества можно сделать, исходя из анализа обилия различных видов. Выделение групп рыб по обилию часто основывалось на доле вида по численности и носило экспертный характер. Вместе с тем, биомасса вида более адекватно отражает его роль в трансформации вещества и энергии в экосистеме. Поэтому рассмотрение структуры рыбного населения проведено на основании доли видов по массе. Для иллюстрации данного тезиса достаточно провести сравнение вклада в функционирование сообщества 10 лещей и 100 тюлек. Хотя если учитывать обилие вида по численности, то 100 тюлек, конечно же, больше, чем 10 лещей.

Для объективизации выделения групп по обилию выбрана логарифмическая шкала. Многочисленные - виды, составляющие более 10% улова, среднечисленные - 1-10%, малочисленные - 0.1-1%, редкие - менее 0.1. Виды, эпизодически встречающиеся в единичных экземплярах, определены как крайне редкие. В отдельную группу выделен супердоминант, доля которого в уловах составляла более 50%.

Огромное значение при анализе динамики структуры рыбного населения имеет сходство и согласованность реакций различных видов на изменения среды, обусловленные принадлежностью отдельных видов к тем или иным фаунистическим комплексам. В большинстве случаев принадлежность видов к фаунистическим комплексам определяется по Г.В. Никольскому (1947, 1980). Анализ отклика рыбного населения, обусловленного температурными требованиями рыб, основан на изучении динамики соотношения в уловах рыб различных экологических групп, выделенных по пороговым температурам нереста и пороговым температурам выживания (Никаноров, 1974). В водохранилищах боль-

шое значение для рыб имеет уровненный режим, влияющий на величину пополнения (Ильина, Поддубный, 1963; Гордеев, Ильина, 1978). Эффективность размножения в этих условиях во многом определяется местом нереста. Следовательно, необходимо исследовать динамику соотношения групп по отношению к нерестовому субстрату. Экологические группы рыб по характеру размножения определяются по Крыжановскому (1948, 1949). Однако для ряда видов информация скорректирована в связи с тем, что по имеющимся литературным данным в южных широтах часть видов рыб проявляют порционное икрометание (Дрягин, 1939, 1973).

4.2. Принципы организации материала

Изучение влияния на динамику разнообразия геоклиматических изменений основано не только на стандартных методах, но и на оригинальных наших разработках (Попова, Решетников, Терещенко, 1997; Решетников, Терещенко, Лукин, 2013; Терещенко, Надиров, 1996; Терещенко, Вербицкий, 1997; Терещенко, Стрельников, 1997; Терещенко, Трифонова, Терещенко, 2004;; Tereshchenko et al., 2007; Терещенко и др., 2013 и др.). В связи с этим, возникла необходимость в данном разделе для пояснения особенностей метода динамического фазового портрета и обоснования адекватности его применения.

Информация о закономерностях функционирования сообщества животных, получаемая при применении метода динамического фазового портрета, рассмотрена на примере экспериментов по воздействию различных факторов на зоопланктон в контролируемых условиях. Проведен анализ динамики разнообразия зоопланктона пресных водоемов и экспериментальных проточных микроекосмов. Материалом для анализа динамики зоопланктона послужили литературные (Вербицкий и др., 1980; Вербицкий и др., 1990) и неопубликованные данные д.б.н. В.Б. Вербицкого по видовому составу и количественному соотношению видов в зоопланктоне в природе и эксперименте, любезно им предоставленные автору.

Влияние геоклиматических изменений рассмотрено при анализе опубликованных данных структуры рыбного населения модельных водоемов Понто-Каспийского бассейна (Иваньковское, Рыбинское, Куйбышевское, и Мингечаурское водохранилища). К исследованию структурных перестроек в рыбной части сообщества модельных водоемов приглашались коллеги, работающие на них. Для анализа на этих водоемах привлекались собственные данные, матери-

ал ихтиологических исследований коллег, архивные материалы научных организаций, в которых они работают, за что авторы и и данные рыбопромысловой статистики. Изучение динамики разнообразия рыбного населения других водоемов основано на данных рыбопромысловой статистики (Антипова, 1961; Денисов, Мейсмер, 1961; Исаев, Карпова, 1980, 1989; Ковалева, 1972; Кузнецов, 1975, 1997; Куйбышевское водохранилище, 1983; Лузанская, 1965, 1970; Никаноров, 1973, 1975; Негоновская, 1975; Шаронов и др., 1971; Шимановская и др., 1977; Карпова et al., 1996).

Поскольку наиболее подробными оказались материалы рыбопромысловой статистики, то анализ многолетней динамики разнообразия рыбного населения проведен по ним. Ихтиологические исследования коллег показали, что данные рыбопромысловой статистики отражают изменения в рыбном населении. Кроме того, во всех модельных водоемах группа рыб под названием «Мелочь III группы» разносилась по видам. Хотя в промысле представлены в разное время от 6 до 21 видов, они составляют основу рыбного населения по массе и по их значению в трансформации вещества и энергии в этом звене экосистемы.

Отобраны материалы рыбопромысловой статистики по водоемам, на которых был хорошо налажен промысел, и где вылавливались и учитывались более половины обитающих в них видов. Кроме того, взят суммарный вылов за год, что нивелирует колебания видового состава уловов, поскольку они получены в разные сезоны, на различных биотопах и с применением различных орудий лова (Терещенко, Терещенко, 1987).

Важно, что изучение структурных перестроек в рыбной части сообщества внутренних водоемов основано на анализе динамики индекса разнообразия. А данный структурный показатель слабо зависит от присутствия или отсутствия редких видов, играющих небольшую роль в функционировании рыбной части сообщества. Оценка вклада малочисленных и не учитываемых видов показала, что потеря информации о малочисленных видах, составляющих до половины списка обитающих в водоеме, приводит к относительной погрешности индекса разнообразия не более 15%, а абсолютная погрешность индекса доминирования не превышает величины 0,1 (рис. 4.1, 4.2).

Все указанное позволяет нам использовать для анализа динамики разнообразия рыбного населения данные рыбопромысловой статистики до середины 1980-х годов, т.е. в годы, когда данные по уловам рыб были репрезентативны (Кудерский, Печников, 2002). Анализ уловов оканчивали серединой 1990-х годов только для водоемов, на которых в это время проводились ихтиологические исследования.

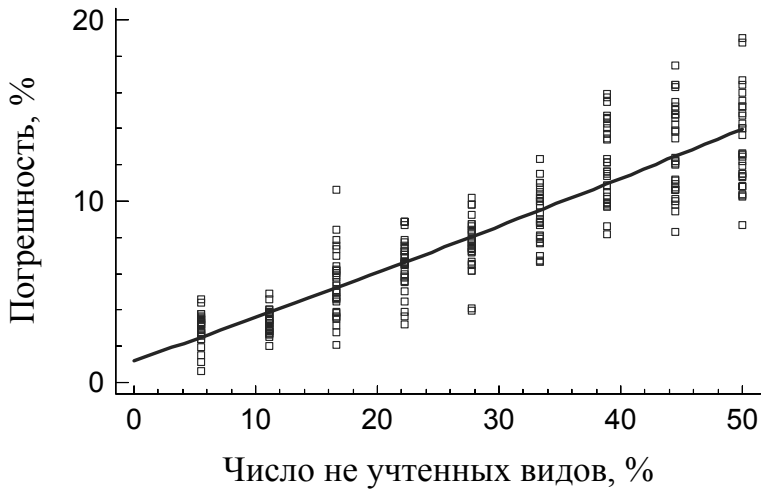


Рис. 4.1. Зависимость погрешности индекса разнообразия рыбного населения водоема, состоящего из 18 видов, от числа малочисленных неучтенных видов. (По: Терещенко, 2005).

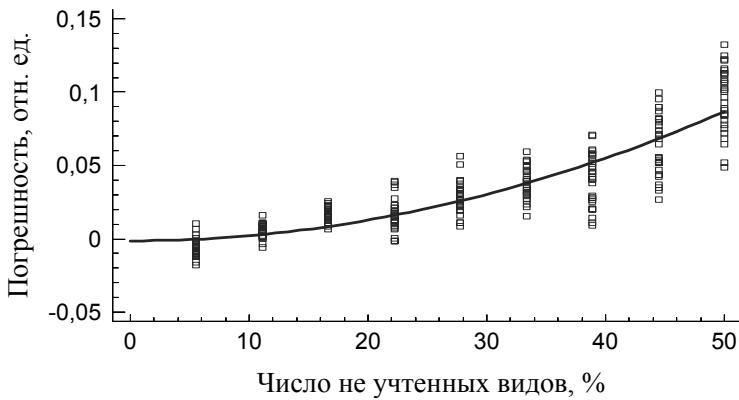


Рис. 4.2. Зависимость погрешности индекса доминирования рыбного населения водоема, состоящего из 18 видов, от числа малочисленных неучтенных видов. (По: Терещенко, 2005).

В работе анализируется отдельно динамика структуры рыбного населения и зоопланктона. Размерные, структурные и функциональные особенности этих двух частей сообщества позволяют рассматривать их как две отдельные системы. Каждая из них обладает своим собственным временем реагирования, обусловленным спецификой их развития и продолжительностью жизни (Алимов, Казанцева, 2004). Более того, наличие иерархии масштабов и факт "выключения" высших и низших масштабов времени (Молчанов, 1970) приводит к необходимости анализа реагирования каждой из выделенных частей сообщества отдельно.

4.3. Метод динамического фазового портрета структуры сообщества

Поскольку структура любого сообщества тесно связана с его функционированием (Алимов, 1989, 2001; Havens, 1999), в структурных перестройках сообществ заключен их интегральный ответ на весь комплекс воздействий среды. Следовательно, анализ этих перестроек может дать информацию о последствиях нарушающего воздействия на экосистему. С этим связано то, что внимание многих экологов обращено на разработку критериев и методов, позволяющих использовать изменения в сообществе животных для оценки его состояния и прогноза возможных изменений (Beck, 1955; Cairns at all, 1968; Chutter, 1972; Fausch K.D. at all, 1990; Hilselhoff, 1987; Karr, 1981, 1987; Karr at al., 1985; Loughheed, Chow-Fraser, 1998; Washington, 1984).

Существующие в настоящее время подходы к описанию реакции сообществ на внешние воздействия сводятся к оценке изменения таких характеристик, как численность организмов, число видов, биологическое разнообразие, доминирование, продукция и т.д. Для интегральной оценки состояния пресноводных сообществ используются индексы сапробности, биотический индекс Вудивисса и ряд других приемов, позволяющих сравнить между собой как отдельные участки водоема, так и разные водные объекты (Pantle, Buck, 1955; Sladecsek, 1966; Woodiwiss, 1964). Анализ величины или вариабельности этих показателей позволяет указать, когда воздействие на сообщество было больше или меньше, но не дает возможности выявить и прогнозировать его поведение в ближайшем будущем. Для этого необходимы методы, оперирующие динамическими характеристиками сообщества.

Определенные выводы об изменении биологического разнообразия флоры и фауны можно сделать, используя стандартные статистические методы: анализ средних величин и применяя регрессионный анализ. Но, прежде чем подвергать статистической обработке исходные данные, исследователь должен быть убежден в том, что имеет дело с биологически однородным материалом (правило прочих равных условий). То есть должно быть устранено влияние на исходные данные различия в биологическом разнообразии, связанного со сбором проб в разных биотопах и т.п. (α - , β - и γ - разнообразие). Содержательную информацию для целей мониторинга можно получить и при применении индексов сходства в качественной и количественной форме, расстояния в многомерном пространстве как меры различия и показателей своеобразия или оригинальности (Песенко, 1982). Однако все они, за исключением регрессионного анализа, на-

правлены лишь на констатацию различий в биоте в настоящее время по сравнению с предыдущими периодами.

Нарушения можно отнести к важнейшему элементу экологической действительности. Именно при нарушениях наиболее ярко проявляются межвидовые связи в сообществе. Эколог использует нарушения в качестве экспериментального инструмента, чтобы выяснить, как функционирует сложная система (Бигон и др., 1989; Clarke, Warwick, 1998).

В последние годы нами разрабатывается новый подход к оценке состояния и мониторинга пресноводных экосистем – метод динамического фазового портрета структуры сообщества (Verbitsky, Tereshchenko, 1996; Попова и др., 1997; Терещенко, Вербицкий, 1997). Предлагаемый нами методический подход предполагает выявление устойчивых и неустойчивых зон функционирования сообщества и позволяет наглядно представить его динамику в норме и под прессом нарушающих воздействий. Получить такую информацию другими существующими методами не представляется возможным.

С появлением знаменитого трактата Анри Пуанкаре "О кривых, определяемых дифференциальными уравнениями" (1947) понятие фазового портрета динамической системы (динамический фазовый портрет) стало мощным инструментом локального и глобального исследования свойств динамических систем, основой качественной теории. Труды академика А.А. Андропова и его коллег, учеников и последователей (Андронов и др., 1959, 1966, 1967) фазовый портрет динамической системы превратился в рабочий аппарат анализа и синтеза множества устройств и систем из самых различных областей физики, техники и других наук. Это стало возможным благодаря простоте и наглядности (геометричности) фазового портрета, который содержит в себе не только локальные характерные особенности системы, но и представляет ее глобально, давая наглядную картину поведения динамической системы в целом. В более поздних разработках вводится понятие фазового портрета управляемой динамической системы, который дает полное качественное представление свойств системы и позволяет конструктивно решать многие задачи, в том числе управляемости, финитного и оптимального управления (Бутковский, 1985). Метод динамического фазового портрета применяется и в математической экологии для анализа динамики численности популяций (Волькенштейн, 1978; Свирежев, Логофет, 1978). Существует два отличия применяемого нами метода динамического фазового портрета. Во-первых, для анализа динамики структуры сообществ есть только указание на принципиальную возможность (Айламазян, Стась, 1989). Во-вторых, ранее фазовые портреты строились на основании уравнений, описывающих эти системы, т.е. на основании моделей. Мы строили фазовые портреты структуры реальных

сообществ на основании исходных данных динамики их разнообразия. В экологии нередко анализируется поведение системы в фазовом пространстве (Одум, 1975). Фазовое пространство может быть любое. Его координатами могут быть, например, численности отдельных видов или продукция и биомасса (Gilpin et al, 1982; Knut et al, 1997; Portrait et al, 1999). Однако данный анализ можно назвать методом параметрического фазового портрета, и он в корне отличается от динамического фазового портрета системы. Суть метода динамического фазового портрета состоит в исследовании поведения системы в ее фазовом пространстве или, как теперь говорят, в пространстве ее состояний. Особенно наглядна и проста эта картина для двумерных систем ($n = 2$), которые можно изобразить на плоскости или ее части. В этом случае фазовый портрет есть совокупность (семейство) фазовых траекторий в координатах x , dx/dt , где x - исследуемый параметр, t - время, dx/dt - скорость изменения параметра.

Фазовый портрет динамической системы действительно является картиной, на которой можно многое увидеть, благодаря тому, что через каждую точку фазового пространства (пространства состояний) проходит (по условию теоремы единственности) одна и только одна кривая (траектория), за исключением лишь отдельных точек, которые называются "особыми точками". В этих точках, которые играют важную роль в функционировании динамической системы, нарушаются условия теоремы существования и единственности, в результате чего через особые точки может проходить целое множество траекторий. Однако, найдя эти точки на фазовом портрете, мы можем выявить устойчивые и неустойчивые стационарные состояния системы. Под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения изучаемого параметра, в частном случае - это точки пересечения фазового портрета с линией нулевых значений скоростей. В математической экологии при анализе популяций в качестве параметра x выступает численность популяции (Свирижев, Логофет, 1978). При описании структурных перестроек в сообществе животных структурным фазовым портретом системы является кривая, описывающая ее поведение в координатах H и dH/dt , где H - индекс биологического разнообразия, dH/dt - скорость изменения разнообразия. Для исключения влияния случайных изменений предварительно сглаживали данные по динамике индекса разнообразия. Для этого весь интервал времени наблюдения разбивали на 500 отрезков и параболическим окном проводили аппроксимацию и интерполяцию. Хорошие результаты дало также сглаживание кубическим сплайном. Для построения динамического фазового портрета необходимы данные, взятые с определенной дискретностью по времени. Аналогично тому, как организм развивается по своему внутреннему времени, а внешнее (астрономическое) время служит ему для организации его взаимодействия с внеш-

ним миром (Алимов, Казанцева, 2004), существует собственное время и у надорганизменных систем – популяций и сообществ. Интервал дискретности взятия проб определяется динамическими свойствами системы и должен быть меньшим, чем время ее перестройки в ответ на воздействие (Levin, 1992; Stamou et al., 1993). По нашим наблюдениям время перестройки рыбного населения составляет несколько лет. Поэтому анализ многолетней динамики годового суммарного улова на водоеме будет отражать динамику структурных перестроек в рыбной части сообщества. Анализ основан на поиске стационарных или равновесных точек, т.е. зон в которых скорость изменения разнообразия близка к нулю. Индикаторы реакции на возмущающее воздействие - переход системы в другое состояние или нарушение плавности кривой фазового портрета. При сильном воздействии на водоем происходит элиминация части особей, и отклик на фазовом портрете соответствует по времени действию фактора. При средних воздействиях ответная реакция проявляется через смертность молоди, а на фазовом портрете отклонения видны со сдвигом по времени, равным времени вступления молоди в промысел.

Из теории известно, что у самой простой (формирующейся) нелинейной системы стационарные состояния – это точки пересечения параболы с осью нулевой скорости изменения разнообразия (Айламазян, Стась, 1989). При удалении от равновесной точки фазовый портрет имеет вид выпуклой или вогнутой дуги. Для колебательной системы (динамическая система второго порядка) в зависимости от знака и соотношения коэффициентов уравнения, которым она описывается, стационарные состояния будут называться: центр, устойчивый и неустойчивый фокус, устойчивый и неустойчивый узел, седло (Романовский и др., 1975; Волькенштейн, 1978). Для первых трех стационарных состояний траектория системы на фазовом портрете имеет вид циклических колебаний, закручивающейся и раскручивающейся спиралей.

На рыбное население анализируемых водоемов воздействуют климатические изменения на фоне антропогенных факторов и сукцессионных изменений в экосистеме водохранилищ. Поэтому для лучшего понимания результатов анализа структурных изменений в сообществе животных методом динамического фазового портрета рассмотрим это на примере исследований структуры сообщества в простых случаях, когда контролировались условия опыта и действовал только один фактор. Такая возможность была в случае анализа изменений в структуре зоопланктона пруда и мезокосмов (Терещенко, Вербицкий, 1997). Информация о динамике разнообразия зоопланктона любезно предоставлена д.б.н. В.Б. Вербицким, за что авторы выражают ему свою признательность.

Зоопланктон незарыбленного пруда. В качестве примера динамики формирующейся системы, не подверженной значительным антропогенным воздей-

ствиям, рассмотрена сезонная сукцессия зоопланктона незарыбленного пруда площадью 0.005 км^2 и средней глубиной 1 м. Процесс формирования структуры зоопланктона пруда после его заполнения в мае сопровождался большим ростом величины разнообразия. В это время шло массовое развитие занесенных водой литоральных видов, особенно коловраток. Они составляли более 90% от общей численности организмов зоопланктона. К началу июня завершился процесс формирования прудового сообщества. Информационный показатель вырос до максимального уровня 3.1 бит и далее до замерзания водоема он колебался в диапазоне от 2.0 до 3.0 бит (Терещенко, Вербицкий, 1997).

При этом в сообществе шла типичная для прудовых экосистем сезонная сукцессия. Она выражалась в изменении численности видов, смене доминантов и субдоминантов, выпадении одних видов и появлении других. Это нашло отражение в отмеченных выше колебаниях показателя разнообразия.

На фазовом портрете (рис. 4.3а) хорошо видны описанные выше структурные перестройки зоопланктона и выход его в равновесное состояние. Траектория системы, соответствующая периоду весеннего формирования, имеет куполообразный вид. Динамический фазовый портрет, описывающий функционирование зоопланктона в летние месяцы, представляет собой многоцикловую траекторию вокруг нулевого значения скорости, что позволяет сделать вывод о нахождении системы в устойчивом равновесном или стационарном состоянии (Волькенштейн, 1978).

Зоопланктон зарыбленного пруда. Примером системы, подверженной нарастающему воздействию, может быть зоопланктон пруда с молодью рыб. Проанализированы данные структурных перестроек зоопланктона пруда после посадки в него молоди карпа (7 шт./м^2). На фазовом портрете отмечаются две стационарные зоны – исходная при более высоких значениях индекса разнообразия (1.9 бит) и конечная – при более низких значениях – 0.7 бит (рис. 4.3б). В исходной зоне зоопланктон находился первые 40 суток наблюдения. В это время шел рост рыб, нарастало их воздействие на зоопланктон (Терещенко, Вербицкий, 1997). Траектория зоопланктона на фазовом портрете имеет вид раскручивающейся спирали. В дальнейшем система перешла в состояние с меньшим уровнем разнообразия (0,7 бит).

Воздействие закисления воды на зоопланктон. Для более детального анализа реакции гидробионтов на сильные и слабые нарушающие воздействия проанализированы результаты длительных (хронических) экспериментов по моделированию в микрокосмах различных ситуаций, в частности действие закисления воды на сукцессию зоопланктона проточных микрокосмов. Отмечено сокращение общего числа видов, хотя в контроле видовое богатство зоопланктона

осталось неизменным. Через два месяца по сравнению с контролем в закисленной воде число видов ветвистоусых ракообразных сократилось на 20%, а колораток – на 40%. По численности доля ветвистоусых снизилась с 96-98 до 40%, а доля веслоногих увеличилась до 59% (Вербицкий и др., 1990). На динамическом фазовом портрете в первом периоде отмечается выход системы в устойчивую зону, соответствующую разнообразию 1.6 бит (рис. 4.4а). После начала закисления происходит снижение разнообразия зоопланктона, отраженное на фазовом портрете вогнутой дугой из устойчивой зоны в состояние с более низким значением разнообразия. Характер фазового портрета в дальнейшем (закручивающаяся спираль) говорит о том, что система перешла в новое устойчивое состояние. Аналогичная картина выхода системы в устойчивое состояние отмечалась и при исследовании динамики структуры зоопланктона контрольных микрокосмов.

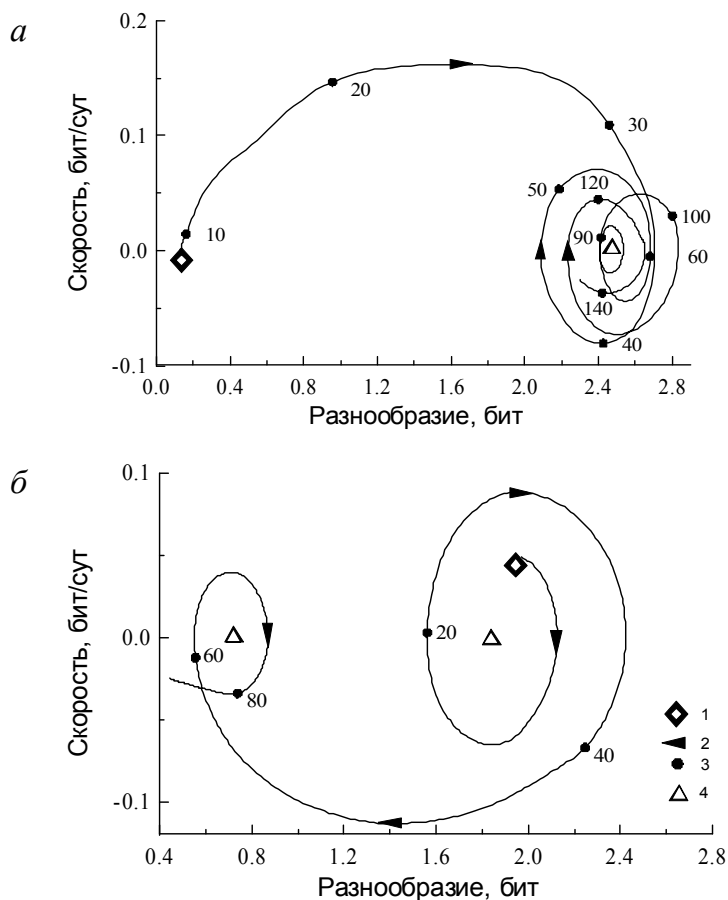


Рис. 4.3. Динамические фазовые портреты структуры зоопланктона незарыбленного (а) и зарыбленного молодью карпа (б) пруда. 1 - начальное состояние, 2 – направление перемещения, 3 - состояние системы в момент времени (сут.), обозначенный цифрой у кривой, 4 – устойчивое состояние (по: Терещенко, Вербицкий, 1997).

Зоопланктон при слабых нарушающих воздействиях. Фазовые портреты зоопланктона при относительно "мягких" воздействиях - слабое закисление, низкие концентрации тяжелых металлов и пестицидов – в целом такие же, как и при воздействии молоди карпа (Терещенко, Вербицкий, 1997). На **рис. 4.4б** хорошо видна реакция восстановления разнообразия зоопланктона микрососмов после окончания нарушающего воздействия (хлорперифоса), когда система возвращается в исходное стационарное состояние.

Таким образом, представленные данные позволяют говорить о существовании не менее пяти типов фазовых портретов биологического сообщества, которые соответствуют различным экологическим ситуациям (Терещенко, Вербицкий, 1997).

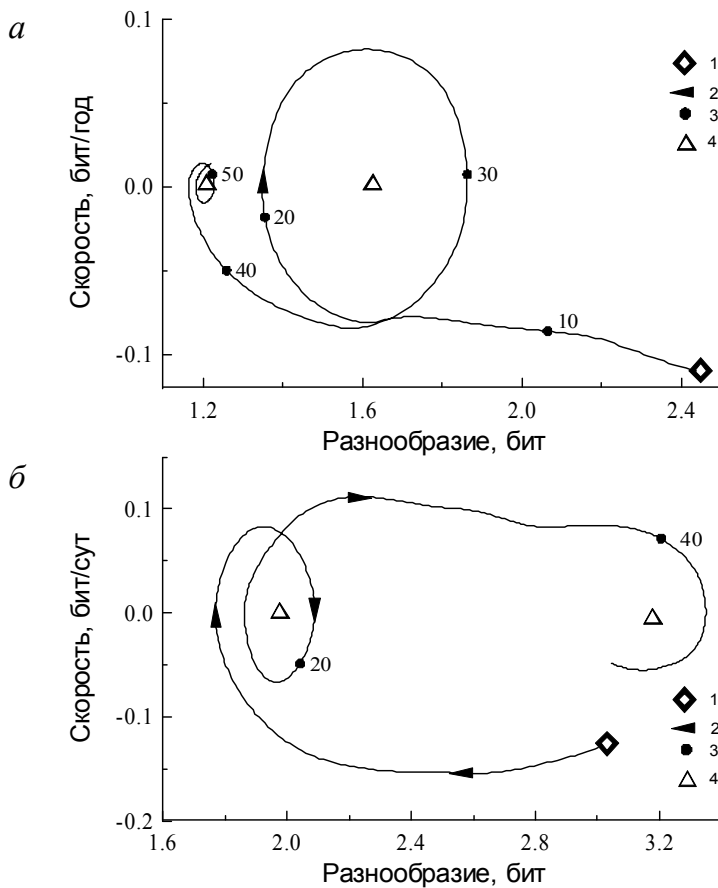


Рис. 4.4. Динамические фазовые портреты структуры зоопланктона микрососмов при воздействии закисления (а) и хлорперифоса (б). Обозначения как на рис 4.3 (по: Терещенко, Вербицкий, 1997).

1. Выпуклая дуга от исходного состояния к новому состоянию, имеющему большее разнообразие. Она характерна для весеннего формирования зоопланктона пруда (**рис. 4.3а** в период 0-30 сут.) и для восстанавливающихся систем после прекращения «мягкого» (обратимого) угнетающего воздействия.

2. Вогнутая дуга от исходного состояния к новому состоянию, имеющему меньшее разнообразие. Такой тип фазового портрета наблюдался при действии хищника (молоди карпа) на зоопланктон (**рис. 4.3б** в период 40-60 сут.) и при «мягких» воздействиях (низкие концентрации тяжелых металлов и пестицидов).

Описанные элементы динамического фазового портрета отмечались при нахождении зоопланктона вдали от равновесного состояния. При приближении к нему характер движения системы усложняется. Было выделено еще три элемента фазовых портретов:

3. Закручивающаяся спираль: особая точка – «устойчивый фокус». Такой фазовый портрет характерен для зоопланктона, находящегося в равновесном состоянии в случае отсутствия на него воздействия, т.е. при стабилизации системы.

4. Раскручивающаяся спираль: особая точка – «неустойчивый фокус». Характерен при усилении воздействия на зоопланктон, например, действие молоди рыб (**рис. 4.3б** в период 0-30 суток).

5. Циклическая траектория небольшой амплитуды: особая точка – «центр». Данная особая точка отмечена при небольшом воздействии на зоопланктон, находящийся в зоне равновесия. Например, у прудового зоопланктона в летне-осенний период (**рис. 4.3а** в период 40-140 суток).

4.4. Выявление критических ситуаций в состоянии экосистемы водохранилищ

Известно, что при отсутствии значимых воздействий наличие отрицательных обратных связей приводит к стабилизации системы (Шмальгаузен, 1968; Одум, 1975). При усилении воздействия на сообщество его структура и функции изменяются, и оно переходит в другое состояние с новыми значениями структурных и функциональных характеристик (Алимов, 1989; Алимов, 2001). При этом сообщество проходит критическую точку, т.е. момент, когда система не может противостоять воздействию и начинается переход в новое стационарное состояние. Разработка методов выявления критических точек позволит ответить на вопрос: когда система не справилась с воздействием. Кроме того, имея информацию о нарастании воздействия, можно оценить величину воздей-

ствия, при которой сообщество гидробионтов выходит из устойчивого состояния. Наличие такой информации важно как для охраны чистоты наших водоемов, так и для принятия оперативных решений по управлению промыслом рыб. Алгоритм выявления критической точки основан на анализе динамики во времени приращения азимута при перемещении системы по фазовой траектории (Терещенко, Мострюков, 1999). Дополнительно анализировали динамику скорости изменения разнообразия сообщества и его ускорения.

Анализ имеющихся данных показал существование двух типов критических точек. Первый тип критической точки на фазовом портрете представляет собой точку перехода раскручивающейся спирали в дугу. Она соответствует ситуации, когда сообщество уже не может справиться с нарастающим воздействием на него. Такой переход в новое состояние отмечен для зоопланктона при влиянии хищника (молоди карпа) на структуру сообщества (Терещенко, Вербицкий, 1997), для рыбного населения при эвтрофировании Сямозера (Терещенко и др., 2004) и Мингечаурского водохранилища (Терещенко, Надиров, 1996), влияния техногенной нагрузки на оз. Имандра (Попова и др., 1997; Решетников и др., 2013) и термального загрязнения на озера Конинской системы в Польше (Tereshchenko et al., 2007). Можно сказать, что при усилении воздействия сообщество переходит в новое стационарное состояние скачкообразно. До наступления критической точки усиление воздействия приводило к увеличению «раскачки сообщества» что видно по его структурным характеристикам. Но само устойчивое состояние не изменялось. После прохождения критической точки траектория системы на фазовом портрете дуга, которая характерна для формирующихся систем, т.е. идет переход в новое равновесное состояние. Следовательно, при усилении воздействия на водоем в функционировании сообщества наблюдается критическое состояние, когда система не может противостоять воздействию и переходит в новое стационарное состояние скачкообразно.

Второй тип критической точки на фазовом портрете представляет собой точку изменения хода фазового портрета и имеет вид нарушений хода кривой в виде пиков. Такой тип фазового портрета структуры сообщества наблюдался при анализе структуры уловов рыб Рыбинского водохранилища в 1984 и 1988 гг. и соответствовал годам массовой гибели рыб. Следовательно, второй тип критической точки на фазовом портрете соответствует случаю резкого возмущающего воздействия на систему. Для критических точек первого типа отмечается значительное уменьшение приращений азимута, а для второго типа – или смена знака приращения азимута, или резкое возрастание его величины (Терещенко, Мострюков, 1999). Скорость и ускорение реагируют на критические точки существенным понижением значений.

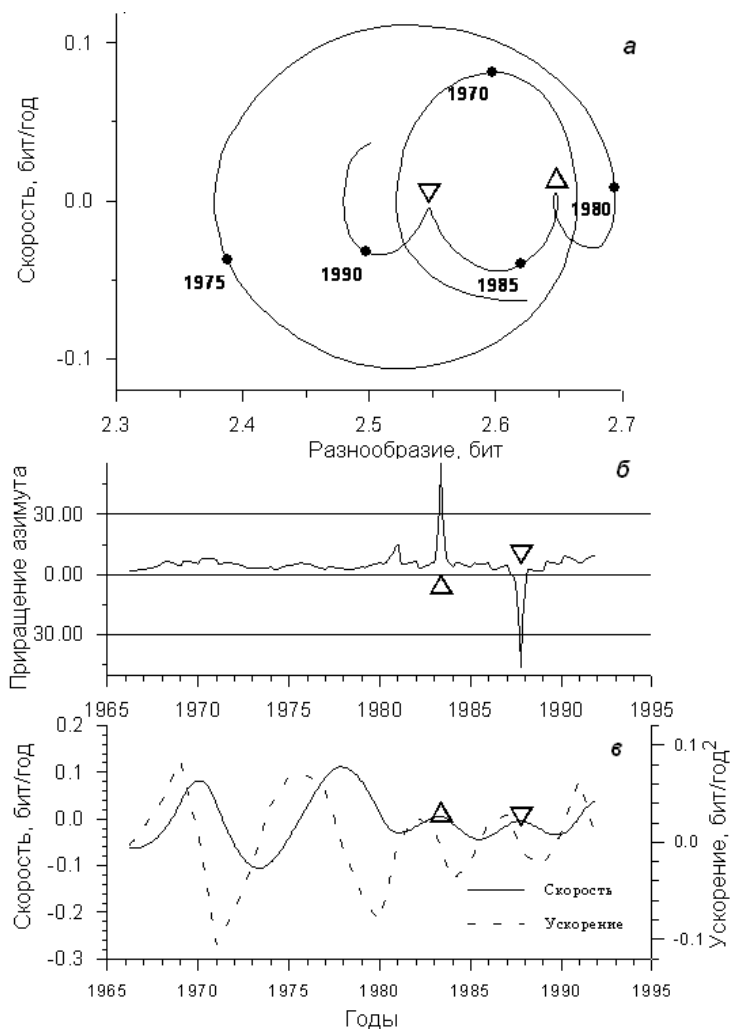


Рис. 4.5. Динамический фазовый портрет (а), приращение азимута (б), скорость и ускорение разнообразия (в) рыбного населения Рыбинского водохранилища. (По: Терещенко и др., 2013).

В качестве примера критической точки второго типа рассмотрим фазовый портрет рыбного населения Рыбинского водохранилища (рис. 4.5а). С 1971 г. в связи с процессами эвтрофирования и загрязнения водоема в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища наступил четвертый этап, названный “периодом ухудшения условий” или “дестабилизация” (Терещенко, Стрельников, 1997). Возросла амплитуда колебаний уловов рыб и относительной численности отдельных видов, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам и экологическим группам. Траектория системы на динамическом фазовом портрете имеет вид раскручивающейся спирали, свидетельствующей о ее

“разбалансировке” и интенсификации процессов перестройки. Частично это могло быть связано с действием аномально жаркого лета в начале 1970-х годов на холодолюбивые виды: снеток и налим. Основной силой, вызвавшей этот процесс, следует считать возрастание в 1970-е годы количества промышленных и сельскохозяйственных стоков, что связано с ростом мощности Череповецкого промышленного узла и увеличением использования удобрений на площади водосбора. Уже в начале 1980-х годов в водохранилище регистрируются случаи локальной гибели рыб. Для критических точек второго типа отмечается кратковременный всплеск абсолютных значений приращений азимута (Рис. 4.5б). Скорость и ускорение реагируют на критические точки существенным одновременным понижением значений (Рис. 4.5в).

4.5. Принципы анализа влияния промысла на динамику разнообразия рыбного населения

Изменение интенсивности и селективности промысла может маскировать влияние климатических изменений на рыбное население внутренних водоемов. Особенно это характерно для 90-х годов прошлого века, когда существенно возросла интенсивность и селективность промысла; число пользователей при развале ранее хорошо налаженной системы учета рыбной продукции и промысловой нагрузки, а также числа неучтенных орудий лова. Так, на Рыбинском водохранилище лов рыбы осуществляют около 120 организаций (кооперативы, колхозы и отдельные бригады). Это усложнило оценку общего количества рыбаков и применяемых ими орудий лова. Вместе с тем известно, что в системе самой крупной организации (ЯРРЫБПРОМ) за 5 лет с начала 1990-х годов число рыбаков, участвующих в промысле, увеличилось с 260 до 360, а используемых сетей на лову с 11-12 тыс. - до 24 тыс. (Стрельников и др., 1997). Таким образом, имеет место значительное увеличение промыслового усилия и одновременное снижение официальной статистики вылова. Это связано с увеличением доли неучтенного вылова. Так, в середине 1990-х годов в Рыбинском водохранилище по данным, представленным сотрудниками рыбинспекций, на заготовительные пункты (т.е. и в статистику вылова) не попадает от 30 до 50% пойманной рыбы (Стрельников и др., 1997). В связи с этим необходимы новые подходы к оценке состояния популяций рыб и всего рыбного населения.

Необходимо отметить, что ранее вся практика оценки состояния популяций и охраны рыбных запасов базировалась на величине оптимального допустимого улова (ОДУ) на основании которого определялись квоты вылова раз-

личными рыбодобывающими организациями, работающими на данном водоеме. При этом применяли методы учета относительной численности и в некоторых случаях – прямого учета запаса (Дементьева, 1976). Это значит, что прогноз ОДУ, как правило, велся на основании информации об общем вылове данного вида на водоеме в предыдущий год с поправкой на информацию о возрастной структуре, урожайности поколения и соотношения вылова и ОДУ. И это было вполне оправданно до начала 1990-х годов, т.е. в период преобладания на водоемах государственного и колхозного промысла рыбы. В тот период был достаточно хорошо налажен учет вылова всей рыбы. Однако в настоящее время создавшиеся новые условия привели к тому, что старые апробированные методики прогноза и охраны рыбных запасов перестают работать, поскольку в их основе лежит информация ныне ставшая не достоверной. Кроме того, если раньше у органов рыбоохраны хватало сил учитывать улов, то теперь едва их хватает на контроль выполнения правил рыболовства. Нужны новые подходы к проблеме, которые позволят оптимизировать охрану рыбных запасов. Один из таких подходов заключается в изменении основного внимания рыбоохранных организаций с прогноза на оценку состояния популяций с целью своевременного и оперативного принятия соответствующих мер.

Нужно сказать, что анализ состояния популяций рыб должен базироваться на классических теоретических представлениях о динамике численности популяций рыб, обоснованных трудами Ф.И. Баранова (1971), Т.Ф. Дементьевой (1976), Г.В. Никольского (1974), Г.И. Монастырского (1952), У.Е. Рикера (1979), П.В. Тюрина (1963). Кроме того, необходимо применять как современные разработки по динамике численности популяций рыб (Малкин, 1995 и др.), так и новые методы оценки их состояния, в частности и генетические методы.

Кратко новый подход при оценке состояния и охране рыбных ресурсов можно свести к следующему:

1. Основное внимание рыбоохранных организаций должно быть направлено на оценку состояния популяций рыб. Прогноз вылова становится лишь частью системы оценки и мониторинга состояния популяций.

2. Максимизация анализа всей имеющейся информации о рыбных ресурсах с ранжированием ее точности и достоверности, поиск надежных и эффективных маркеров изменения их состояния.

3. Наличие гибкой, структурированной, многоуровневой системы оценки состояния популяций рыб. Данная система должна использовать всю имеющуюся у рыбоохранных организаций информацию, как легко получаемую, но менее достоверную, так и более достоверную, требующую определенных затрат (при необходимости).

4. Каждый последующий уровень системы мониторинга состояния популяций отталкивается от предварительной информации более низкого уровня, уточняет данные мониторинга, оперируя при этом более достоверной информацией, и служит основой для включения в оценку состояния рыбных запасов более высокого уровня анализа.

5. Создание мобильной хорошо оснащенной группы реагирования. В частном случае это может быть бригады ихтиологов-наблюдателей, выезжающих и уточняющих уже имеющуюся предварительную информацию об изменении рыбных запасов. Однако эта группа занимается исследованием не всех водоемов и не всех видов рыб, а только те водоемы и те виды рыб, по которым уже имеется предварительная информация о возможном ухудшении запасов или состоянии рыб.

Систему мониторинга состояния рыбных запасов можно представить следующим образом.

1. Нулевой уровень мониторинга состояния популяций рыб – прогноз уловов рыб

Для оценки оптимального допустимого вылова необходимо большое количество информации (общем вылове, промысловой нагрузке, урожайности поколений и т.д.), которая получить сейчас крайне сложно. Учитывая это, прогнозирование возможных уловов рыбы становится непростой задачей ввиду необходимости учета при разработке прогноза уловов как негативные, так и позитивные факторы - экологические, экономические и социальные. Вместе с тем, учет всех этих составляющих возможен при составлении прогноза уловов рыб стандартными математическими методами анализа временных рядов по многолетней динамике уловов рыб. Например, при использовании метода ARIMA (авто-регрессионного интегрирования скользящей средней). При этом учитывается как тренд, так и периодическая составляющая изменений уловов рыб. Тренд обусловлен сукцессионными изменениями в экосистеме водоема. Кроме того, изменение экономических и социальных факторов также имеют определенную тенденцию (тренд). Циклическая составляющая определяется периодичностью повторения урожайных и неурожайных поколений и связана с условиями их воспроизводства. Поскольку в данном случае прогноз отягощен неопределенностью, связанной с влиянием экономических и социальных факторов, то его нельзя использовать для определения квот вылова. Прогноз служит для очень грубой оценки состояния популяции. Несовпадение прогноза и вылова - первый сигнал о возможном изменении состояния популяций рыб.

2. Наличие сигнала на нулевом уровне об изменении состояния популяций рыб служит основой для подключения к анализу первого уровня мониторинга, т.е. проверке информации об улове на усилии.

3. При подтверждении информации о негативных тенденциях в состоянии конкретной популяции рыб (по данным улова на усилие), необходим выезд хорошо оснащенной мобильной группы. Эта группа выезжает на водоем, по которому есть предварительная информация о возможном ухудшении запасов конкретного вида, и стандартными орудиями лова проверяют информацию об улове на усилие по исследуемому виду и собираются дополнительные данные по биологическому анализу (размер, возраст, состояние половых продуктов, наличие паразитов и т.д.).

4. При подтверждении объективными данным ихтиологами-наблюдателями информации об ухудшении состояния конкретной популяции рыб и возникновении необходимости решения конкретной рыбоохранной задачи возможен переход на более высокий уровень оценки состояния популяций. Он предполагает подключение к анализу состояния популяций рыб научно-исследовательских организаций. При этом предполагается проведение работ по анализу роста, динамики возрастной структуры, урожайности поколений, пополнения и убыли. В зависимости от необходимости решения конкретных задач, возникающих у рыбоохранных организаций, возможно привлечения методов математического моделирования, генетических, иммунологических, экспертной оценки, основанном на массовом патологоанатомическом анализе отдельных особей (Решетников, 1994; Решетников и др., 1999) и т.д.

Таким образом, предлагаемый подход к оценке состояния популяций и охране рыбных ресурсов позволит оптимизировать работу службы ихтиологов-наблюдателей, сконцентрировав ее усилия наиболее злободневных вопросов. При этом низшие уровни системы мониторинга состояния популяций позволяет при меньших затратах оперативно контролировать состояние запасов рыб и на оставшихся рыбохозяйственных водоемах.

Для эффективной работы предлагаемой системы оценки состояния популяций полезно наличие иерархической базы данных, в которой будет сконцентрирована вся имеющаяся информация о популяциях промысловых рыб, рыбохозяйственных водоемах, находящихся в ведении рыбоохранной организации, и рыбопромысловой нагрузке. Необходимым элементом такой базы данных должна быть и паспортизации каждого из применяемых орудий лова (информация о размере вылова рыбы по всем видам, обитающим в водоемах).

Метод оценки относительной численности поколений основных промысловых видов рыб, при не полной исходной информации

Информация о численности поколений промысловых видов рыб – один из ключевых параметров, необходимый для оценки запасов рыб. Для этого широко применяется биостатистический метод (Дементьева, 1976; Монастырский, 1952;

Никольский, 1974). Во всех вариантах этого метода начальным этапом работы является составление матрицы, в которой сведена информация о ежегодных уловах соответствующей популяции, распределенная по возрастным категориям и сгруппированная таким образом, что в каждой вертикальной графе располагаются рыбы одного года рождения. Сумма этих рыб составляет величину используемой численности поколения с момента его вступления в промысел до полного промыслового изъятия. Следовательно, для оценки численности поколений промысловых видов рыб необходимы непрерывные многолетние данные о возрастной структуре исследуемой популяции. В водоемах с промыслом, мало изменчивым по промысловому усилию, он дает надежную оценку величины промысловой части популяции и численности поколений рыб.

Изменение экономических условий в нашей стране в начале 90-х годов XX века привело к тому, что ряды наблюдений за состоянием популяций промысловых рыб на многих водоемах, как научно-исследовательских организаций, так и служб рыбоохраны стали не полными. Вместе с тем, новые коммерческие отношения, сложившиеся в рыболовстве, оказали существенное влияние на популяции многих видов рыб, поскольку при этом увеличилась интенсивность и селективность промысла, число пользователей и орудий лова при одновременном развале ранее хорошо налаженной системы учета рыбной продукции и промысловой нагрузки (Стрельников и др., 1997; Терещенко, 2003). В создавшихся условиях возросла необходимость анализа информации о численности поколений основных промысловых видов для оценки состояния их популяций с целью своевременного и оперативного принятия соответствующих мер.

Нами предлагается метод оценки относительной численности поколений промысловых видов рыб в условиях неполной исходной информации (Терещенко, Зуянова, 2006). Он применим для водоемов с промыслом, мало изменчивым по промысловому усилию. Суть метода заключается в усреднении и сглаживании всей имеющейся информации о возрастной структуре анализируемой популяции и дальнейшем сравнении суммарного процентного соотношения данной генерации в уловах с суммарным процентным соотношением этих же возрастных групп в равновесной возрастной структуре соответствующей популяции.

Метод основан на двух модификациях стандартного метода оценки численности поколения. Прежде всего, для решения многих задач (например, для оценки влияния различных факторов, включая и климатических, прогноза величины вылова) важно знать не столько абсолютную численность поколения, а то, какое по мощности то или иное поколение – малочисленное, среднечисленное или многочисленное. Для решения таких задач вполне приемлемо восполь-

зоваться предложенной А.С. Стрельниковым (1996) модификацией, заключающейся в подсчете суммы процентов данного поколения в уловах от момента вступления в промысел до фактического предельного возраста. Такая информация позволяет оценить относительную мощность того или иного поколения. Для среднечисленного поколения данная сумма будет соответствовать 100%. Для малочисленного поколения сумма будет существенно меньше, а для многочисленного - соответственно больше 100%.

Вторая модификация обусловлена неполнотой исходной информации. Для оценки численности поколений длинноцикловых видов по методу убыли от лова необходим непрерывный ряд наблюдений за возрастной структурой уловов за 20-30 лет. При отсутствии многолетней непрерывной исходной информации, нами предлагается сравнивать суммарное процентное соотношение данной генерации в уловах с суммарным процентным соотношением этих же возрастных групп в усредненной (равновесной) возрастной структуре уловов данного вида. Под равновесной возрастной структурой промысловых уловов понимается возрастная структура, которая обусловлена имеющимися в водоеме орудиями лова и промысловой нагрузкой, и которая характерна для постоянных условий среды, когда все поколения данного вида одинаковы по численности. Для нахождения равновесной возрастной структуры уловов конкретного вида в конкретном водоеме проводили усреднение за несколько лет информации о возрастной структуре промысловых уловов и аппроксимацию. При этом необходимо применение кусочно-линейной функции или полиномов. Далее идет сравнение суммарного процентного соотношения данной генерации в уловах с суммарным процентным соотношением этих же возрастных групп для средних условий среды, т.е. по равновесной возрастной структуре.

Для примера рассмотрим возрастную группу два года участвующую в промысле (в возрасте 3+ и 4+). Пусть ее доля в возрастной структуре в первый год составляет 9% (в возрасте 3+), а во второй год (в возрасте 4+) – 26%. Для равновесной возрастной структуры уловов данного вида доля рыб возраста 3+ в анализируемом водоеме пусть равна 5%, а возраста 4+ - 15%. Тогда относительная численность рассматриваемого поколения равна

$$N1 = (9 + 26) \times 100\% / (5 + 15) = 175\%.$$

Следовательно, рассматриваемое поколение относится к многочисленным. В будущем можно ожидать увеличения вылова данного вида. Поскольку в расчетах (в уловах) рассмотренное поколение было представлено только двумя возрастными группами, то погрешность полученной оценки его мощности велика и расчеты относятся по классификации А.Г. Поддубного (1982) к классу ориентировочных или даже прикидочных. Однако это количественная оценка

численности поколения и в дальнейшем при дополнении информации о доли данного поколения в уловах точность оценки численности поколения будет возрастать.

Проверка работы предложенного метода, проведенная на примере леща и судака оз. Воже, показала его эффективность (Терещенко, Зуянова, 2006). Результаты приведены на **рис. 4.6**. Вполне закономерен вопрос насколько сделанная оценка мощности поколений леща и судака соответствует реальному положению на водоеме?

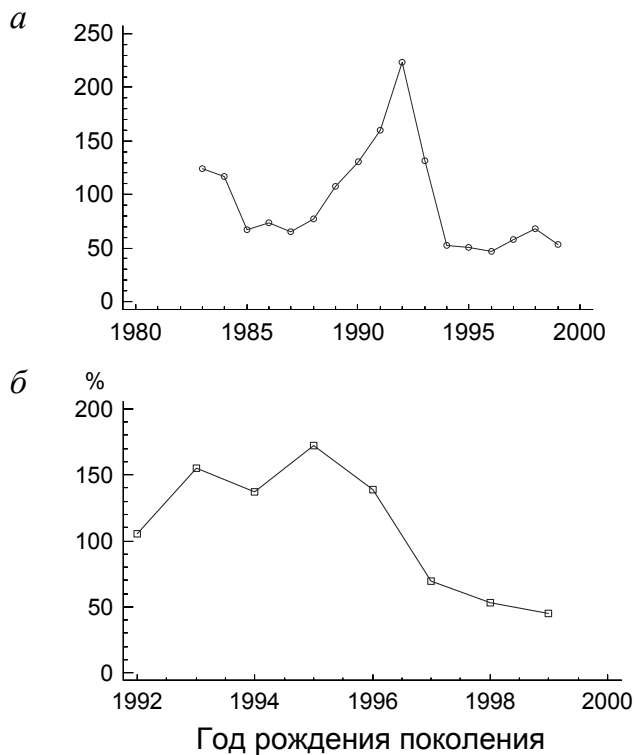


Рис. 4.6. Урожайность поколений леща (а) и судака (б) оз. Воже
(По: Терещенко, Зуянова, 2006).

Результаты расчетов показали, что поколения леща, родившиеся в середине 1990-х годов низкоурожайные. Интересно отметить, что именно в эти годы отмечался наиболее низкий уровень воды во многих озерах Вологодской области. Для фитофильных видов рыб, к которым относится лещ, большое значение для воспроизводства имеет режим уровня воды водоема. В маловодные годы производители подходят на нерестилище в отсутствии соответствующего не-

рестового субстрата и у значительной части производителей наблюдается резорбция икры, что приводит к появлению в маловодные годы низкоурожайного поколения (Гордеев, Ильина, 1978). Наличие низкоурожайных поколений леща в годы с низким уровнем воды озера может свидетельствовать в пользу адекватности предложенного метода оценки мощности поколений леща. Поскольку низкоурожайные поколения леща, родившиеся в середине 1990-х годов, в настоящее время вступают в промысел, то следует ожидать уменьшение уловов леща. Именно это и показывает кривая прогноза уловов методом ARIMA на основе динамики вылова 1945-2002 гг.

Значения коэффициентов при параметре «Т» в уравнении линейной регрессии имеют смысл коэффициентов смертности. Расчет показал, что смертность леща оз. Воже в возрасте 6-12 лет существенно меньше, чем у более старших особей (Терещенко, Зуянова, 2006). По имеющимся данным лещ становится половозрелым при длине тела 260-270 мм, что соответствует его возрасту 9-10 лет. На основании анализа многих популяций рыб Е.М. Малкин (1995) пришел к следующему выводу. При наступлении половой зрелости особей в возрасте 9-10 лет возможное значение биологически допустимого его вылова не должна превышать 14-15% численности популяции. Исходя из найденных коэффициентов общей смертности леща можно сделать вывод о том, что квоты вылова леща в возрасте 6-12 лет, при наличии контроля за состоянием популяции в ближайшие 2-3 года можно увеличить, а квоты вылова леща в возрасте 12 – 25 лет необходимо уменьшить.

Наиболее полная информация для оценки мощности была представлена для поколений, родившихся в 1984-1994 гг. Для них информация о численности поколения усреднялась за 4 года. Эти расчеты по А.Г. Поддубному (1982) по степени точности могут быть отнесены к приближенным. При дополнении информации о возрастной структуре в последующие годы расчеты оценки мощности указанных поколений могут быть переведены в обычные, а при вылове всего поколения - в точные. Расчеты урожайности остальных поколений имеют большую погрешность, и они по степени точности могут быть отнесены к ориентировочным, а граничные годы - к прикидочным. Однако в результате расчетов получена количественная информация о численности поколений леща, которая позволяет ориентироваться рыбоохранным органам, и которая при поступлении дополнительной информации может быть переведена в класс более точной.

Оценка относительной мощности различных поколений судака показала, что поколение судака, родившееся в 1995 г., было наиболее урожайным (рис. 4.6б). Этот факт отмечает в своей работе и А.Ф. Коновалов (2004). Одна-

ко, по нашим данным не только поколение 1995 г., а все поколения судака, родившиеся в 1993-1996 гг. были высокоурожайными. Поколения же 1997-1999 гг., наоборот, все низкоурожайные. Это свидетельствует о том, что в оз. Воже уже наблюдаются эффекты перенаселенности популяции судака. Известно, что если плотность популяции перейдет за тот уровень, который в состоянии обеспечить среда, то смертность превысит рождаемость. Одним из компенсаторных механизмов, препятствующих этому – эмиграция части особей из областей с высокой плотностью (Риклефс, 1979). По наблюдениям ихтиологов в настоящее время судак из оз. Воже проник в оз. Лача и бассейн р. Онеги (Новоселов, 2003). Таким образом, наличие компенсаторных механизмов у популяции судака привело к уменьшению мощности поколений 1997-1999 гг. и увеличению потока мигрантов в прилегающую озерно-речную систему оз. Воже.

Такой же вывод дал и анализ динамического фазового портрета уловов судака оз. Воже (рис. 4.7). Видно, что в 1997 и 2001 гг. наблюдается уменьшение скорости прироста вылова судака.

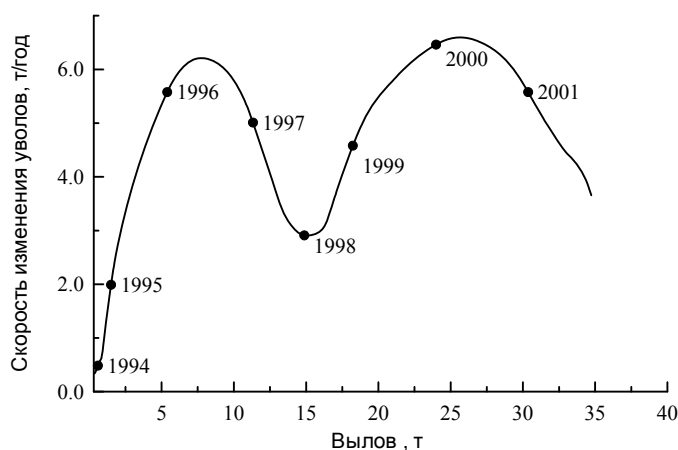


Рис. 4.7. Динамический фазовый портрет вылова судака оз. Воже (По: Терещенко, Зуянова, 2006). Числа у кривой – год нахождения популяции в состоянии, обозначенном на кривой точкой.

В связи с вышеизложенных необходимо отметить, что поскольку при возрастании плотности популяции возрастает стремление особей к расселению, то, скорее всего, в 1997 и 2001 гг. у судака увеличивался поток мигрантов в прилегающую озерно-речную систему оз. Воже, включая и реки и озера Архангельской области. В настоящее время наступление половой зрелости судака наблюдается на третьем году жизни, а массовое созревание происходит в возрасте 3+ ... 4+ (Коновалов, 2004). Исходя из представлений Е.М. Малкина (1995) интенсивность вылова данного вида не должна превышать 27-31%. Расчет промысло-

вой смертности судака (Терещенко, Зуянова, 2006) показал, что она превышает величину, допустимую исходя из представлений Е.М. Малкина в данных условиях. Поэтому такая промысловая нагрузка в условиях повышения численности популяции помогает ей избежать эффектов перенаселения, но необходим постоянный контроль рыбоохранных органов за состоянием популяции судака и снижение в дальнейшем имеющейся в настоящее время на него промысловой нагрузки.

Необходимо отметить, что данная модификация биостатистического метода промысловых видов рыб относится только к случаю отсутствия по ряду причин за некоторые годы информации о возрастной структуре популяции. Предполагается, что имеющаяся у исследователя информация репрезентативна по объему собранного материала и охвату проанализированных биотопов и при определении возраста рыб отсутствует систематическая погрешность, связанная с определением возраста различными операторами. Если за некоторые годы информация о возрастной структуре популяции не достоверна, т.е. собрана с большими погрешностями, то ее необходимо исключить из расчетов.

Численность поколений основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища

Динамичность условий воспроизводства рыб в различные годы (колебания уровня воды, температуры, обеспеченности молоди пищей) приводит к колебаниям урожайности поколений многих видов рыб. Прежде всего, это относится к фитофильным видам. Увеличение интенсивности и селективности промысла, ориентирование его на вылов преимущественно урожайных поколений также приводит к изменению относительного обилия тех или иных поколений рыб. Особенно это касается видов, которые в настоящее время относятся к разряду коммерческих. В Рыбинском водохранилище - это, прежде всего, судак и щука. В промысловых уловах Рыбинского водохранилища ведущее место занимают лещ, судак, щука, синец и плотва. Численности поколений леща и синца рождения 1951-1987 гг., а судака и плотвы – 1961-1987 гг. приведены в статье В.Г. Терещенко и А.С. Стрельникова (1997). Численность поколений в данном случае восстанавливали на основании многолетних данных процентного соотношения возрастных групп в улове по методике убыли от лова (Дементьева, 1976). Относительная численность поколений судака, щуки и леща, рождения более поздних лет получены, применяя модифицированную методику убыли от лова (Терещенко, Зуянова, 2006). Эта оценка проведена на основании данных А.С. Стрельникова по возрастной структуре промысловых уловов 1989-1996 гг. (Терещенко, Стрельников, 1997). Для выявления равновесной возрастной

структуры промысловых уловов судака, щуки и леща проводили ее усреднение и сглаживание кривой линейной и степенной функциями. Для моделирования воздействия селективности промысла (определения относительной численности возрастных групп судака 3 – 8 лет) применен полином второй степени:

$$\text{Ln } N = 2,72047 + 0,17267 \cdot T - 0,0334524 \cdot T^2$$

Моделирование воздействия естественной и промысловой смертности (определения относительной численности более старших возрастных групп) основано на линейной функции:

$$\text{Ln } N = 9,05871 - 0,86074 \cdot T$$

Где $\text{Ln } N$ – натуральный логарифм численности возрастной группы,
 T – возраст, годы.

Усредненные исходные и сглаженные данные возрастной структуры промысловых уловов судака Рыбинского водохранилища приведены на **рис. 4.8а**. Коэффициент детерминации (R^2) показал, что полином описывает 96,8% изменения относительного обилия особей, а линейная функция – 97,0%. Оценка численности поколений судака (**рис. 4а**) согласуется с данными мальковой съемки. Резкое снижение доли молоди в уловах малькового трала (начиная с 1992 г.) свидетельствует о снижении воспроизводительной способности популяции. В 1991 г. доля особей судака в уловах малькового трала составила 12,4%, что соответствует среднему по численности поколению. В 1992 г. эта доля снизилась до 3,9, а в 1993 г. – 5,9%, что соответствует поколениям, низким по численности. В 1994 и 1995 гг. доля молоди судака в уловах малькового трала еще более понизилась, составив 0,5 и 2,9% соответственно. Следовательно, поколения данных лет были весьма низкими по численности (Стрельников и др., 1997). Для определения относительной численности младших возрастных групп щуки (3 – 7 лет) использовали полином второй степени:

$$\text{Ln } N = - 6,28822 + 3,09715 \cdot T - 0,251278 \cdot T^2$$

Где $\text{Ln } N$ – натуральный логарифм процентного соотношения возрастной группы, T – возраст, годы.

Для определения относительной численности старших возрастных групп использовали линейную функцию

$$\text{Ln } N = 11,117 - 1,04663 \cdot T$$

Усредненные исходные и сглаженные данные возрастной структуры промысловых уловов щуки Рыбинского водохранилища приведены на **рис. 4.8б**. Коэффициент детерминации (R^2) показал, что как полином, так и линейная функция описывают около 98% изменения относительного обилия особей.

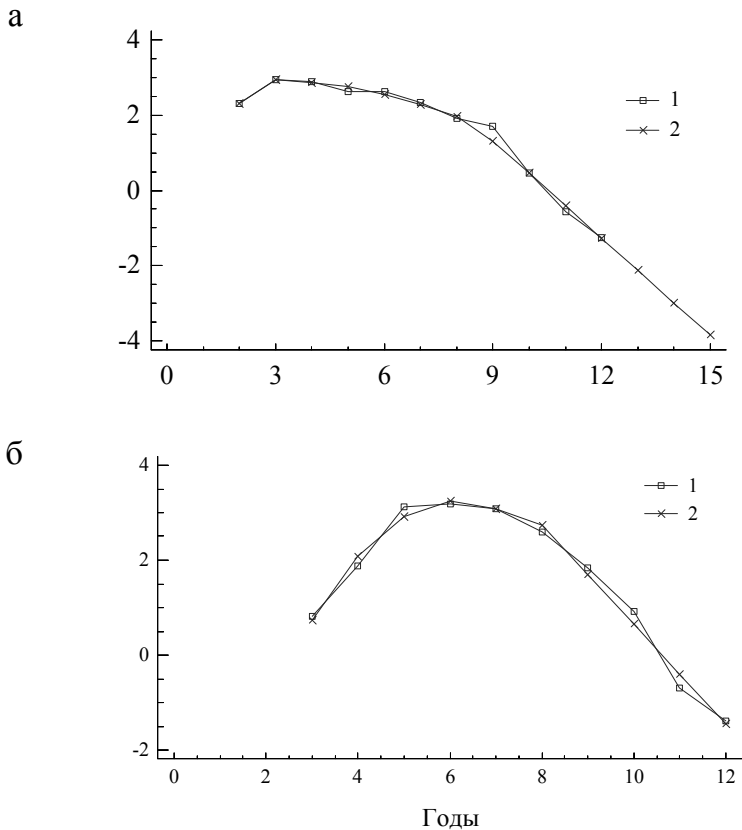


Рис. 4.8. Усредненная (1) и теоретическая (2) кривая возрастной структуры промысловых уловов судака (а) и щуки (б) Рыбинского водохранилища в 1990-е годы.

По оси ординат - логарифм процента возрастной группы в улове. (Расчет проведен по данным, приведенным в статье Стрельников и др., 1997)

Низкоурожайные поколения щуки конца 80-х годов прошлого столетия (рис. 4.9б) привели к снижению уловов этого вида в 1990-х годах (Стрельников и др., 1997). Кроме экологических факторов немаловажное значение имели, вероятно, и социальные факторы - высокий спрос на щуку и переход ее в разряд коммерческих видов. Кроме того, нельзя сбрасывать со счетов и то обстоятельство, что щука является важным объектом любительского рыболовства, и значительное ее количество вылавливается рыбаками-любителями.

Для определения относительной численности младших возрастных групп леща (5–10 лет) использовали полином второй степени:

$$\text{Ln } N = - 9,53608 + 2,54304 \cdot T - 0,127097 \cdot T^2$$

Где $\text{Ln } N$ – натуральный логарифм процентного соотношения возрастной группы, T – возраст, годы.

Для определения относительной численности старших возрастных групп леща использовали линейную функцию:

$$\ln N = 10,1255 - 0,69113 \cdot T$$

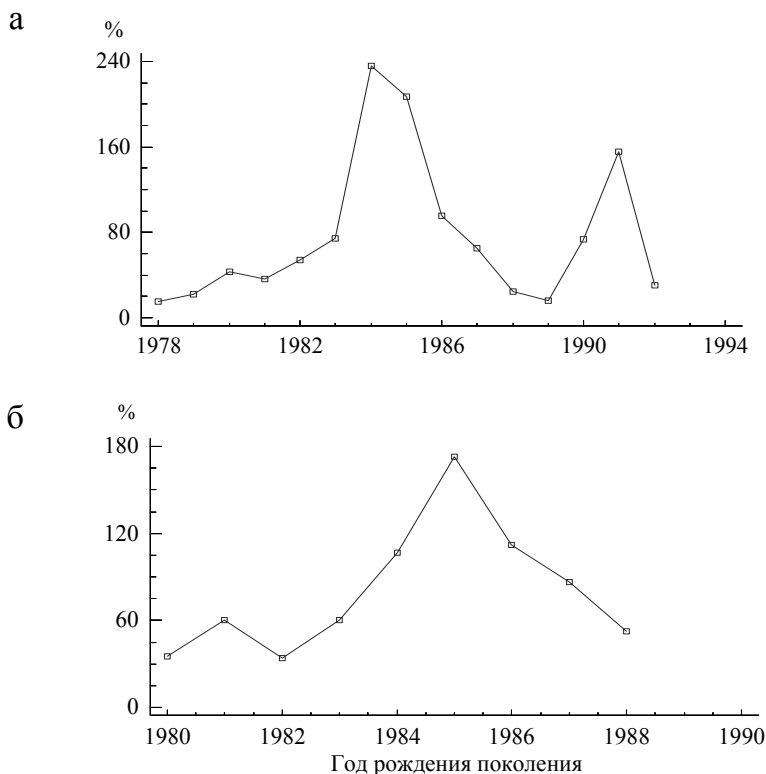


Рис. 4.9. Численность поколений судака (а) и щуки (б) Рыбинского водохранилища. По оси ординат – относительной обилие поколения, %. (Расчет проведен по данным, приведенным в статье Стрельников и др., 1997).

Возрастная структура промысловых уловов леща в 90-е годы прошлого столетия приведена на **рис. 4.10а**. Коэффициент детерминации (R^2) показал, что полином описывает 97% изменения относительного обилия особей, а линейная функция – 98%. Оценка относительной численности поколений леща показало, что поколение 1988 года рождения было существенно меньше по мощности, чем предыдущие (**рис. 4.10б**). Это, очевидно, связано с аварией на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. (Флеров, 1990). Анализ последствий этой аварии (Малинин, Стрельников, 1990; Володин, 1990; Микряков и др., 1990; Козловская др., 1990) показал, что в наибольшей степени пострадали виды рыб, ведущие придонный образ жизни (лещ, плотва, налим и др.) и в меньшей - виды рыб, обитающие в пелагиали водоема (снеток, ряпушка, окунь, судак, чехонь и др.).

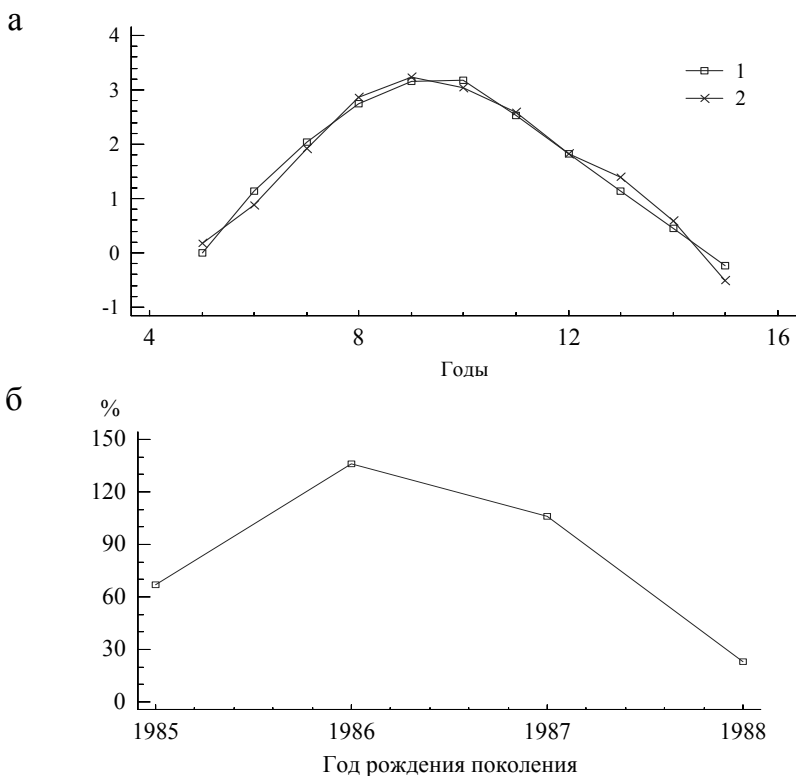


Рис 4.10. Усредненная (1) и теоретическая (2) кривая возрастной структуры промысловых уловов леца Рыбинского водохранилища (а) и численность его поколений (б). По оси ординат – логарифм процента возрастной группы в улове (а). – относительной обилие поколения, % (б). (Расчет проведен по данным, приведенным в статье Стрельников и др., 1997)

Таким образом, предложенный подход позволяет оценить изменение численности промысловых видов при отсутствии части информации и анализировать влияние климатических факторов на рыбное население водоема.

4.6. Методы и подходы к изучению скорости изменения численности популяций вселенцев

При натурализации вида численность его популяции увеличивается до определенного предела, определяемого емкости среды обитания, обилием конкурентов и хищников и т.д. Время освоение вселенцем водоема и степень его воздействия на аборигенную фауну зависит не только от размеров водоема, но и от динамических свойств популяции вселенца в данных условиях. С другой стороны, анализ динамических характеристик популяций одного и того же вида в

разных освоенных водоемах позволяет выявить изменения в популяциях вселенца при освоении им новых акваторий.

Изучение скорости изменения численности популяций, как правило, основано на данных уловов исследовательского орудия лова (малькового трала размером $10 \times 1,5$ м или $12 \times 1,5$ с ячейей в кутке 5 или 6 мм) и мальковой волокуши (размером 10×1 м с ячейей 2 мм). Чем полнее будут собраны данные, тем подробнее можно проанализировать динамику численности популяции. Рассматриваются как данные собственных исследований, так и архивные материалы. Анализируется динамика уловов отдельно по каждому орудию лова, а информация из разных источников стандартизируется, приводя улов на единицу усилия, например, трала на 15 минут траления, а мальковой волокуши на облов 25 м^2 .

Материалом для расчетов послужила информация по уловам рыб первых лет появления и роста численности популяции тюльки четырех водохранилищ Днепроовского каскада (рис. 4.11, табл. 4.1): Каховского, Запорожского, Днепродзержинского и Кременчугского; и двух – Волжского: Куйбышевского и Рыбинского.

По Куйбышевскому водохранилищу это – данные лова пелагическим тралом и мальковым неводом (Козловский, 1984; Цыплаков, 1972; Шаронов, 1971). Для Рыбинского водохранилища расчеты проводили по результатам улова пелагического трала в трех вариантах на основе данных: 1 – В.И. Кияшко и Ю.В. Слынько (2001) и В.И. Кияшко и др. (2006); 2 – Ю.В. Герасимова (2005); 3 – усредненные данные (Кияшко, Слынько, 2001; Кияшко и др., 2006; Герасимов, 2005). По Каховскому водохранилищу анализировали улов пелагического трала (Сальников, Сухойван, 1959), малькового невода (Владимиров и др., 1963) и результаты учета молоди тюльки «тканкой» в прибрежной зоне (Отчет по НИР ..., 1960, 1965; Ващенко, 1973). По Днепродзержинскому и Кременчугскому – улов пелагического трала и результаты учета молоди тюльки «тканкой» (Волков, 1969, 1973; Отчет по НИР ..., 1980).

Расчет скоростей изменения численности тюльки основан на данных ее обилия в уловах исследовательского трала (1971-1991 гг.). Недостающая информация по уловам трала в Днепродзержинском водохранилище за период 1967-1970 гг. получена на основании предположения о постоянстве соотношения улова на усилие исследовательского трала и общего вылова тюльки по водоему за год. Пересчетный коэффициент равен $2,28 \text{ экз.}/(15 \text{ мин траления} \times \text{т})$. Относительная погрешность восстановления данных при сравнении их с уловами трала 1971 и 1972 гг. составила 0,2-0,5%. Информация по скоростям изменения численности популяции тюльки в Кременчугском водохранилище в 1965-1971 гг. основана на анализе улова мальковой волокуши. Данные промыслового вылова тюльки взяты из литературы (Булахов, Мельников, 1965; Исаев,

Карпова, 1980, 1989; Ковалева, 1972; Лузанская, 1965; Танасийчук, 1977; Шимановская и др., 1977; Karпова et al, 1996.).

Материалом для анализа динамики удельной скорости роста численности популяций пухлощечкой рыбы-иглы и амурского чебачка в Днепродзерском и Кременчугском водохранилищах послужили данные уловов мальковой волокуши из мельничного газа № 7, размером 10×1 м за период 2005–2012 гг., дополненные архивными материалами отдела "Изучения биоресурсов водохранилищ" Института рыбного хозяйства НААН Украины (ИРХ НААН) и литературными данными с момента формирования водохранилищ (Волков, 1973; Отчет НИР ..., 1980, 1990, 2000). Информацию из разных источников стандартизировали, приводя улов мальковой волокуши на облов 25 м².

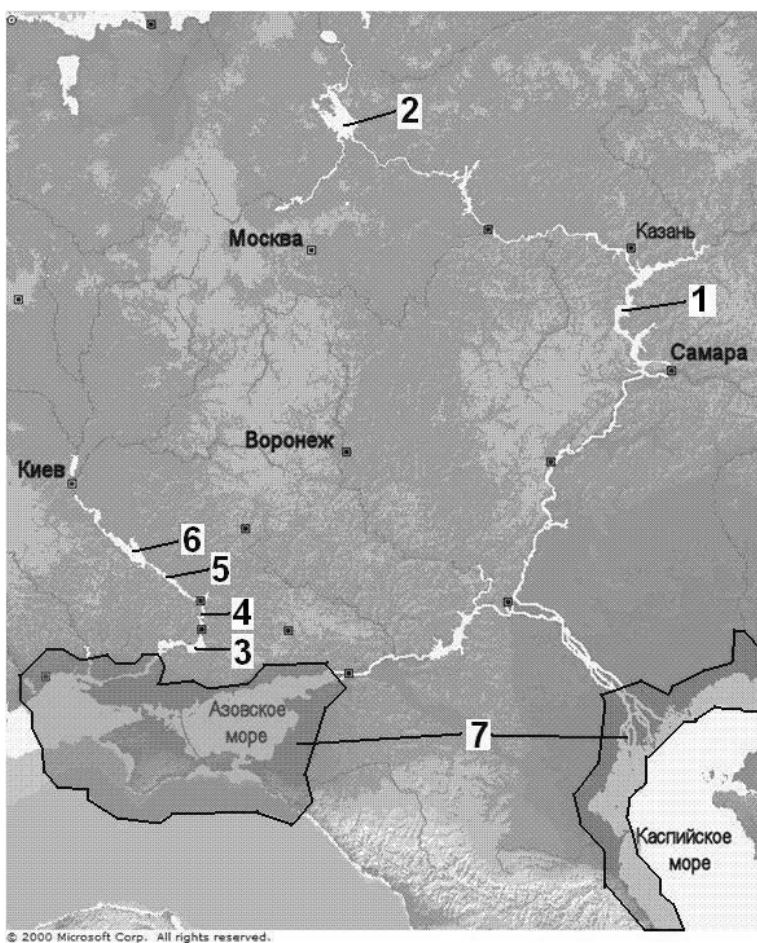


Рис. 4.11. Расположение исследованных водохранилищ Волжского и Днепровского каскадов.

1 – Куйбышевское водохранилище, 2 – Рыбинское водохранилище; 3 – Каховское водохранилище; 4 – Запорожское (Днепровское) водохранилище; 5 – Днепродзержинское; 6 – Кременчугское водохранилище; 7 – нативный ареал тольки.

Таблица 4.1. Характеристика водохранилищ и популяций тюльки

Название	Каховское	Запорожское	Днепро-Днепродзержинское	Кременчугское	Куйбышевское	Рыбинское
Бассейн	Черное море, р. Днепр				Каспийское море, р. Волга	
**Географическая широта, °с.ш.	46.3	47	48	49	55	58
*Годы заполнения	1955-1958	1932-1933 1947-1949	1963-1965	1959-1961	1955-1957	1941-1949
Тип	Озеровидное	Разветвлен.руслевое	Русловое	Озеровидное	Разветвленное	Озеровидное
*Объем, км ³	18.2	3.3	2.45	13.5	58	25
*Площадь, км ²	2155	410	567	2252	6450	4550
Площадь мелководий, %	5	38	31	18	16	21
*Длина, км	230	129	114	160	650	112
*Максимальная ширина, км	25	7	19	30	48	56
*Максимальная глубина, м	38	53	17	25	32	30.4
*Амплитуда колебаний уровня, м	3.3	2.9	0.5	5.5	7.5	5.0
Год появления тюльки	1955	1957	1963	1964-65	1964	1994
Этап формирования ихтиофауны	I	III	I	II	III	IV

Примечание: * при НПУ - по: Исаев, Карпова, 1980, ** - по: Karpova and oth., 1996.

Этап формирования ихтиофауны водохранилищ Волги при вселении в них тюльки взят из литературы (Гордеев, 1974; Кузнецов, 1997; Терещенко, Стрельников, 1997). Для водохранилищ Днепра эта информация основана на динамике разнообразия структуры рыбного населения (Терещенко, 2005) и общих закономерностях формирования ихтиофауны водохранилищ, отраженных в ряде работ (Михеев, Прохорова, 1952; Дрягин, 1961; Сальников, Решетников, 1991; Терещенко, Стрельников, 1997).

Скорость роста численности популяции принято выражать как изменением численности за единицу времени, так и специфической или удельной скоростью роста, т.е. приростом численности на одну особь за единицу времени (Одум, 1975).

Динамические характеристики популяции отражают как ее способность к росту, так и скорости уменьшения численности, обусловленные действием среды. Удельную скорость изменения численности популяции рассчитывают по формуле (Воронов, 2005; Одум, 1975; Пианка, 1981; Birch, 1948):

$$r_N = (\ln N_{t_2} - \ln N_{t_1}) / (t_2 - t_1)$$

где N_{t_1} и N_{t_2} – численность в моменты времени t_1 и t_2 (годы).

В фазе отсутствия лимитирования численности популяции значение удельной скорости роста численности (показатель потенциального роста численности популяции в конкретных условиях) максимальное. В остальных случаях это – мгновенная удельная скорость изменения численности популяции (Одум, 1975; Воронов, 2005).

При анализе удельной скорости изменения численности популяции имеет смысл рассматривать не только их средние, максимальные и минимальные величины, но и среднюю удельную скорость изменения численности популяции рассчитывать в трех вариантах: 1) взять по модулю все значения скорости на данной фазе натурализации; 2) взять только скорости при повышении численности, т.е. положительные значения; 3) взять по модулю только скорости при снижении численности, т.е. отрицательные значения. Первый вариант расчета отражает величину скорости изменения численности популяции, обусловленную как воздействием среды, так и ростовыми процессами популяции, второй – способность популяции к росту в данных условиях обитания, а третий – степень воздействия среды (ухудшение условий воспроизводства, питания и воздействие хищников). Соотношение скоростей положительных и отрицательных и частота их встречаемости характеризует то, какие именно процессы преобладают на данной фазе натурализации: увеличения численности, уменьшения или они находятся в динамическом равновесии. Кроме того, нужно фиксировать максимальную удельную скорость экспоненциального роста на III фазе натурализации (или потенциальную скорость роста), которая характеризует наследственно обусловленную потенциальную способность вида к росту в данной среде обитания (Одум, 1975; Пианка, 1981; Солбриг, Солбриг, 1982).

Глава V

ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВЫХ СТРУКТУР РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В результате зарегулирования крупные реки Понто-Каспийского бассейна Волга и Днепр превратились в систему водохранилищ. Экосистемы водохранилищ более динамичны по сравнению с экосистемами озер, что связано с длительной сукцессией после зарегулирования стока, формированием заново гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов водоема (Одум, 1975). Большое значение в водохранилище имеет и неустойчивый уровневый режим, влияющий на воспроизводство рыб и кормовых гидробионтов (Ильина, Поддубный, 1963). В результате, гидробионты испытывают воздействие климатических и антропогенных факторов на фоне закономерных изменений в самой экосистеме.

Сукцессионные перестройки сообщества водохранилищ протекают с момента их создания до этапа стабилизации режима. В большинстве водоемов бывшего СССР антропогенное загрязнение и эвтрофирование усилились в 1960-1970 годы, а начиная с конца 1980-х годов, отмечается устойчивые геоклиматические изменения (рис. 1.5), которые непосредственно воздействуют на рыб, вызывая изменения численности их популяций. Кроме того, они усилили поток понтокаспийских вселенцев. Все эти факторы вызывают структурные перестройки в рыбном населении.

Нарушающие воздействия на водоем вызывают изменения в видовом богатстве, составе доминирующего комплекса, соотношении видов различных экологических групп и т.д., что отражается на интегральном индексе структуры сообщества – разнообразии. Рыбы, находясь на верхнем трофическом уровне и являясь более долгоживущими по сравнению с другими гидробионтами,

более рельефно отражают как естественные изменения в экосистеме, так и нарушающие воздействия природного и антропогенного характера. Поэтому структура рыбного населения может быть хорошим индикатором состояния всей экосистемы.

Сосредоточив основное внимание на анализе динамики разнообразия рыбного населения, т.е. на двух важных структурных показателях, а именно числе видов и их относительном обилии (по биомассе), мы идеализируем свойства изучаемой системы. Однако, для решения ряда задач такая идеализация не только допустима, но и необходима. В частности, это касается выявления равновесного состояния (нормы), оценки величины структурных изменений и скорости реагирования надорганизменных систем, времени нарушающего воздействия на водоем и т.д. Получаемая же при этом информация о равновесной структуре рыбного населения, величине и скорости изменений при воздействии различных факторов позволит подойти к изучению общих принципов устройства и функционирования рыбной части сообществ, а также к определению типов их структур и основных управляющих ими закономерностей.

В настоящее время в ихтиологии накоплен обширный материал по изменениям в структуре рыбного населения озер при эвтрофировании (Пиху, 1982; Решетников и др. 1982; Решетников 2004; Beeton, Edmondson, 1972; Hartman, Numann 1977). Изучено влияние химического загрязнения (Моисеенко, 1997; Моисеенко и др., 2002) и интродукции рыб (Бурмакин, 1963; Карпевич, 1975; Кудерский, 2001). Выявлены основные закономерности естественного формирования ихтиофауны водохранилищ (Дрягин, 1961; Поддубный, 1963; Гордеев, 1974; Кузнецов, 1997 и др.). Вместе с тем, механизмы функционирования рыбного населения изучены еще недостаточно: отсутствуют исследования его динамических свойств, слабо изучены факторы поддержания видового разнообразия и регуляции состава ихтиофауны. Для понимания механизмов функционирования, прогнозирования реакции рыбной части сообщества и мониторинга ее состояния в условиях климатических изменений необходимы дополнительные исследования.

Водохранилища являются уникальными объектами для анализа закономерностей формирования рыбного населения внутренних водоемов. Годы начала их заполнения резко отличается от последующих лет следующими особенностями: 1) наличие обширнейших естественных нерестилищ для фитофильных рыб в виде вновь затопляемой поймы; 2) разреженная плотность исходных речных популяций рыб, которые начинают развиваться в водохранилище. В связи с этим первые годы существования водоема рыбы старших возрастных групп не оказывают на молодь того воздействия, как в плотно населенном водоеме.

Таким образом, при создании водохранилищ изменяются не только гидрологические условия водоема, но и расширяются экологические ниши для многих обитающих в нем популяций рыб. Кроме того, появляется новая ниша – пелагиаль, которая зачастую свободна из-за отсутствия в водоеме лимнофильных видов рыб, способных ее освоить.

5.1. Общие закономерности изменения в видовой структуре рыбного населения водохранилищ в процессе их формирования

В настоящее время накоплен и обобщен обширный материал как по общим закономерностям формирования ихтиофауны водохранилищ (Михеев, Прохорова, 1952; Васильев, 1955; Антипова, 1961; Дрягин, 1961; Поддубный, 1963; Гордеев, 1971, 1974; Кузнецов, 1997 и др.). Однако для конкретных водоемов относительно сроков начала и окончания этапов формирования их ихтиофауны есть разночтение, связанное с использованием различных критериев для их выделения (как особенностей формирования экосистемы, так и динамики развития промысла). На наш взгляд в основу периодизации в развитии рыбного населения должны быть положены процессы формирования экосистемы водоема. Они обуславливают структурные перестройки в рыбной части сообщества связанные, прежде всего, с изменениями условий воспроизводства. Эти процессы находят отражения в видовой структуре уловов рыб, которые запаздывают по отношению к изменениям в экосистеме на время, необходимое для вступления в промысел соответствующих поколений основных видов рыб.

В процессе формирования экосистемы водохранилищ можно выделить следующие этапы: структурной перестройки или «упорядочения системы» (Одум, 1975), сукцессионных процессов («разбалансированности системы»), стабилизации или «устойчивой экосистемы» (Кудерский, 1986) и переход к климаксу (Дажо, 1975). Соответственно, в процессе формирования их рыбного населения достаточно четко выделяются три этапа (Кузнецов, 1997; Васильев, 1955; Гордеев, 1971, 1974; Поддубный, 1963; Дрягин, 1961; Сальников, Решетников, 1991). Их можно назвать как «Эффект подпора и взрыва», «Депрессия экосистемы» и «Относительная стабилизация» (Кузнецов, 1997). В последнее время выделяют четвертый этап, характеризующийся усилением антропогенного воздействия и приводящий к разбалансировке экосистемы, названный «Перио-

дом ухудшения условий» (Сальников, Решетников, 1991) или «Дестабилизацией» (Кузнецов, 1997).

Первый этап формирования рыбного населения водохранилищ связан со временем их заполнения. Характерная черта данного этапа – наличие затопленной растительности, обилие органических веществ и детрита, необходимых для развития беспозвоночных. Изобилие нерестового субстрата и корма определяло высокую численность поколений этих лет, улучшение роста и других биологических показателей у многих видов рыб. Кратко изменения в экосистеме на первом этапе можно характеризовать следующим образом (Кузнецов, 1997): смена реофильного состава гидробионтов на лимнофильный; вспышка продуктивности по цепи (фито- зоопланктон и бентос); высокая эффективность размножения рыб, улучшение их роста и других биологических показателей, вспышка численности хищников.

После заполнения водохранилищ в развитии рыбного населения наступает второй этап, названный «период депрессии». Идет разложение затопленной растительности, а новая еще не сформировалась. Обобщив наблюдения по ряду водохранилищ, П.В. Михеев и К.П. Прохорова (1952) отмечали, что после окончания заполнения водохранилища, по крайней мере, в течение 4-5 лет, условия размножения рыб резко ухудшались. При этом снижалась эффективность размножения фитофильных видов рыб, наблюдалось увеличение возраста полового созревания и ухудшение роста многих видов рыб. Поколения этих лет в основном были малочисленными. Продолжалась структурная перестройка под влиянием высокой численности молоди, которые родились на первом этапе. Кратко изменения в экосистеме водохранилища во второй период его формирования рыбного населения можно характеризовать следующим образом (Кузнецов, 1997): снижение продуктивности некоторых звеньев по сравнению с первым, снижение эффективности размножения и ухудшение роста рыб, удлинение времени полового созревания, снижение индивидуальной плодовитости, разбалансированность экосистемы и асинхронность развития отдельных ее компонентов.

На III этапе формирования ихтиофауны (стабилизации) уровень воспроизводства рыб находился в относительном динамическом равновесии с величиной смертности, уменьшалась вариабельность урожайности поколения многих видов, стабилизировалось относительное обилие видов, относящихся к разным экологическим группам и фаунистическим комплексам. Уменьшалась амплитуда колебаний индекса разнообразия уловов рыб, а траектория системы на фазовом портрете была либо циклической, либо закручивающейся спиралью, т.е. рыбное население приходило в данный период в равновесное состояние. По

сравнению со вторым этапом улучшался рост рыб, сокращалось время полового созревания, приближаясь к таковому в речных условиях, повышалась индивидуальная плодовитость. Кратко изменения в третьем периоде его формирования можно характеризовать следующим образом (Кузнецов, 1997): развитие отдельных компонентов и их взаимосвязь находилось в динамическом равновесии, началось эвтрофирование водоемов, стабилизировался уровень продуктивности всех звеньев на новом качественном составе, улучшились биологические показатели рыб (рост, созревание, плодовитость).

Аккумуляционный эффект водохранилища обусловил во многих водоемах возрастание эвтрофирования, загрязнение и переход рыбного населения на четвертый этап формирования, характеризуемый усилением антропогенного воздействия и приводящий к разбалансировке экосистемы, названный «Периодом ухудшения условий» (Сальников, Решетников, 1991) или «Дестабилизацией» (Кузнецов, 1997), характеризуемый следующими признаками (Кузнецов, 1997):

1. Ухудшение качества воды - увеличение содержания биогенов и органики, рН воды сдвигается в кислую сторону, рост пестицидов и солей тяжелых металлов.

2. Рост фитопланктона в разы.

3. Снижение разнообразия зоопланктона и бентоса.

4. Накопление гирбицидов и солей тяжелых металлов в рыбе, что приводит к нарушению в их воспроизводительной системе, заболеваниям и нарушениям в гаметогенезе, ухудшению роста, увеличение времени созревания, нарушения в соотношении и динамике численности различных видов рыб.

Далее рассмотрим подробнее изменения в структуре рыбного населения ряда модельных водохранилищ Понто-Каспийского бассейна в процессе их формирования.

5.1.1. Иваньковское водохранилище

Иваньковское водохранилище (57°00' с.ш.) образовано в 1937 г. Водоем руслового типа с месячной сменой объема, площадью при НПУ 327 км² и средней глубиной 3.4 м. На водоеме отмечается стабильно высокий уровень в течение открытого периода и значительная зимняя сработка.

Водоем лещевого типа. В промысловых уловах преобладают лещ и плотва, небольшое значение имеют щука, налим, окунь, язь (Никаноров, 1975). По типу

размножения в водохранилище преобладают фитофильные рыбы. Наряду с ценными промысловыми видами (лещ, синец, щука), в данную экологическую группу входят плотва, густера, карась, плотва.

В начале становления водохранилища наибольшей численности достигали виды, принадлежащие к пресноводному бореально-равнинному фаунистическому комплексу – щука, окунь, плотва, язь, карась (рис. 5.1). Они доминировали в уловах весь период относительного похолодания (рис. 1.5) до конца 1970-х гг. Далее при постоянном тренде средних десятилетних температур эта группа уступала место видам понтического пресноводного и амфибореального комплексов – лещ, синец, судак, густера, уклейка.

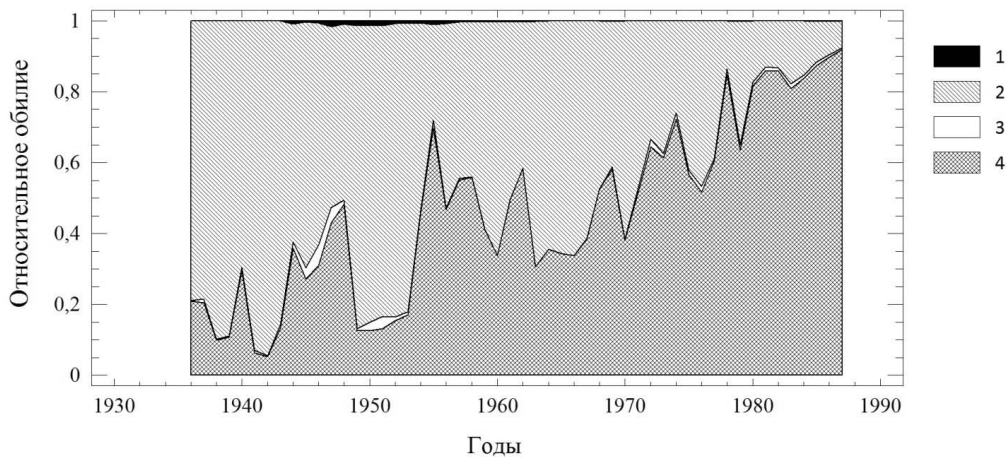
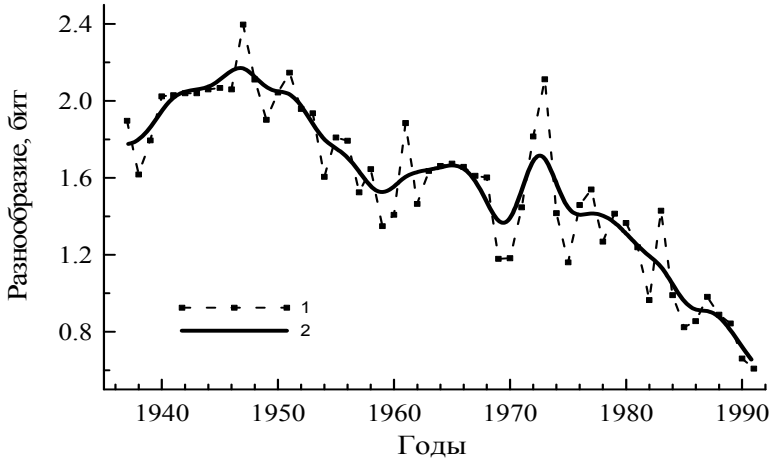


Рис. 5.1. Относительное обилие рыб различных фаунистических комплексов в промысловых уловах Ивановского водохранилища. 1 – арктический пресноводный, 2 – бореальный равнинный, 3 – пресноводный амфибореальный, 4 – понтический пресноводный

Столь существенные изменения обилия различных групп рыб, обусловленные климатическими изменениями, не могут не вызывать изменения равновесных состояний рыбного населения водоема. Рассмотрим их подробно.

Первый и второй этапы формирования ихтиофауны водохранилища соответствовал промысловым уловам до 1946 г. и характеризовался резким их повышением и увеличением индекса разнообразия (рис. 5.2а). Далее до 1956 г. наблюдалось снижение разнообразия уловов с последующей стабилизацией. Траектория системы на фазовом портрете – куполообразная кривая, характерная для формирующихся систем (рис. 5.2б).

а



б

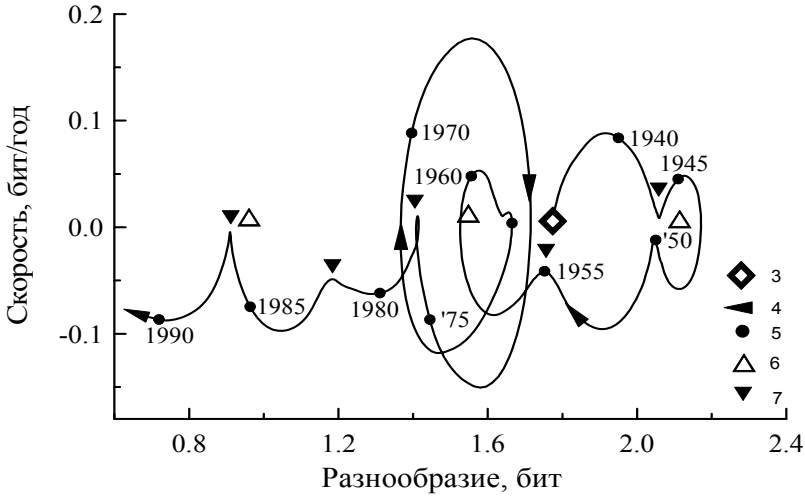


Рис. 5.2. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет видовой структуры уловов рыб (б) Ивановского водохранилища. 1 – исходные данные; 2 – сглаженные данные; 3 – начальное состояние; 4 – направление перемещения; 5 – состояние системы в год, обозначенный цифрой у кривой; 6 – устойчивое состояние; 7 – критическая точка в функционировании рыбного населения

Зимой 1963-1964 года в результате залпового сброса сточных вод промышленных предприятий г. Калинина наблюдалась гибель различных видов рыб (Никаноров, 1973). Уловы судака сильно уменьшились, а жерех и налим исчезли из промысла. Дестабилизация рыбного населения в результате этого явления хорошо видна по увеличению колебаний индекса разнообразия, а на

фазовом портрете отмечено нарушение плавности кривой и увеличение скорости изменения разнообразия (рис. 5.2б). Далее до конца 1970-х гг. наблюдалось снижение колебаний индекса разнообразия и стабилизация рыбного населения. Очевидно, это связано с пуском в 1967 г. Конаковской ГРЭС и улучшением в связи с этим кислородного режима в зимний период.

Далее до конца 1970-х годов рыбное население находилось в равновесном состоянии, соответствующем разнообразию уловов 1,6 бит. Данный период характеризовался относительно небольшим похолоданием. С конца 1970-х годов наблюдается устойчивый тренд повышения средних температур (рис. 1.5), что сопровождается устойчивым снижением разнообразия уловов рыб (рис. 5.2а). В данный период рыбное население Иваньковского водохранилища через ряд промежуточных равновесных состояний переходит к началу 1990-х годов в состояние, с разнообразием 0,7 бит (рис. 5.2б).

5.1.2. Рыбинское водохранилище

Рыбинское водохранилище ($58^{\circ}30'$ с.ш.) – равнинный водоем озерного типа с годовой сменой объема воды. Площадь зеркала при нормальном подпорном уровне (НПУ) – 4550 км^2 , максимальная глубина – 30 м, а средняя – 5,6 м. По распределению глубин и морфометрическим особенностям ложа в водохранилище выделяют четыре основных района (плеса): Волжский, Моложский, Шекнинский и Главный. Название первых трех плесов определили реки, впадающие в водохранилище. По конфигурации и строению берегов эти плесы напоминают реку. Бассейны трех рек в сумме составляют более 70% всей площади водосбора. В водном балансе водохранилища основную роль играет приток речных вод, а в расходной части – сброс воды через сооружения Рыбинской ГЭС. Сезонная динамика уровня воды следующая: до марта уровень понижается, затем быстро повышается и, достигнув в июне максимального значения, начинает снова снижаться. Амплитуда сезонных колебаний уровня превышает амплитуду многолетних колебаний (Буторин и др., 1975).

Водоохранилище имеет обширные мелководья. Нормальный и форсированный весенний уровень обеспечивает избыток нерестилищ, при низком уровне их площадь незначительна (Захарова, 1958; Гордеев, Ильина, 1978). По типу размножения в водохранилище преобладают фитофильные рыбы – лещ, синец, щука, плотва, густера, уклея (Гордеев, Ильина, 1978). По рыбохозяйственной классификации Рыбинское водохранилище можно отнести к водоему лещево-

судачьего типа. Кроме того здесь много вылавливают плотвы, синца щуки и налима (Исаев, Карпова, 1980, 1989).

Сопоставление динамики разнообразия уловов рыб Рыбинского водохранилища с изменениями в рыбном населении показало, что каждому этапу формирования ихтиофауны характерен свой тип динамики разнообразия уловов рыб (Терещенко, Стрельников, 1997).

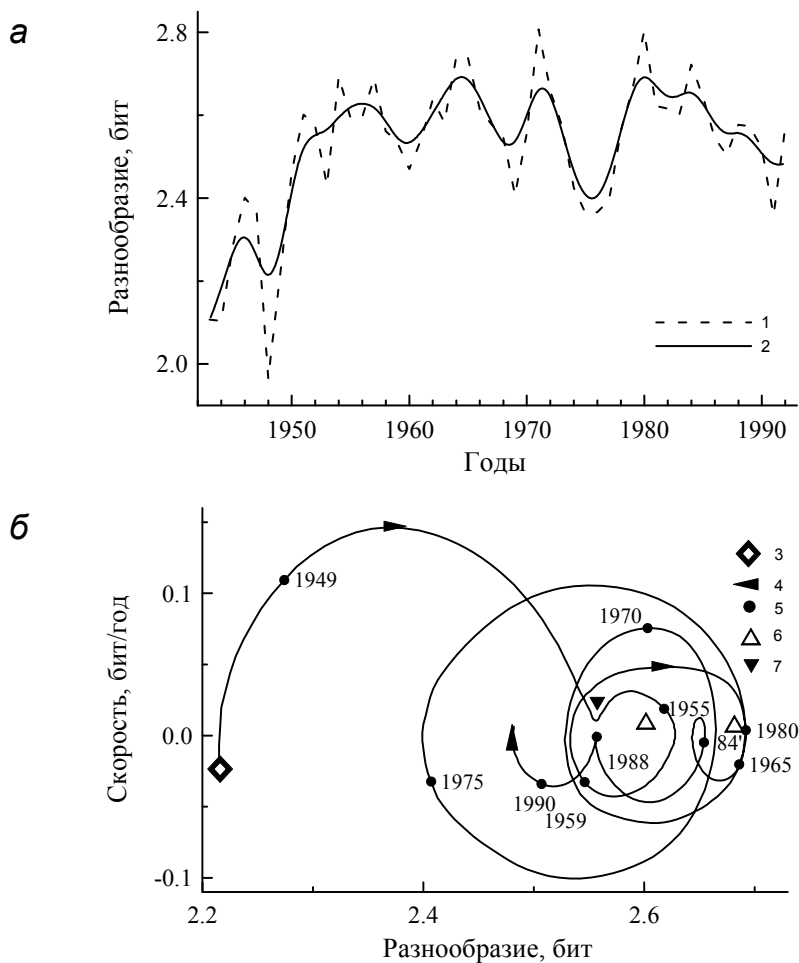


Рис. 5.3. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет (б) видовой структуры уловов рыб Рыбинского водохранилища (По: Терещенко, Стрельников, 1997) Обозначения как на рис. 5.2.

I этап формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища (этап заполнения водоема) соответствовал промысловым уловам 1943-1949 гг. В этот период шло увеличение разнообразия уловов (**рис. 5.3а**), а траектория систе-

мы на динамическом фазовом портрете на I и II этапах была выпуклой дугой. На I этапе скорость изменения разнообразия возрастала (**рис. 5.3б**), т.е. ускорялись структурные перестройки. Этот этап характеризовался сменой реофильных видов лимнофильными, высокой эффективностью размножения и выживания фитофильных рыб, улучшением их роста и других биологических показателей (Гордеев, 1971). Отмечено увеличение общих уловов при доминировании в них видов с относительно быстрым созреванием – плотвы, окуни, густеры и щуки. Отличием первого этапа в Рыбинском водохранилище по сравнению с другими водоемами является его относительная длительность (7 лет). Наибольшее количество свежих земель затоплено в 1941, 1942 и 1946 гг., что обусловило появление высоких по численности поколений леща, щуки, плотвы и густеры, родившихся в эти годы (Васильев, 1950; Остроумов, 1955). Особенно благоприятные условия для нереста оказались в 1946 г., когда отмечено обильное поколение также у судака и чехони (Поддубный, 1963; Гордеев, 1971). В целом, средняя урожайность поколений многих видов на первом этапе высока. Однако, из-за неравномерности заполнения водоема высока и их вариабельность.

На первом этапе (1941-1947 гг.) в водохранилище еще присутствовали реофильные виды рыб (стерлядь, голавль, елец и др.) и увеличивалась численность видов, обитающих в литорали (лечь, карась, щука). Начавшееся из-за длительного заполнения разложение ранее залитой растительности и наличие затопленных болот способствовали ухудшению гидрохимического режима. В результате, в водоеме наблюдались заморы рыб в зиму 1941, 1945 и 1946 гг. С этим Л.И. Васильев (1956) связывал исчезновение в 1942 г. подуста. Хотя по данным О.П. Антиповой (1961) подуст исчез из промысловых уловов в 1948 г., а голавль - в 1949 г.

В 1940-х годах в Рыбинском водохранилище в промысле преобладал неводной лов. Исходя из возрастной структуры промысловых уловов (Васильев, 1950), можно заключить, что изменения в водоеме отражались в промысле со сдвигом в 2-3 года. Следовательно, первый этап формирования ихтиофауны водохранилища соответствовал промысловым уловам 1943-1949 гг. и характеризовался резким их повышением, увеличением разнообразия. На первом этапе отмечены два пика (1944 и 1948 гг.) повышения в уловах доли видов бореального равнинного фаунистического комплекса (**рис. 5.4**). Эти же годы соответствуют локальному повышению уловов рыб и индекса доминирования и снижению их разнообразия, что связано с вступлением в промысел относительно скороспелых видов после особо благоприятных для нереста 1942 и 1946 гг.

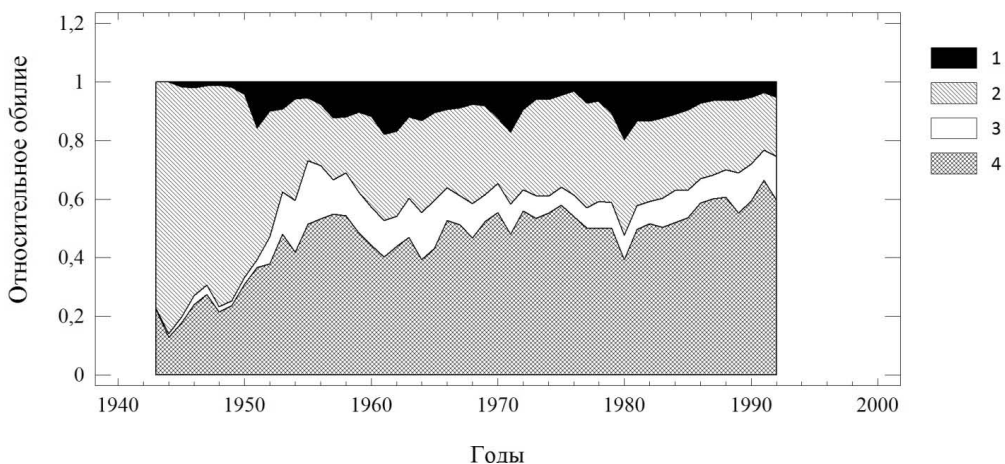


Рис. 5.4. Относительное обилие рыб различных фаунистических комплексов в промысловых уловах Рыбинского водохранилища. Обозначения как на рис. 5.1.
(По: Терещенко, Стрельников, 1997)

На II этапе (депрессии) (1948-1952 гг., а по уловам - 1950-1959 гг.) продолжалось увеличение разнообразия уловов (**рис. 5.3а**) при уменьшении скорости изменения разнообразия (**рис. 5.3б**). Следовательно, на II этапе формирования рыбной части сообщества структурные перестройки замедлялись. В этот период снизились эффективность размножения фитофильных рыб и обилие плотвы, щуки, окуня, линя и карася, а возрастала роль видов с продолжительным жизненным циклом – леща, синца, судака и др. (Остроумов, 1955). Рост многих видов рыб ухудшился.

После заполнения водохранилища с 1948 г. в развитии рыбного населения наступил период депрессии. Шло разложение затопленной растительности, а новая еще не сформировалась, снизилась эффективность размножения фитофильных рыб. Поколения этих лет были в основном малочисленны. Так, у леща и судака только поколение 1951 г. было среднеурожайным, а остальные – низкоурожайные (Гордеев, 1971). Косвенным подтверждением меньшей урожайности поколений у многих видов в эти годы может быть доминирование на протяжении многих лет одних и тех же поколений, приводящее к преобладанию старшевозрастных групп (Остроумов, 1955).

Количественная оценка уменьшения степени эффективности размножения фитофильных видов показала, что у леща и судака средняя численность поколений родившихся на втором этапе формирования ихтиофауны была в 2-3 раза меньше, чем на первом этапе. Вместе с тем, средняя численность поколений этих лет у налима оказалась в 2 раза больше, чем на первом этапе (Терещенко, Стрельников, 1997). Вариабельность численности поколений на втором этапе

остается такой же высокой, как и на первом. В целом, на втором этапе формирования ихтиофауны доминировали фитофилы. Их высокая численность поддерживалась за счет мощных поколений, появившихся на первом этапе.

По мнению О.П. Антиповой (1961) этот этап закончился в 1950 г.. А.Г. Поддубный (1963) считал, что естественное формирование ихтиофауны водохранилища полностью закончилось в 1951-1952 г.г., а Н.А. Гордеев (1971) – в 1959 г.. Мы исходим из того, что окончание второго этапа формирования ихтиофауны соответствует времени стабилизации структуры рыбного населения водоема.

В 1950-е годы в промысле в основном применялись крупноячейные сети, облавливающие старше возрастных рыб, и он в эти годы стал отражать процессы, идущие в водоеме, со сдвигом большим, чем ранее. В качестве времени сдвига нами выбран возраст, в котором поколение составляет до 30% промыслового запаса вида (Терещенко, Стрельников, 1997). Для леща и плотвы время вступления в промысел равно 7 годам, для синца – 6, а для судака – 4. В целом для рыбного населения водоема можно принять сдвиг 6-7 лет. Следовательно, окончание второго этапа формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища в промысловой статистике соответствует 1959 г. Если учесть время вступления поколения в промысел, то второй этап закончился в 1952 году. Дополнительным подтверждением этого срока окончания этапа может служить то, что с 1953 г. улучшились условия для нереста многих видов, отразившиеся на численности поколений 1953 и последующих лет (Остроумов, 1955; Гордеев, 1971). Характерно, что к 1952 г. в связи с созреванием мощных поколений (1946 года рождения) формирование популяций наиболее длинноцикловых видов рыб окончилось (Остроумов, 1959).

Для второго этапа формирования ихтиофауны отмечен уход реофильных видов в притоки водохранилища. Общие уловы продолжали расти до 1954 г. за счет вступления в промысел длинноцикловых видов. При этом шел рост индекса разнообразия уловов и уменьшение индекса доминирования. Заметно снизилась доля рыб, обитающих в литоральной зоне в связи с процессом разрушения затопленных лесов. Значение видов, представляющих бореальный равнинный комплекс, постепенно снизилось, и доминирующими стали представители понтического пресноводного комплекса (лещ, синец, густера и др.) и амфибореального фаунистического комплекса (судак, сом).

На III этапе (стабилизации) формирования ихтиофауны (1953-1970 г.г., а по уловам - 1960-1975 г.г.) стабилизировалось разнообразие уловов рыб, уменьшилась амплитуда его колебаний, а траектория системы на фазовом портрете стала циклической (**рис. 5.3 б**), т.е. рыбное население пришло в равновесное состоя-

ние. В этот период уровень воспроизводства рыб находился в относительном динамическом равновесии с величиной смертности, т.е. уменьшилась вариабельность урожайности поколения для многих видов рыб, и стабилизировалось относительное обилие видов, относящихся к разным экологическим группам и фаунистическим комплексам (рис. 5.4).

Таким образом, с 1953 г. наступил третий этап в формировании ихтиофауны Рыбинского водохранилища. В промысловых уловах начало третьего этапа соответствовало 1960 г. В ихтиофауне водоема стабилизировался видовой состав и соотношение численности отдельных видов. Снизились и к 1970 г. стабилизировались общие уловы. Снижение уловов, очевидно, связано с выпадением из промысла урожайных поколений, родившихся в 1946-1947 гг. Уровень воспроизводства рыб стал находиться в относительном динамическом равновесии. По сравнению со вторым этапом улучшился рост рыб, сократилось время полового созревания, приближаясь к таковому в речных условиях, повысилась индивидуальная плодовитость (Стрельников и др., 1983, 1984).

В начале третьего этапа (с 1953 г.) сложились благоприятные условия для воспроизводства большинства видов рыб. В 1950-е гг. регулярно чередовались высокий и низкий уровень наполнения водохранилища. В результате, поколения нечетных лет у многих рыб были высокоурожайными. Наиболее многочисленными на третьем этапе были поколения леща 1955 г., судака 1965 г., синца и плотвы – 1966 г. (Терещенко, Стрельников, 1997). У синца и плотвы эти поколения были самыми многочисленными за весь исследованный период. Наименее урожайными были поколения леща 1966 и 1969 гг., судака – 1954 г., синца – 1961-1964 гг. и плотвы – 1961, 1962 г. Средняя численность поколений леща, судака, синца и налима в период с 1953 по 1960 гг. оказалась максимальной, достигая и даже немного превышая уровень урожайности на первом этапе. В 1961-1970 гг. средняя численность поколений леща, судака и синца снизилась по сравнению с 1950-ми годами на 20-30%. Вариабельность урожайности поколения для многих видов рыб на третьем этапе уменьшилась.

С середины 70-х годов XX века снижался общий улов и индекс доминирования. Кроме того, возросли колебания в соотношении численности отдельных видов и в разнообразии уловов (рис. 5.3а). Необходимо отметить, что резкие изменения в индексах разнообразия и доминирования уловов рыб наблюдались и в 1971 г. Это, скорее всего, обусловлено аномально теплым годом. Из-за позднего ледостава и раннего таяния льда организация промысла и следовательно видовой состав уловов были иными, чем до и после 1971 г., что и сказалось на структурных показателях. Устойчивые структурные изменения в рыбном населении начали проявляться в уловах рыб именно с середины 1970-х го-

дов. В это время траектория системы на фазовом портрете стала раскручивающейся спиралью (**рис. 5.3б**), что свидетельствует об интенсификации процессов перестройки и выходе рыбного населения из зоны равновесного состояния. По времени это соответствует начавшимся с 1970 г. существенным изменениям в экосистеме водоема. Интересно, что именно с 1971 г. и фитопланктон перешел на другой уровень функционирования (Корнева, 1993). С середины 1970-х годов отмечена и тенденция роста температуры водоема (**рис. 1.5**). В формировании рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища наступил IV этап – «этап дестабилизации». На IV этапе средняя численность поколений леща в 1970-е годы была такой же, как и в 1960-е годы, а в 1980-е годы несколько снизилась. У синца и плотвы отмечено уменьшение средней численности поколений в 1970-е и 1980-е годы, а у судака рост. Выросли у многих видов рыб кроме синца и судака коэффициенты вариации урожайности поколений.

Разбалансировка рыбной части сообщества обусловлена как действием климатических факторов, так и усилением антропогенной нагрузки на водоем. В начале 1970-х годов в результате аномально жаркого лета пострадали холодолюбивые виды - представители арктического пресноводного комплекса: наблюдалась гибель снетка и уменьшение вылова налима. Наоборот, для относительно теплолюбивых представителей понтического пресноводного комплекса создались благоприятные условия для нереста и высокой степени выживания молоди. Так, у леща поколение 1971 г. было самым многочисленным за весь исследованный период. Появление всех мощных поколений леща (1971, 1972, 1981 гг.) совпало с необычайно теплой весной и летом. К концу 1970-х годов доля в уловах видов арктического пресноводного комплекса опять возросла, а понтического пресноводного уменьшилась (**рис. 5.4**). Дополнительно в 1970-е годы возрастало количество промышленных и сельскохозяйственных стоков, что было связано с ростом мощности Череповецкого промышленного узла и увеличением использования удобрений на площади водосбора. Результат совместного воздействия потепления, эвтрофирования и загрязнения на рыбное население водохранилища неоднозначен. Увеличение кормности водоема (Ривьер, Баканов, 1984), безусловно, способствовало росту численности рыб, в первую очередь планктофагов. Однако загрязнение водоема стало ухудшать условия существования донных рыб.

Перестройки в рыбной части сообщества существенно усилились с 1980 г., когда эвтрофирование и загрязнение Рыбинского водохранилища стали значительными (Романенко, 1984) и в водоеме начали неоднократно регистрироваться случаи локальной гибели рыб (Малинин, Стрельников, 1990). Наиболее сильной была авария на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. (Флеров,

1990). Анализ последствий этой аварии показал, что в наибольшей степени пострадали виды рыб, ведущие придонный образ жизни (лещ, плотва, налим и др.), и в меньшей – виды рыб, обитающие в пелагиали водоема (Малинин, Стрельников, 1990; Володин, 1990; Микряков и др., 1990; Козловская др., 1990). У видов, обитающих в толще воды (снеток, ряпушка, окунь, судак, чехонь и др.), не было столь массовой гибели, снижения темпа линейного и весового роста, значительных накоплений в мышцах токсических веществ. Более того, численность таких видов как корюшка, ряпушка и окунь быстро восстановилась.

С 1980 г. наблюдался рост уловов и индекса доминирования. Изменения в структуре уловов рыб шли за счет пелагических видов (корюшка, чехонь, судак, синец, ряпушка) при стабилизации численности придонных рыб. При этом отмечено увеличение доли видов понтического пресноводного фаунистического комплекса и уменьшение доли видов арктического пресноводного комплекса (рис. 5.4). В 1984 и 1988 гг. на фазовом портрете хорошо видны нарушения хода кривой в виде пиков, что указывает на резкие возмущающие воздействия на водоем соответственно в 1983 и 1987 гг. Именно в эти годы в водохранилище отмечена массовая гибель рыб.

В 1986-1995 гг. практически исчезли из промысловых уловов некоторые виды, обитающие в литорали (лινь, карась) и снизились уловы щуки. К началу 1990-х годов резко уменьшились уловы придонных рыб (налим, лещ, густера и др.) и увеличилась доля пелагических видов. Продолжался рост уровня доминирования уловов. Начиная с 1980 г. в рыбном населении в связи с потеплением наблюдается отчетливая тенденция смена устойчивого состояния через ряд промежуточных в сторону снижения разнообразия уловов (рис. 5.3б).

5.1.3. Куйбышевское водохранилище

Куйбышевское водохранилище (54°30' с.ш.) – равнинное, озерно-речного типа с годовой сменой объема воды. Это самое крупное водохранилище в Волжско-Камском каскаде. Его площадь составляет 5900 км², наибольшая ширина превышает 40 км, средняя глубина равна 9 м, а максимальная – 35-40 м. В водоеме наблюдаются большие внутри- и межгодовые колебания уровня. Его сезонная динамика следующая: уровень быстро повышается в апреле, резко снижается в мае, затем резко повышается до середины июня, а дальше до конца августа остается постоянным. Высокая амплитуда

сезонных и многолетних колебаний уровня воды позволяет отнести Куйбышевское водохранилище к группе аккумуляционных. В многоводные годы уровень в весенний период держится на высоких отметках и обеспечивает нормальные условия для инкубации икры, отложенной на мелководье. Но у сазана, размножающегося позднее других, даже в этих условиях кладки могут обсохнуть. В средние по водности годы воспроизводство у многих видов рыб (щука, синец, сазан) проходит при неблагоприятных условиях. В маловодные годы эффективность размножения многих видов рыб оказывается крайне низкой (Лукин, 1975).

Характер формирования рыбной части сообщества Куйбышевского водохранилища и динамика разнообразия уловов рыб в целом были такими же, как и в Рыбинском водохранилище.

Ихтиофауна Куйбышевского водохранилища формировалась из видов, которые обитали в водоемах зоны затопления, а также за счет вселенцев. Если ранее в р. Волге в зоне водохранилища обитало 49 видов рыб, то после начала заполнения в 1956-1957 гг. их количество снизилось до 40, что обусловлено выпадением всех проходных видов. В 1960-1965 гг. в связи с проникновением в водохранилище корюшки (сетка) и ряпушки с севера, а тюльки и бычка-кругляка с юга, количество видов увеличилось до 44 (Шаронов, 1971). В последние годы в водоеме отмечены 48 видов рыб. Если на первом этапе формирования ихтиофауны количество видов резко снизилось, то на последующих видовое богатство рыбного населения водохранилища постепенно возрастало в связи с саморасселением и акклиматизацией новых видов рыб.

В настоящее время в Куйбышевском водохранилище обитают виды, которые согласно Г.В. Никольскому (1980) представляют шесть фаунистических комплексов: арктический пресноводный, бореально-равнинный, пресноводный амфибореальный, понтический пресноводный, китайский равнинный и понтический морской. В начале становления водохранилищ наибольшей численности достигают виды, принадлежащие к бореально-равнинному фаунистическому комплексу (**рис. 5.5**). Постепенно эта группа уступает место видам понтического пресноводного комплекса. С середины 1970 гг. в связи с потеплением обилие рыб понтического пресноводного комплекса продолжает расти (**рис. 5.5**). Кроме того, в водоеме заметную роль играют рыбы пресноводного пресноводного амфибореального комплекса. В последнее время в водоем активно проникают рыбы понтического морского фаунистического комплекса.

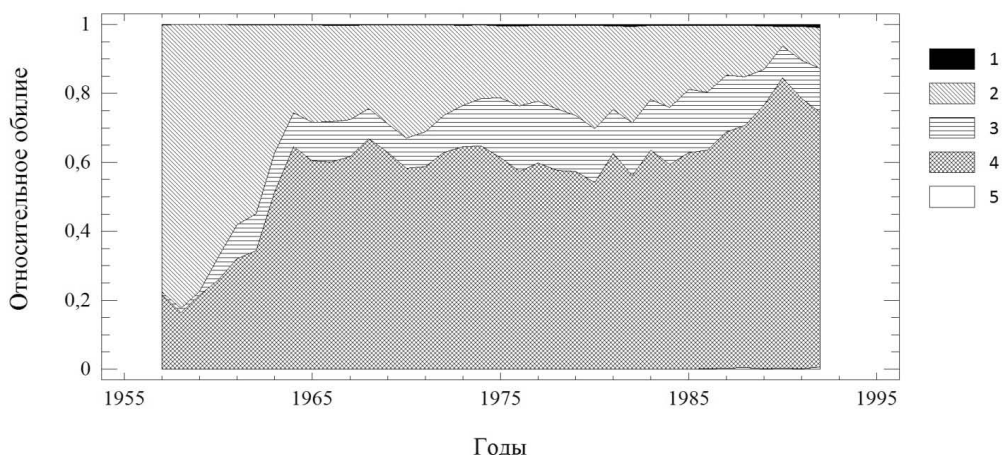


Рис. 5.5. Динамика относительного обилия в промысловых уловах Куйбышевского водохранилища рыб различных фаунистических комплексов. 1 – арктический пресноводный, 2 – бореально-равнинный, 3 – амфибореальный, 4 – понтический пресноводный и 5 – китайский. (По: Терещенко и др., 2006).
 амфибореального фаунистического комплекса. В последнее время в водохранилище активно проникают рыбы понтического морского фаунистического комплекса

Формирование рыбной части сообщества Куйбышевского водохранилища в целом шло так же, как и во многих крупных равнинных водохранилищах. Первый этап формирования рыбного населения водоема связан со временем его заполнения (1956-1957 гг.). Наиболее благоприятные условия для размножения и выживания получили фитофильные виды рыбы – бентофаги и хищники (Лукин, 1964; Шаронов и др., 1971). Наблюдалась вспышка численности щуки, что отразилось в промысле в начале 1960-х годов. Первый этап формирования ихтиофауны водохранилища соответствовал промысловым уловам 1956-1960 гг. и характеризовался резким их повышением, увеличением индексов разнообразия и доминирования (**рис. 5.6а, 5.7**).

После заполнения водохранилища с 1958 г. в развитии рыбного населения наступил период депрессии. Шло разложение затопленной растительности, а новая еще не сформировалась, снизилась эффективность размножения фитофильных видов рыб, наблюдалось увеличение возраста полового созревания и ухудшение роста (Шаронов и др., 1971; Кузнецов, 1969; Цыплаков, 1972). Поколения этих лет были в основном малочисленны. Продолжалась структурная перестройка под влиянием высокой численности поколений, появившихся в первые годы существования водохранилища. Из-за неблагоприятного уровня режима, уменьшились площади нерестилищ, и снизилась эффективность размножения щуки, что отразилось в промысле в начале 1960-х годов. Для

многих популяций рыб наблюдалось увеличение разнокачественности (дифференциация) в период размножения.

Второй этап формирования рыбного населения соответствовал промысловым уловам 1960-1965 гг. Продолжался рост индекса разнообразия уловов и уменьшение индекса доминирования (рис. 5.6а, 5.7).

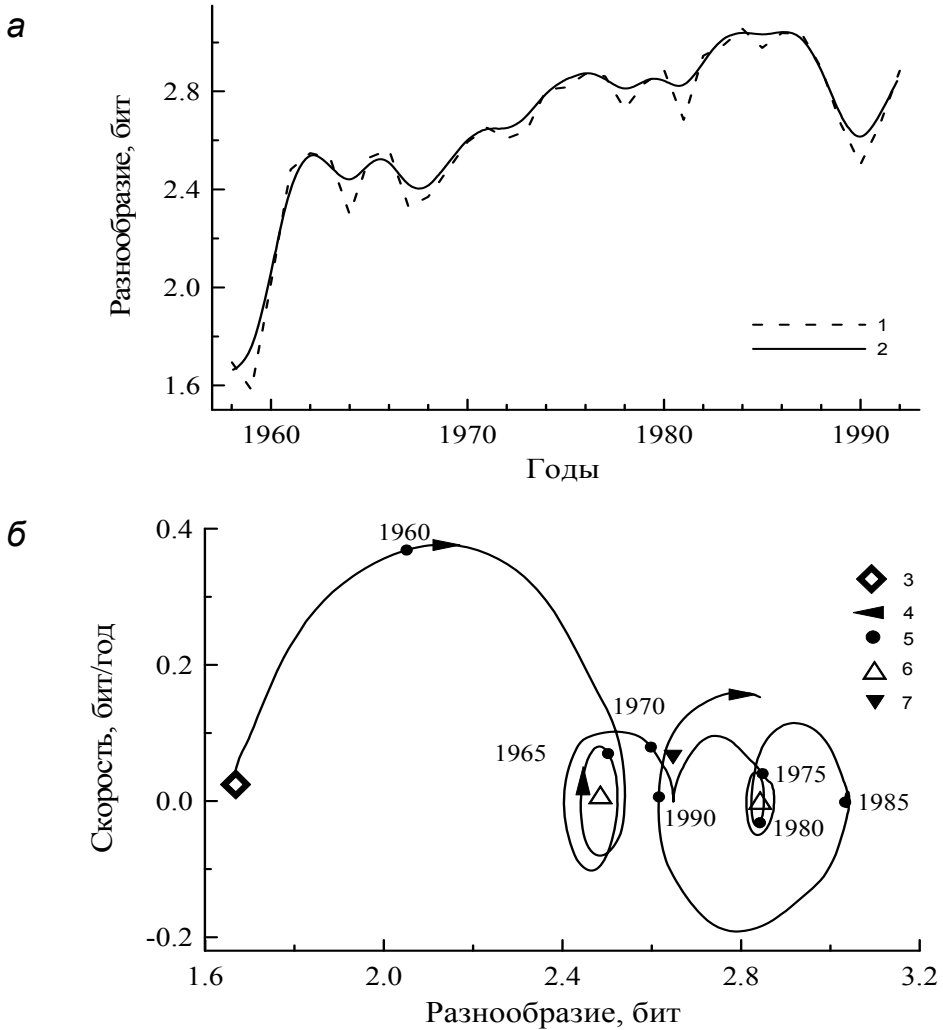


Рис. 5.6. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет (б) структуры уловов рыб Куйбышевского водохранилища (По: Терещенко и др., 2006)
Обозначения как на рис. 5.2.

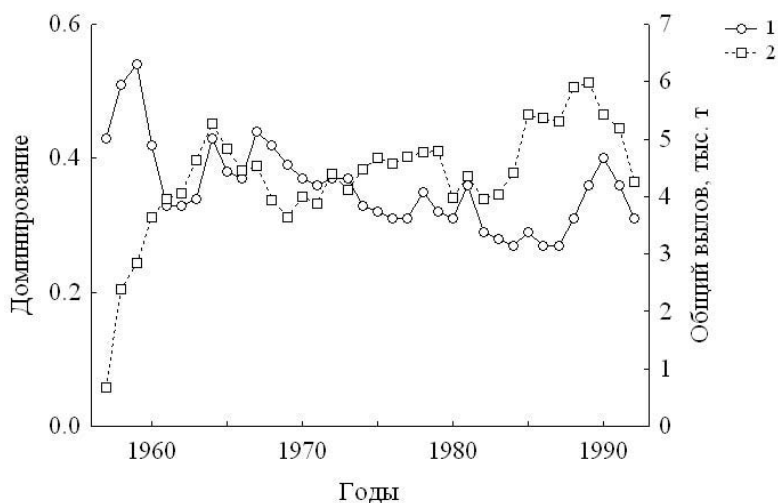


Рис. 5.7. Динамика индекса доминирования (1) и общего вылова рыб (2) в Куйбышевском водохранилище (По: Терещенко и др. 2006)

На первом и втором этапах формирования ихтиофауны траектория системы на фазовом портрете – куполообразная кривая, характерная для формирующихся систем (Айламазян, Стась, 1989), с ростом скорости изменения разнообразия на первом и падением на втором (**рис. 5.6б**). Следовательно, на втором этапе формирования замедлялись структурные перестройки в рыбном населении.

Третий этап (1970-1980 гг.) характеризовался стабилизацией уловов на более низком уровне, в которых доминировали лещ, плотва, густера и судак. В ихтиофауне стабилизировались видовой состав и соотношение численности отдельных видов. При снижении обилия хищников росла доля ранне созревающих видов (плотва, густера, чехонь, уклейка, ерш). Уровень воспроизводства рыб находился в относительном динамическом равновесии. По сравнению с предыдущим периодом улучшился рост рыб, сокращается время полового созревания, приближаясь к таковым в речных условиях, повышается индивидуальная плодовитость. Однако колебания основных биологических показателей популяций рыб были достаточно высоки. Отмечена некоторая стабилизация индекса биологического разнообразия (**рис. 5.6а**).

I этап формирования ихтиофауны водохранилища (этап заполнения водоема) соответствовал промысловым уловам 1956-1960 гг.. Отмечено увеличение разнообразия уловов рыб и скорости его изменения (**рис. 5.6а, б**).

II этап (депрессии) формирования ихтиофауны соответствовал промысловым уловам 1960-1965 гг.. Продолжался рост индекса разнообразия уловов, но скорость изменения разнообразия уменьшалась (**рис. 5.6а, б**). В ихтиофауне

отмечены вселенцы - снеток, ряпушка, тюлька, бычок-кругляк и др. (Шаронов, 1971).

На III этапе (стабилизации) (1965-1970 гг.) была небольшая амплитуда колебания разнообразия уловов рыб, а траектория системы на фазовом портрете стала циклической. Рыбное население пришло в равновесное состояние, соответствующее разнообразию уловов 2.5 бит. В ихтиофауне стабилизировались видовой состав и соотношение численности отдельных видов. В уловах доминировали лещ, плотва, густера и судак. При снижении численности хищников росла доля быстро созревающих видов: плотвы, густеры, чехони, уклейки, ерша (Кузнецов, 1997).

С 1980 г. траектория системы на фазовом портрете соответствует раскручивающейся спирали, что говорит об увеличении антропогенного воздействия на водоем (Терещенко, Вербицкий, 1997). Кроме того, в данный период отмечена тенденция роста температур (**рис. 1.5**), что сопровождалось увеличением обилия теплолюбивых рыб понтического пресноводного комплекса.

В 1980-х годах в ихтиофауне увеличилась гибель рыб от разных форм загрязнения, рост заболеваний и нарушений развития рыб, что в целом вызывает снижение уровня воспроизводства и ухудшение качественного состава популяций. Отмечается нарушение сбалансированного соотношения численности отдельных видов.

В начале 1970-х годов рыбное население вышло из равновесного состояния и перешло в состояние с разнообразием уловов 2.9 бит, что хорошо видно на фазовом портрете структуры уловов рыб (**рис. 5.6б**). В дальнейшем траектория системы на фазовом портрете стала раскручивающейся спиралью, что говорит об увеличении воздействия на рыбное население в 1980-е годы.

5.1.4. Мингечаурское водохранилище

Мингечаурское водохранилище (39°50' с.ш.) – типичное из водохранилищ, образованных на горных реках юга. Оно создано в 1953 г. в среднем течении р. Куры и относится к типу водохранилищ предгорных и плоскогорных территорий (Авакян, Шарапов, 1977), имеет высокие крутые берега и меньшую, чем на равнинных водохранилищах, интенсивность переработки берегов. Длина водохранилища - 75 км, ширина – 6-25 км, максимальная глубина 68 м, а средняя – 26 м (Абдурахманов, 1961). Водоем с годовой сменой объема воды и сработкой уровня до 15 м.

В большинстве работ, посвященных формированию рыбного населения водохранилищ, отражается становление структуры рыбной части сообщества равнинных, мезотрофных и эвтрофных водоемов (Михеев, Прохорова, 1952; Васильев, 1956; Дрягин, 1961; Поддубный, 1963; Гордеев, 1974; Кузнецов, 1991 и др.). Вместе с тем, по мнению И.В. Баранова (1961) водохранилища на горных реках юга уникальны и заслуживают пристального внимания из-за крайне низкого уровня их продуктивности. Типичным таким водохранилищем является Мингечаурское (Азейбарджан), которое образовано в среднем течении р. Куры. Процесс формирования экосистемы этого водохранилища сложен и по мере становления водоема его рыбная часть сообщества претерпевала значительные изменения.

I этап формирования ихтиофауны Мингечаурского водохранилища (этап заполнения водоема) соответствовал промысловым уловам рыб 1956–1959 гг.. Наблюдалось уменьшение разнообразия уловов (**рис. 5.8а**), однако скорость изменения разнообразия (по модулю) возрастала (**рис. 5.8б**), что свидетельствует об ускорении структурных перестроек в рыбном населении (Терещенко, Надиров, 1996). В уловах доминировали плотва и храмуля (Абдурахманов, 1961). Период заполнения водохранилища (с 1953 по 1956 год) характеризовался большим запасом залитой растительности. Однако вода водохранилища содержала мало биогенных веществ, что предопределяло его низкую биопродуктивность. Содержание фосфора в воде менее 0.002 мг/л, кремния – 7 мг/л, азота нитратного – 0.02 мг/л и аммонийного – 0.01 мг/л. Высокая прозрачность воды и отсутствие льда благоприятствовало развитию фитопланктона. В первый период в благоприятных условиях оказались филофильные виды рыб – плотва (вобла), храмуля, сазан, лещ (Терещенко, Надиров, 1996).

Рост половозрелых особей судака, воблы и сазана увеличился по сравнению с речными условиями, а леща и жереха практически не изменился. Храмуля росла значительно быстрее, чем в других водоемах Закавказья и достигла крупных размеров. В питании рыб преобладала растительность. Сазан, лещ, вобла и усач питались обрывками корешков, стеблей и семенами затопленных степных злаков и эфемеров. Значительную часть в пищевом рационе молодежи воблы, леща, густеры и уклейки составлял фитопланктон. Бентос же в питании бентофагов играл незначительную роль (Абдурахманов, 1961).

II этап (депрессии) соответствовал промысловым уловам 1959–1965 гг.. Разнообразие уловов уменьшалось (**рис. 5.8а**). Если на первом этапе скорость изменения разнообразия (по модулю) увеличивалась, то на втором – уменьшалась (**рис. 5.8б**).

Наблюдались перестройки в доминирующем комплексе – снизилось обилие храмули, лещ вошел в состав доминирующего комплекса, а в конце этапа

стал супердоминантом ($> 80\%$ улова). В промысле появились два новых вида – судак и белоглазка.

В этом периоде в отличие от первого в составе ихтиофауны не была отмечена щука. В 1956-1958 гг. затопленная растительность еще обеспечивала нерест всех фитофильных видов рыб. В дальнейшем, по мере перехода растительности в детрит, их воспроизводство стало зависеть от водности года и биологических особенностей вида. Рост половозрелых особей леща, воблы и судака замедлился, а сазана и жереха увеличился по сравнению с первым периодом.

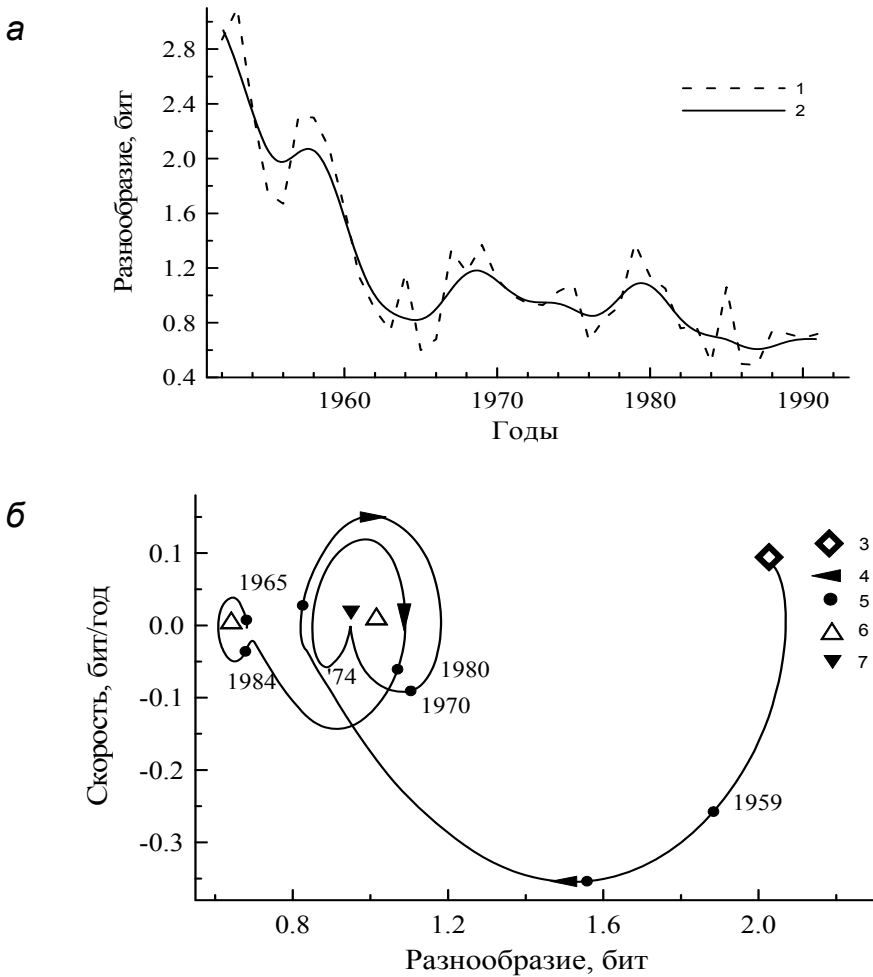


Рис. 5.8. Динамика разнообразия (а) и динамический фазовый портрет (б) структуры уловов рыб Мингечаурского (Азейбарджан) водохранилища (По: Терещенко, Надиров, 1996).
Обозначения как на рис. 5.2

На III этапе (стабилизации) (1965-1974 гг.) наблюдались колебания разнообразия уловов рыб небольшой амплитуды около состояния 1.1 бит (**рис. 5.8a**), а траектория системы на фазовом портрете стала закручивающейся спиралью (**рис. 5.8б**). В уловах доминировал лещ, росло значение судака, доля плотвы, сазана и сома оставалась неизменной, а жереха и усача – уменьшалась. Появилась шемая, улов которой с каждым годом рос.

В 1974 г. на фазовом портрете отмечается нарушение плавности кривой, что соответствует отклику системы на возмущающее воздействие в 1970 г. В этот год в водохранилище был довольно низкий уровень воды, который обусловил ухудшение условий нереста. В рыбном населении наблюдаются небольшие структурные изменения и сдвиг устойчивого состояния на уровень, соответствующий разнообразию уловов 1 бит.

С начала 1980-х годов наблюдалось увеличение амплитуды колебаний разнообразия уловов рыб (**рис. 5.8a**) и переход рыбной части сообщества на уровень с меньшим разнообразием (**рис. 5.8б**). Это свидетельствует о том, что в связи с начавшимся эвтрофированием водоема в формировании ихтиофауны Мингечаурского водохранилища наступил IV этап (дестабилизации) (Терещенко, Надиров, 1996). Кроме того в 1970-е годы на рыбное население оказывает воздействие и начавшееся повышение температур (**рис. 1.5**). В начале 1980-х годов первичная продукция фитопланктона по сравнению с 1960 г. возросла в 2.8 раза. Происходят изменения и в соотношении продукции и деструкции органического вещества, растет сапробность водоема и ухудшается качество воды (Салманов, Манафова, 1986). В 1969 г. в водохранилище отмечалось "цветение" диатомовых водорослей (Гаджиева, 1974). А в 1987 и 1989 гг. наблюдалось "цветение" уже сине-зеленых водорослей, что косвенно свидетельствует о прогрессировании эвтрофирования водоема. С начала 1980-х годов наблюдается переход рыбной части сообщества на уровень с меньшим разнообразием уловов рыб. В 1984 г. на фазовом портрете структуры уловов рыб видно еще одно нарушение плавности кривой, которое нельзя объяснить низким среднегодовым уровнем в 1979 и 1980 годах (**рис. 5.8б**). В эти годы наполнение водохранилища во время нереста основных промысловых рыб составляло 2-3 м в месяц, что обеспечивало нормальные условия их нереста. Скорее всего, это связано со строительством в начале 1980-х годов выше по р. Куре Шамхорской ГЭС, оказавшей существенное влияние на экосистему исследуемого водоема.

Известно, что виды, входящие в один фаунистический комплекс, характеризуются сходными приспособлениями к изменению условий среды обитания. В связи с этим особый интерес вызывает рассмотрение динамики численности рыб, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам в разные пе-

риоды становления водохранилища (рис. 5.9). В промысловых уловах встречаются виды, относящиеся к четырем фаунистическим комплексам: бореальному равнинному (вобла), понтическому пресноводному (лещ, усач-чанари, белоглазка, шемая, жерех), пресноводному амфибореальному (сазан, сом, судак) и переднеазиатскому (храмуля). В начальный период многочисленными были представители бореального равнинного и переднеазиатского комплексов. С начала 1960-х годов преобладающим становится понтический пресноводный комплекс. Доля рыб амфибореального комплекса варьирует от 5 до 20%.

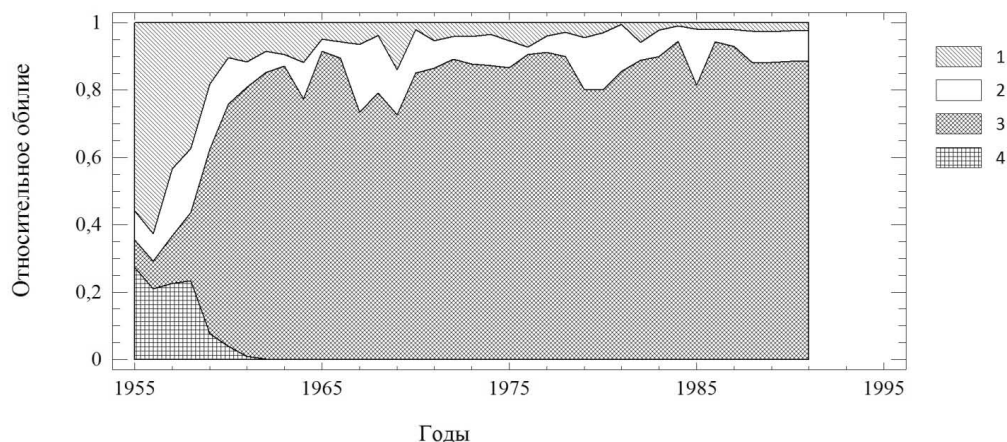


Рис. 5.9. Относительное обилие рыб различных фаунистических комплексов в промысловых уловах Мингечаурского водохранилища. 1 – бореальный равнинный, 2 – пресноводный амфибореальный, 3 – понтический пресноводный, 4 – переднеазиатский. (По: Терещенко, Надиров, 1996)

По мнению И.В. Баранова (1961), исследуемый водоем с первых лет существования оказался во второй фазе, т.е. в фазе трофической депрессии. Однако, известно, что в первый период формирования водохранилищ отмечаются высокая эффективность воспроизводства рыб, улучшение их роста и других биологических показателей (Васильев, 1956; Дрягин, 1961; Гордеев, 1974; Кузнецов, 1991 и др.).

Судя по увеличению в первом периоде скорости роста годовиков леща, усача-чанари и воблы, а также половозрелого судака, воблы и сазана, в Мингечаурском водохранилище "вспышка трофии" очевидно была не четко выражена.

В целом, динамика структуры рыбного населения исследуемого водоема соответствует закономерностям, свойственным многим равнинным водохранилищам. Так, в начале его становления, как и в водохранилищах Волжско-Камского каскада, доминировали представители бореально-равнинного ком-

плекса. В дальнейшем стали преобладать виды, относящиеся к понтическому пресноводному комплексу. На протяжении всех периодов существования водохранилища доминируют фитофильные виды рыб. В Мингечаурском водохранилище они составляют более 90% ихтиомассы, тогда как в равнинных водохранилищах их доля не достигает такого значения. В процессе эвтрофирования Мингечаурского водохранилища наблюдается тенденция увеличения численности малоценных мелких и относительно короткоцикловых рыб, что характерно и для многих других водоемов (Решетников и др., 1982; Сальников, Решетников, 1991). Однако все эти процессы проходят на фоне низкого общего уровня трофии водоема и выражены слабее, не так отчетливо.

Детальный количественный анализ структурных перестроек в рыбном населении Мингечаурского водохранилища показал важную роль уровня воды, сколько динамика наполнения водоема во время нереста основных фитофильных видов рыб.

Вместе с тем, специфические особенности предгорного водоема вызывают отличия в формировании рыбного населения по сравнению с равнинными водохранилищами.

Характерной чертой первого периода формирования исследуемого водоема является небольшая численность щуки, которая в дальнейшем не отмечалась (Абдурахманов, 1961). В большинстве же равнинных водохранилищ в первом периоде она была многочисленна (Васильев, 1956; Дрягин, 1961; Гордеев, 1974). В целом, доля хищников в уловах Мингечаурского водохранилища меньше, чем в пресноводных водоемах севера, средних широт и искусственных водоемах Туркменистана (Решетников и др., 1982; Сальников, Решетников, 1991).

В Мингечаурском водохранилище обитают три вида хищных рыб – судак, сом и жерех. До сооружения плотины судак совершал миграции вверх по р. Куре, не доходя до г. Мингечаура. Именно это определило его крайне низкую численность в начале становления водоема. Популяции сома и жереха сформировались из проходных и туводных особей, обитавших в р. Куре и р. Алазани. В первом периоде преобладал сом, доля которого в общем улове не превышала 10%, а жереха доходила до 3%. В дальнейшем произошло резкое снижение их численности, что вызвало самый низкий уровень доли хищников во втором периоде (в конце периода менее 1%). С конца 1960-х годов начинает повышаться значение хищников. С 1977 г. среди хищников доминирует судак, доля которого в отдельные годы достигает до 12%.

5.2. Общие закономерности динамики разнообразия рыбного населения в процессе формирования водохранилища

Изучение модельных водохранилищ показало, что каждому этапу формирования ихтиофауны характерен свой тип динамики разнообразия уловов. На первом и втором этапах формирования ихтиофауны равнинных водохранилищ озерного типа шло увеличение разнообразия рыбного населения. На динамическом фазовом портрете ему соответствует выпуклая дуга от исходного состояния к новому состоянию, имеющему большее разнообразие (рис. 5.10а). Для предгорного (Терещенко, Надилов, 1996) и равнинных водохранилищ речного типа (Терещенко и др., 2004) отмечено уменьшение разнообразия рыбного населения. Динамический фазовый портрет при этом имеет вид вогнутой дуги от исходного состояния к новому состоянию, имеющему меньшее разнообразие (рис. 5.10б). Для всех исследованных водохранилищ на первом этапе формирования ихтиофауны наблюдалось ускорение структурных перестроек, т.е. увеличение скорости его изменения по модулю, а на втором этапе – их замедление. При этом скорость структурных перестроек может достигать 0,4 бит/год. Такая траектория системы на динамическом фазовом портрете характерна для формирующихся систем (Айламазян, Стась, 1989).

После перестройки, связанной с зарегулированием стока, наступает третий период формирования экосистемы водохранилища, развитие отдельных компонентов и их взаимосвязь приходит в динамическое равновесие, стабилизируется уровень продуктивности всех звеньев на новом качественном составе. Уровень воспроизводства рыб находится в относительном динамическом равновесии с уровнем смертности, улучшаются биологические показатели рыб (рост, созревание, плодовитость). В этот период наблюдается минимальная амплитуда колебаний индекса разнообразия. Траектория системы на фазовом портрете имеет вид или закручивающейся спирали (особая точка - «устойчивый фокус»), или эллиптической кривой (особая точка - «центр»). При этом скорость структурных перестроек не превышает 0,1 бит/год (рис. 5.10в).

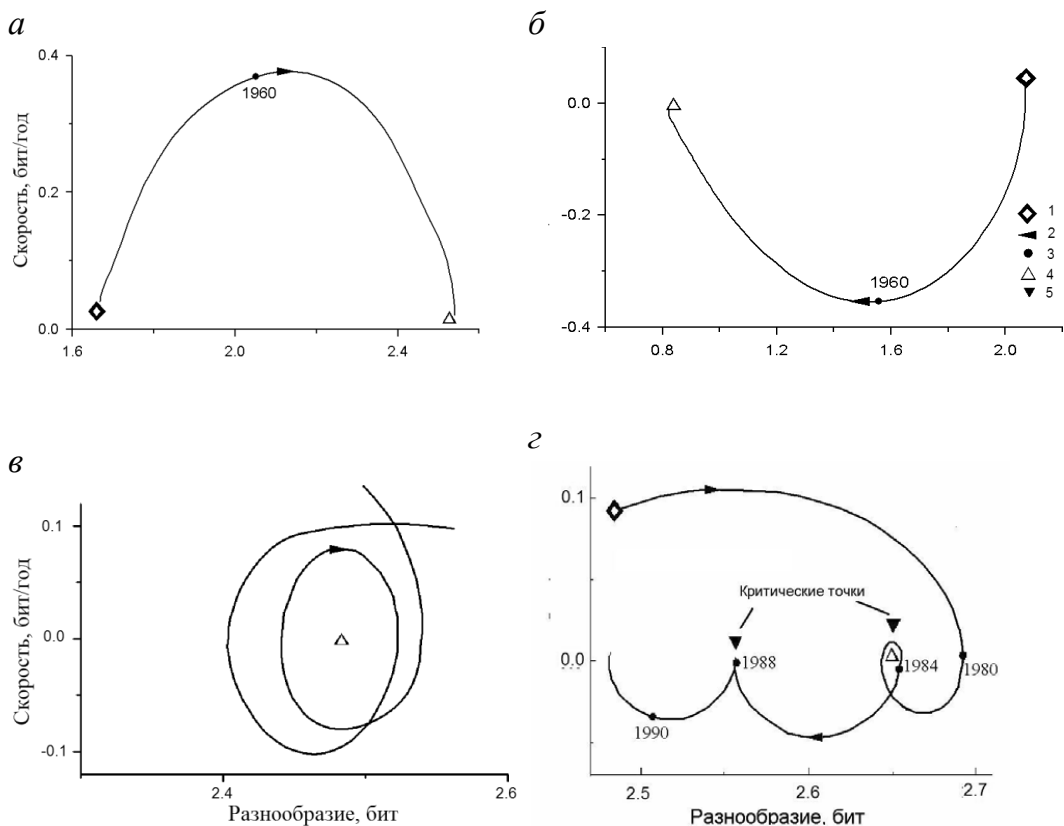


Рис. 5.10. Динамические фазовые портреты рыбного населения равнинного водохранилища озерного типа (а) и предгорного (б) водохранилища на первых двух этапах формирования ихтиофауны, а также на третьем (в) и четвертом (г) этапах. [По: Терещенко, 2005].
 1 – начальное состояние; 2 – направление перемещения; 3 – состояние системы в год, обозначенный цифрой у кривой; 4 – устойчивое состояние; 5 – критическая точка в функционировании сообщества

Однако усиление антропогенного воздействия на водохранилища приводит не к стабилизации экосистемы, а к ее разрушению. Аккумуляционный эффект водохранилища приводит к резкому возрастанию эвтрофирования, загрязнению водоема и в конечном итоге к дестабилизации экосистемы. У рыб отмечаются заболевания и нарушения в гаметогенезе, ухудшение роста, увеличение времени созревания, нарушения в соотношении и динамике численности различных видов рыб. Траектория системы на фазовом портрете на четвертом этапе формирования ихтиофауны имеет вид или раскручивающейся спирали (особая точка – «неустойчивый фокус») или нарушения хода кривой в виде пиков. Подобные изменения в рыбной части сообщества Рыбин-

ского водохранилища наблюдался в 1984 и 1988 гг., что указывает на резкие возмущающие воздействия на водоем соответственно в 1983 и 1987 гг. (Терещенко, Стрельников, 1997). Именно в эти годы в водохранилище наблюдалась массовая гибель рыб.

Таким образом, на примере модельных водохранилищ показано, что гео-климатические изменения оказывают влияние на рыбную часть сообщества на фоне сукцессионных изменений в экосистеме водоема и действия антропогенных факторов. При этом в зависимости от географической широты отмечены особенности реакции рыбного населения на климатические изменения. В северных ($57^{\circ}00'$ - $58^{\circ}30'$ с.ш.) Ивановском и Рыбинском водохранилищах начавшееся в середине 1970-х годов потепление привело к переходу рыбного населения через промежуточные состояния к более низкому уровню разнообразия. В Куйбышевском водохранилище ($54^{\circ}30'$ с.ш.) постоянное потепление выступило в качестве дополнительного дестабилизирующего фактора. Траектория рыбного населения на динамическом фазовом портрете стала раскручивающейся спиралью. В самом южном из модельных водоемов, которое зимой не замерзает, Мингечаурском водохранилище ($39^{\circ}50'$ с.ш.) начавшееся в 1970-х годах глобальное потепление привело совместно с эвтрофированием к переходу рыбного населения в состояние с меньшим уровнем разнообразия.

5.2.1. Влияние свойств водоема на динамику разнообразия рыбного населения

Анализ структурных перестроек рыбного населения 36 крупных водохранилищах России и стран СНГ показал, что в таких как Цимлянское, Верхнесвирское, Каневское, Днепровское, Кременчугское и др. разнообразие уловов рыб на I и II этапах формирования ихтиофауны увеличивалось. В таких водохранилищах как Угличское, Днепродзержинское, Горьковское, Саратовское, Волгоградское, Воткинское, Павловское, Усть-Маньчское и др. – уменьшалось (рис. 5.2, 5.3, 5.6, 5.11–5.14).

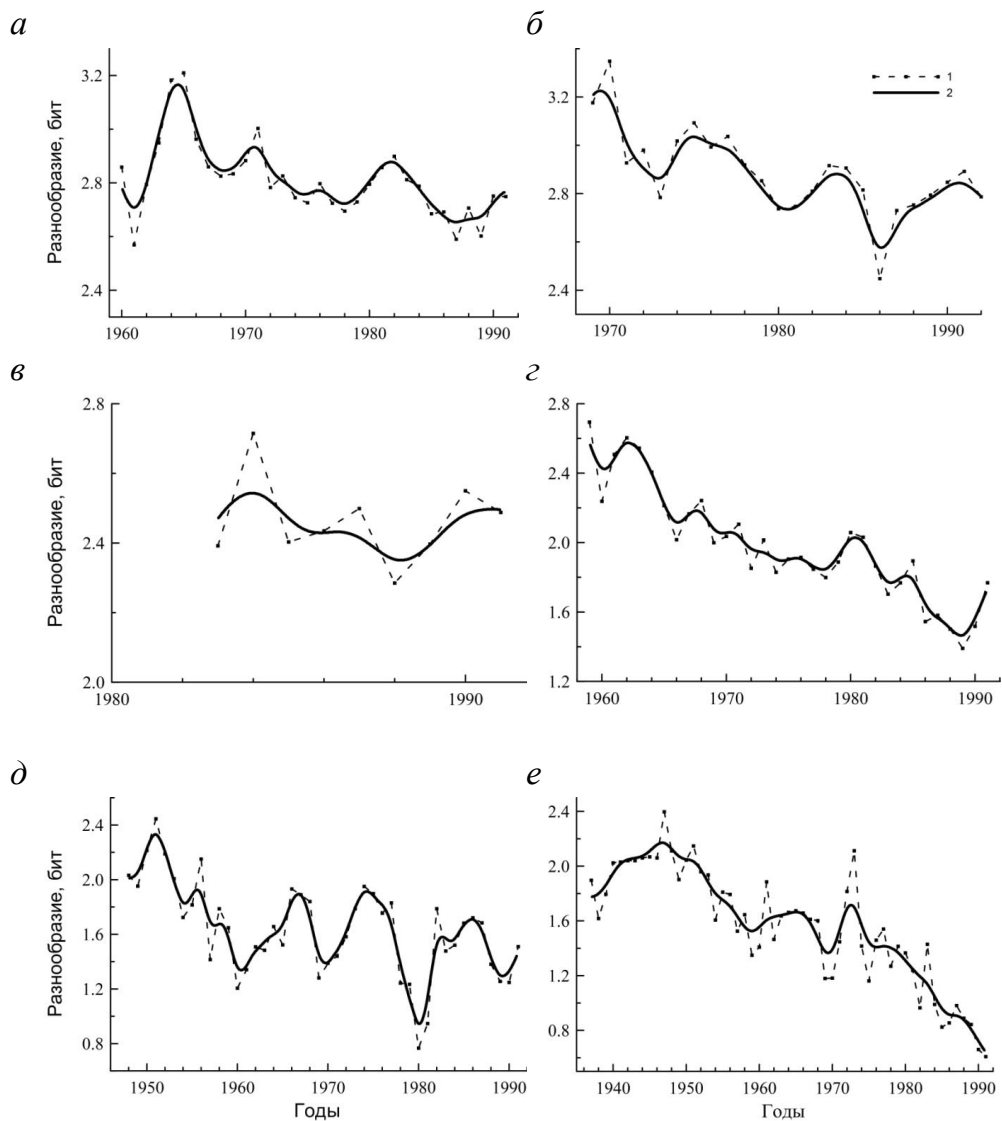


Рис. 5.11. Динамика разнообразия рыбного населения водохранилищ бассейна Волги: Волгоградского (а), Саратовского (б) Чебоксарского (в) и Горьковского (г), Углического (д), Ульяновского (е). 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные.
(По: Терещенко и др., 2013)

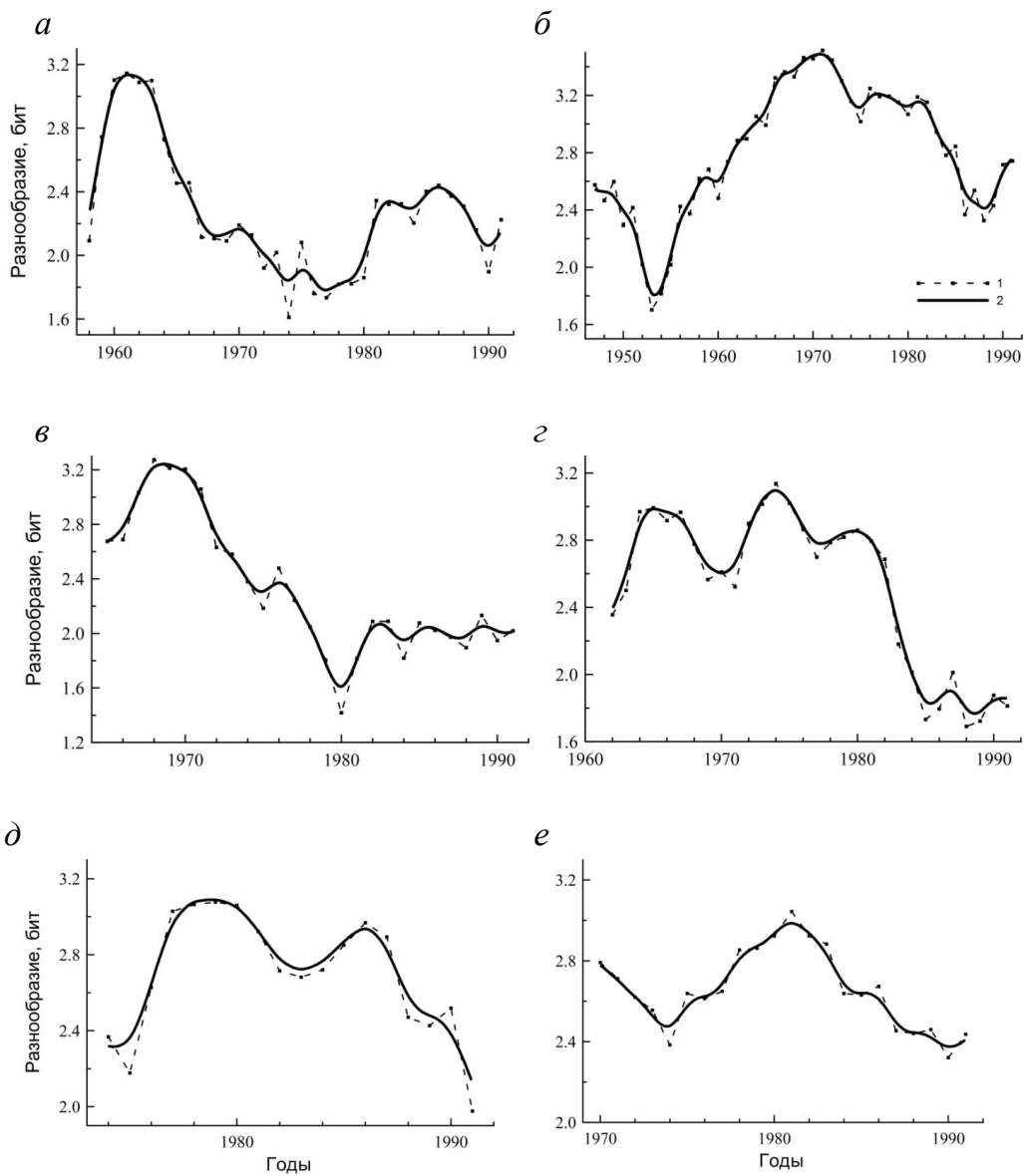


Рис. 5.12. Динамика разнообразия рыбного населения водохранилищ бассейна Днепра: Каховского (а), Запорожского (б), Днепродзержинского (в), Кременчугского (г), Каневского (д) и Киевского (е). 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные. (По: Терещенко и др., 2013)

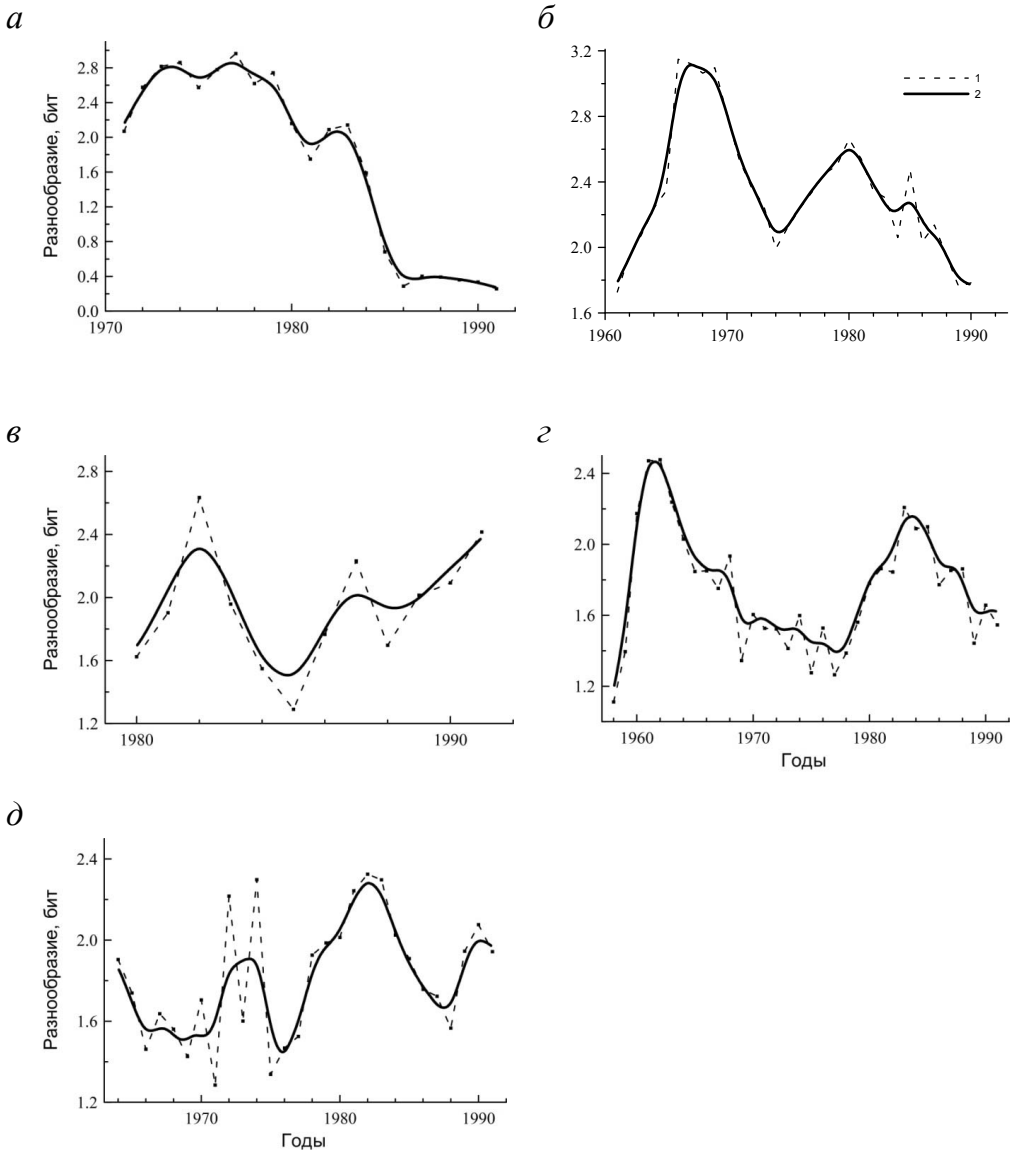


Рис. 5.13. Динамика разнообразия рыбного населения водоемов бассейна рек Днестра: Кучурганского лимана (а), Дубосарского водохранилища (б) и водохранилищ р. Камы: Нижнекамского (в), Камского (г), Воткинского (д). 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные (По: Терещенко и др. 2013)

На примере равнинных водохранилищ бассейна рек Волги, Камы, Дона, Днепра и Свири проанализированы факторы, которые влияют на улучшение воспроизводства многих видов рыб, и приводят тем самым к увеличению разнообразия уловов в процессе формирования ихтиофауны водохранилища. Для

анализа взяты следующие факторы: площадь, максимальная и средняя глубина, скорость водообмена, амплитуда колебаний уровня воды, отношение максимальной длины к максимальной ширине водохранилища, высота плотины и видовое богатство ихтиофауны. Метод главных компонент и кластерный анализ показали, что для выделения групп водохранилищ, отличающихся по характеру изменения разнообразия уловов рыб на I и II этапах формирования ихтиофауны достаточно взять отношение максимальной длины к максимальной ширине водоема, среднюю глубину, скорость водообмена и амплитуду колебаний уровня воды.

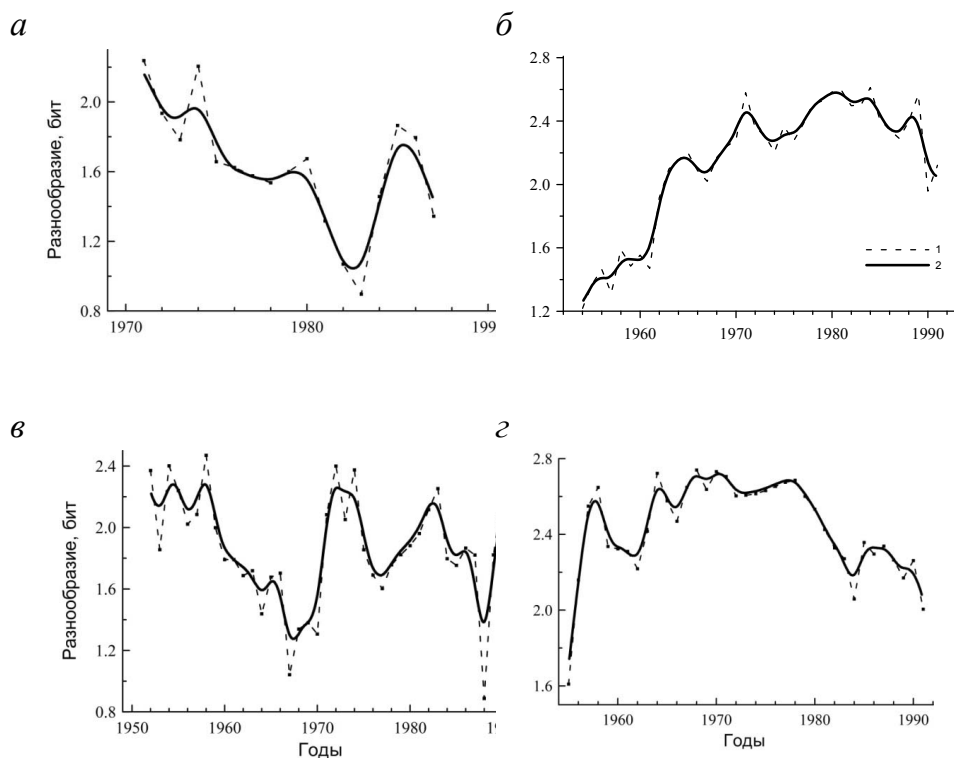


Рис. 5.14. Динамика разнообразия рыбного населения водохранилищ бассейна р. Дон: Павловского (а), Пролетарского (б), (в), Усть-Маньчесского (в) и Цимлянского (г). 1 – исходные данные, 2 – сглаженные данные (По: Терещенко и др. 2013)

Необходимо отметить, что в большинстве водохранилищ бассейнов рек Волга, Днепр, Днестр, Дон и Кама глобальное потепление, начавшееся в середине 1970-х годов, привело, как и в модельных водоемах к уменьшению разнообразия рыбного населения.

Анализ диаграммы рассеивания исследованных водохранилищ (**рис. 5.15**) показал, что в процессе формирования ихтиофауны водохранилищ озерного типа (с отношением длины к ширине менее 10) на I и II этапах наблюдалось увеличение разнообразия уловов рыб при небольшой скорости водообмена и небольшом колебании уровня водоема. Отдельно расположено Верхнесвирское водохранилище. Несмотря на большую скорость водообмена, годовые колебания уровня воды невелики (в среднем 0.5 м), что способствует нормальному развитию рыб (**рис. 5.16**).

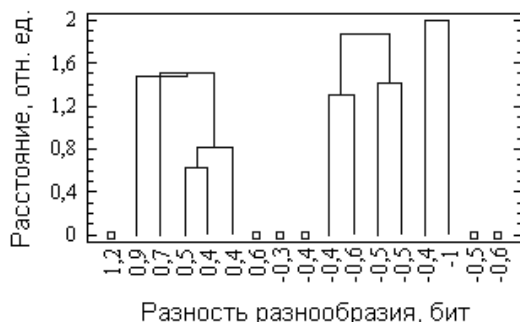


Рис. 5.15. Дендрограмма исследованных водохранилищ, полученная центроидным методом для 9 кластеров. (По: Терещенко и др. 2013)

По оси ординат – квадрат евклидова расстояния, По оси абсцисс – разность разнообразия уловов рыб на III и I этапах формирования ихтиофауны.

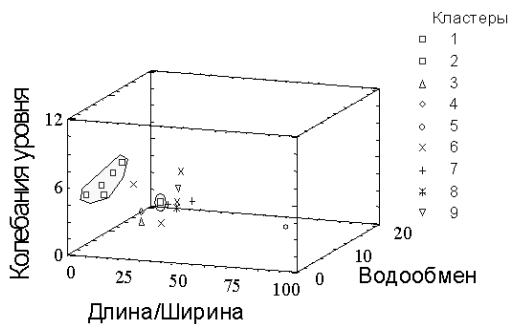


Рис. 5.16. Трехмерная диаграмма рассеивания исследованных водохранилищ, полученная центроидным методом для 9 кластеров. Квадратами отмечены водохранилища, в которых на I и II этапах формирования ихтиофауны наблюдалось увеличение разнообразия уловов рыб.

(По: Терещенко и др., 2013)

5.2.2. Стационарные состояния рыбного населения водохранилищ

Под равновесным (стационарным) состоянием рыбного населения мы понимаем состояние, при котором уровень воспроизводства основных популяций рыб, обитающих в данном водоеме, находится в относительном динамическом равновесии с величиной их смертности. В этом состоянии минимальна вариабельность урожайности поколений большинства видов рыб, стабильны интегральные структурные показатели (разнообразие и доминирование) и относительное обилие видов, относящихся к разным экологическим группам. Равновесное состояние можно рассматривать и как состояние, в которое рыбное население приходит после прекращения действия нарушающего воздействия, т.е. его можно рассматривать как зону притяжения системы или «аттрактор».

Метод выявления равновесного состояния состоит в анализе многолетней динамики структурных или функциональных характеристик и выявление периодов их минимальной вариабельности. Анализ структуры рыбного населения внутренних водоемов в различных экологических ситуациях показал, что динамический фазовый портрет рыбного населения, находящегося в равновесном состоянии имеет вид циклических траекторий, закручивающейся и раскручивающейся спиралей.

В структуре уловов рыб 36 крупных промысловых водохранилищ России и стран СНГ за 30-летний период их существования отмечены равновесные состояния, разнообразие которых находилось в пределах 0.6–3.2 бит (**рис. 5.17а**). Наиболее часто встречались равновесные состояния с разнообразием уловов 2.8-2.9 бит. Доминирование структуры рыбного населения, находящегося в равновесном состоянии, лежало в диапазоне 0.1–0.7 при наибольшей частоте встречаемости значения 0.3 (**рис. 5.17б**).

Рыбное население относится к сложным самоорганизующимся системам. В связи с этим ее структура не случайна, а определяется межвидовыми связями и действием среды. Она определяется неоднородностью местообитания, площадью, стабильностью среды, продуктивностью, наличием хищников и т.д. (Бигон и др., 1989; Джиллер, 1988).

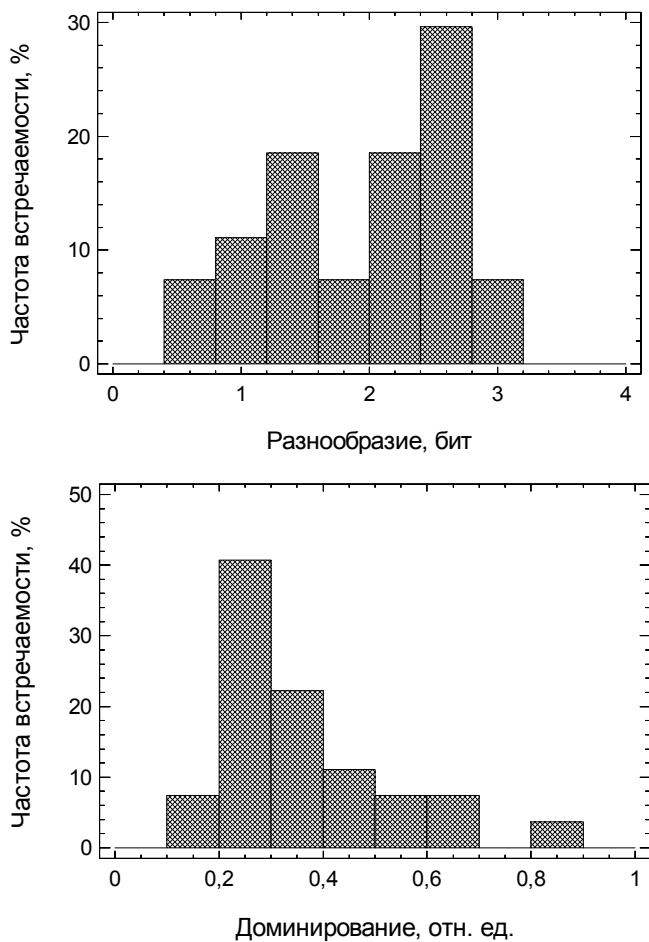


Рис. 5.17. Стационарные (равновесные) уровни разнообразия (а) и доминирования (б) рыбного населения водохранилищ (По: Терещенко, 2000)

На примере рыбного населения верхневолжских водохранилищ проведена работа по детализации понятия «равновесное состояние рыбного населения» и выявлены основные закономерности изменения этого состояния, что необходимо для реализации концепции «устойчивое развитие» биологических ресурсов. Непосредственно в структуре промысловых уловов рыб из верхневолжских водохранилищ выявлены равновесные состояния, разнообразие которых находилось в пределах 1.4–2.6 бит (табл. 5.1). В рыбном населении верхневолжских водохранилищах, находящихся в равновесном состоянии, соотношения основных промысловых видов приведены в таблице 5.2.

Таблица 5.1. Разнообразие рыбного населения верхневолжских водохранилищ, находящегося в равновесном состоянии

Водохранилище	Разнообразие, бит	Доминирование
Иваньковское	2,1; 1,6; 1,4	0,3; 0,5
Рыбинское	2,6	0,3

Таблица 5.2. Соотношение основных промысловых видов в верхневолжских водохранилищах, при нахождении рыбного населения в равновесном состоянии (% по биомассе)

Виды	Водохранилище	
	Рыбинское	Иваньковское
Щука – <i>Esox lucius L.</i>	10-11	7-18
Синец – <i>Abramis ballerus (L.)</i>	5-12	
Лещ – <i>Abramis brama (L.)</i>	28-36	30-34
Уклейка – <i>Alburnus alburnus (L.)</i>	1,0-1,5	0,3-1,1
Жерех – <i>Aspius aspius (L.)</i>	0,1	0,1-0,2
Густера – <i>Blicca bjoerkna (L.)</i>	0,1-0,6	1,0-1,6
Язь – <i>Leuciscus idus (L.)</i>	0,6-1,0	0,5-1,5
Чехонь – <i>Pelecus cultratus (L.)</i>	0,2-1,2	0,1-0,4
Плотва – <i>Rutilus rutilus (L.)</i>	13-19	38-47
Сом – <i>Silurus glanis L.</i>	0,01-0,03	
Налим – <i>Lota lota (L.)</i>	8-12	0,1-0,2
Ерш – <i>Gymnocephalus cernuus (L.)</i>	0,5-1,6	0,4-0,5
Речной окунь – <i>Perca fluviatilis L.</i>	1,6-2,5	6-8
Судак – <i>Stizostedion lucioperca (L.)</i>	12-16	0,1-0,5

Для изучения функциональных основ организации рыбной части сообщества проанализирована связь равновесных уровней разнообразия рыбного населения водохранилищ со свойствами водоема (географической широты, площади и глубины), составом ихтиофауны (видовом богатством, долей хищников) и промысловой рыбопродуктивностью. При уровне значимости $p = 0,05$ установлена достоверная связь (корреляция по Спирмену) разнообразия рыбного населения водохранилищ, находящихся в равновесном состоянии, с видовым богатством ихтиофауны, рыбопродуктивностью и скоростью водообмена и географической широтой, т.е. климатическими факторами. Однако, для разных групп водоемов (озера и водохранилища, озера с насыщенной и не насыщенной ихтиофауной) число и значимость отдельных факторов различна (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Связь разнообразия рыбного населения со свойствами водоема и составом ихтиофауны. (Показатели корреляции по Спирмену при $p = 0.05$).

Водоемы	Географическая широта	% хищников	Число видов	Улов/га	Площадь	Глубина	Водообмен
Модельные водоемы	0.52	0.40	0.35	–	–	–	–
Все водоемы	0.32	0.41	0.35	–	–	–	–
Водохранилища	–	–	0.63	0.30	–	–	0.54
Все озера	0.58	0.36	0.38	–	–	–	–
Озера с насыщенной ихтиофауной	0.48	–	–	–	–	–	–
Озера с ненасыщенной ихтиофауной	0.70	0.40	0.40	–	-0.40	–	–

Так, для хорошо изученных (модельных) и для выборки из всех водоемов ведущими факторами, определяющими разнообразие рыбного населения, оказались климатические (географическая широта), влияние хищников и видовое богатство ихтиофауны. А для более молодых экосистем, т.е. водохранилищ, важными в формировании разнообразия рыбного населения оказались следующие факторы: видовое богатство, продуктивность и величина водообмена. Хотя для водохранилищ не было отмечено связи разнообразия рыбного населения с географической широтой, но как показано выше глобальное потепление, начавшееся с середины 1970-х годов, привело к переходу рыбного населения водоемов бассейна Понто Каспия в состояние с меньшим уровнем разнообразия.

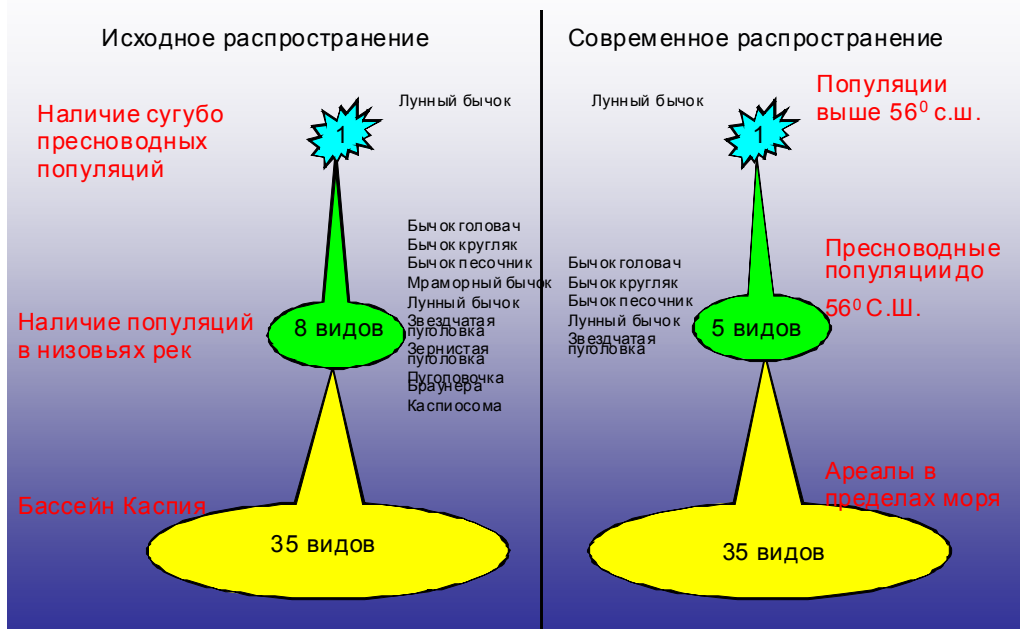
Глава VI

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВСЕЛЕНИЙ И РАСШИРЕНИЙ АРЕАЛОВ

6.1. Экологические парадоксы вселений

Как показано в предыдущих главах, изменения в фаунистическом составе происходят непосредственно вследствие действия глобальных геологических и климатических факторов и определяются способностью видов осваивать новые местообитания. Способность к внедрению будет непосредственно зависеть 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, Notzold, 1995; Shea, Cheeson, 2002). А для успешной натурализации и дальнейшего расширения ареалов 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). В отношении рыбного населения рассматриваемого региона Понто-Каспийского бассейна просматривается общая тенденция, определяемая движением видов северного или южного происхождения. Однако далеко не все виды разных зоогеографических комплексов демонстрируют способность к успешным расселениям. Наглядным примером может служить расселение в настоящее время рыб семейства бычковые Морского Понто-Каспийского комплекса (рис. 6.1). Из 35 видов бычков, имеющих область распространения в морских и дельтовых условиях Каспия, только 5 видов сумели

Каспийский бассейн



Азово-Черноморский бассейн



Рис. 6.1. Расселение видов бычковых в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах

освоить акватории водохранилищ и то только до 56° с.ш. и только один вид (*Proterorhynchus semilunaris* – лунный бычок) сумел подняться выше этой широты. В Азово-Черноморском бассейне из 32 видов преимущественно дельтово-эстуарного комплекса и 14 видов освоивших местообитания в низовьях рек, только 10 смогли пройти выше. Также не совсем верным, во всяком случае, применительно к бассейну Волги оказался и тезис о более эффективном проникновении и встраивании новых видов в менее насыщенные экосистемы. Оказалось, что большее количество вселенцев приходится на водохранилища с более высокими гетерогенностью среды, видовым богатством и плотностью аборигенного рыбного населения (рис. 6.2) (Слынько, Дгебуадзе, 2002).

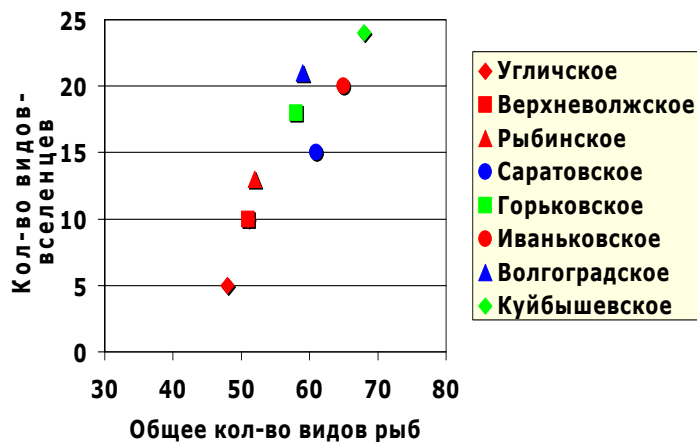


Рис. 6.2. Распределение количества видов-вселенцев рыб в водохранилищах Волжского каскада

Получить более отчетливые представления о механизмах реализации успешных вселений и натурализаций можно на основании предметного анализа особенностей формирования и развития популяций отдельных видов-вселенцев на новых территориях.

6.2. Особенности структуры и состояния новых популяций

6.2.1. Тюлька

В Рыбинском водохранилище тюлька сформировала самую северную периферическую популяцию во всем Понто-Каспийском бассейне (Слынько и др., 2001). Ее продвижение далее на север – по системе Волго-Балтийского канала – успеха не имело. Хотя начиная с 2001 г. тюльку спорадически обнаруживали в

Шекснинском водохранилище, эти группы были крайне малочисленны и представлены исключительно взрослыми особями. Успеху натурализации, быстрому завоеванию и наращиванию численности, по-видимому, способствовали не только морфологические особенности водоема (Рыбинское водохранилище имеет наиболее выраженный среди всех других водохранилищ Волги озеровидный характер), но и наблюдаемый с 1989 г. устойчивый тренд повышения температур воздуха и воды в регионе Рыбинского водохранилища (Litvinov, Roshchurko, 2010; Рыбинское ..., 1972; Волга ..., 1978). Так, по данным Литвинова и Рошупко (2010), за период 1976-2005 гг. средняя температура воды по водохранилищу возросла на 3.1°C в летний период и на 1.1°C – в осенний. Помимо этого, к середине 1990-х годов в пелагиали водохранилища наблюдаются качественные и количественные изменения в рыбной части сообщества. Исчезает из экосистемы доминирующий ранее вид – корюшка, а также снижается численность молоди окуня, судака, синца, плотвы. Общие плотности скоплений рыб в пелагиали оказались самыми низкими за весь период существования водохранилища (Кияшко, Слынько, 2003). Как следствие, на этапе вселения и завоевания водохранилища в 1994-2000 гг. наблюдался устойчивый рост численности тюльки (Кияшко и др., 2006). Известно, что для большинства короткоциклового видов животных и растений, в том числе для мелких сельдевых, характерны значительные межгодовые и сезонные флуктуации численности популяции в целом и составляющих ее возрастных групп (Одум, 1975; Никольский, 1974а). Значительные межгодовые колебания численности присущи и тюльке на всей акватории ее исходного ареала (Световидов, 1953; Ловецкая, 1952; Асейнова, 1989; Панин и др., 2005). Аналогичными значительными колебаниями численности характеризуются и новообразованные популяции тюльки в водохранилищах Дона, Днепра, Волги и Камы (Пушкин, Антонова, 1977; Танасийчук, 1977; Трифонов и др., 1986; Сухойван, Вятчанина, 1989; Козловский, 1984).

6.2.1.1. Численность тюльки и видовая структура пелагических скоплений

Детальный анализ формирования и развития популяций тюльки в Рыбинском водохранилище показал, что с момента появления тюльки в водохранилище (1994 г.) расселение ее по водоему и нарастание численности происходило постепенно (Кияшко и др., 2012). Только с 2001 года частота ее встречаемости в уловах пелагического трала достигла 80-100%. В период с мая по октябрь

наибольшие уловы по числу особей и биомассе отмечены в сентябре-октябре (рис. 6.3). Межгодовые флуктуации уловов значительны, максимальные уловы (2007 г.) осенью отличаются от минимальных (2004 г.) в 38 раз. В 2000-2002 и 2006-2008 гг. наблюдалось нарастание численности тюльки до максимума, затем ее снижение до минимума в 2004 и 2010 гг. (рис. 6.3). Флуктуации численности отмечены как в летний, так и в осенний периоды. Но наибольшие амплитуды колебаний численности тюльки выявлены осенью, когда в популяции доминировали сеголетки. Численность тюльки осенью определяется урожайностью поколения текущего года. Величина пополнения практически не зависит от количества производителей в период нереста (июнь, июль). Однако обнаружена прямая пропорциональная связь численности сеголетков с температурами в период нереста. Коэффициент корреляции Пирсона между этими величинами $r = 0,71$ достоверен при уровне значимости $p < 0,05$. На фоне положительной корреляции в аномально жаркое лето 2010 г. (отклонение температур от среднелетних составило $+5^{\circ}\text{C}$), отмечается наименьшая численность пополнения (рис. 6.3б). Элиминация тюльки, если сравнивать осенние и летние уловы, отмечена как в летний, так и в зимний периоды. Часть рыб погибала летом после первого нереста (возраст 1+). Оставшиеся особи этой возрастной группы перезимовывали и нерестились во второй раз, погибая вскоре после нереста в возрасте 2+. Однако, сравнение летних и осенних уловов, дает возможность предположить, что гибель производителей в летний период явление не ежегодное. К сентябрю-октябрю в 5-ти из 9-ти исследованных лет количество отнерестившихся производителей (возраст 1+, 2+) уменьшалось на 7–88%. В остальные годы их уловы осенью были даже несколько выше, чем летом. В течение зимы уловы тюльки уменьшились в 3-6 раз в период 2002–2005 гг., и в 3-11 раз в период 2006-2009 гг. Коэффициенты общей смертности с октября по июнь составили 66–73% в первый период и 81–91% во второй. В результате высокой смертности урожайных генераций в подледный сезон (например, 2007 и 2008 гг.) к лету следующего года их численность оказалась сопоставимой с таковой в мало- и среднеурожайные годы. В мае в уловах преобладали особи с длиной тела более 50 мм, по-видимому, рыбы меньших размеров, как правило не переживают подледный сезон. Расселяясь по водохранилищу, тюлька занимала участки, на которых ранее обитали корюшка, молодь карповых и окуневых. Как правило, многовидовые пелагические скопления рыб наблюдались во всех плесах, но особенно плотными они бывали в наиболее продуктивных пространственно-разобценных участках богатых зоо- и фитопланктоном (Поддубный, 1993). В исследуемые годы численность и соотношение видов существенно изменялась в пространстве и во времени. В годы расселения и натурализа-

ции (до 2002 г.) тюлька доминировала в уловах только в Центральном плесе водохранилища, а в районах, прилегающих к речным плесам, значительно возрас- тала доля карповых и окуневых. В дальнейшем ситуация изменилась и начиная с 2005 г. в летний период во всех плесах в уловах, наряду с тюлькой, постоян- ным доминантом в пелагиали стала молодь окуневых, доля которых достигала более 50% уловов. Увеличились уловы молоди окуневых и осенью, однако, по- прежнему, в осенний период по численности лидером оставалась тюлька. Как летом, так и осенью среди окуневых наибольшую долю (60-70%) по численно- сти составляли сеголетки окуня.

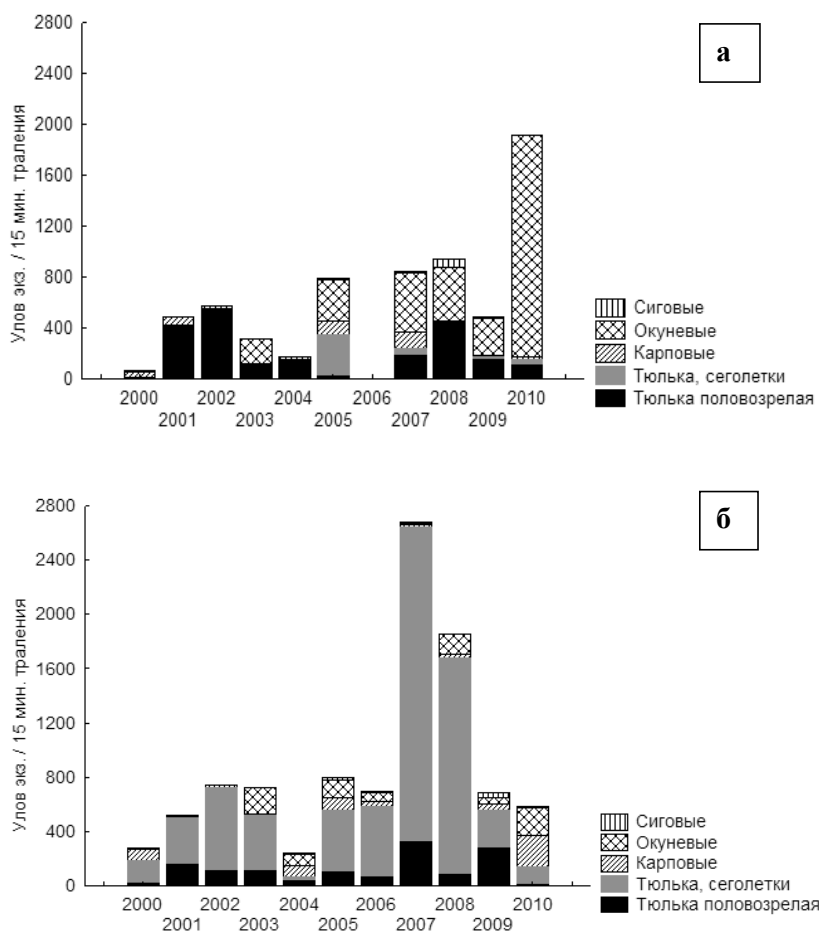


Рис. 6.3. Величина и состав уловов пелагического трала в Рыбинском водохранилище в летний (а) и осенний (б) периоды. (Из Кияшко и др., 2012).

6.2.1.2. Размерно-возрастная структура и темп роста тюльки

В уловах летом встречаются 4 возрастных класса тюльки - 0+, 1+, 2+ и 3+. Сеголетки присутствуют нерегулярно, их доля в улове зависит от численности генерации, сроков нереста и размеров в этот период. Средняя длина их в июле 2005 г. была на 10-15 мм больше, чем в остальные годы. По численности в уловах преобладают особи в возрасте 1+. Доля рыб в возрасте 2+ незначительна. Известно, что предельный возраст тюльки в условиях Рыбинского водохранилища – 3+, за все годы исследований летом обнаружено всего 3 рыбы этого возраста с длиной тела 95-100 мм (Кияшко и др., 2006).

В осенних уловах тюлька представлена тремя возрастными группами, среди которых, в отличие от летнего периода, доминируют неполовозрелые особи - сеголетки. Среди половозрелых рыб основная доля приходится на двухлеток, трехлетки составляют не более 5%. Размерная кривая тюльки летом имеет одновершинный и осенью - двухвершинный характер. Пополнение преобладает над остатком, но доля остатка в последние годы значительно меньше, чем в первые годы становления популяции (**рис. 6.4**). Наибольшие линейные приросты наблюдаются в течение первого года жизни. К концу вегетационного сезона в разные годы средние размеры сеголетков колеблются от 45 до 57 мм (**рис. 6.5**). В течение второго года жизни размеры увеличиваются не более чем на 25 мм, в течение третьего года приросты длины составляют не более 10 мм. Следует отметить, что в период роста численности на начальном этапе в 2000-2003 гг. размеры сеголетков закономерно снижались (**рис. 6.5**). В период 2004-2007 гг. отчетливой связи численности с линейных размерами не обнаруживается, хотя отмечены значительное увеличение амплитуд межгодовых колебаний величины уловов. Но в последующие годы (2008-2010 гг.) на фоне последовательного снижения численности наблюдались в 2008, 2009 гг. (отклонения от средней многолетней составили -6.7, и -5,9 мм), а наибольшие - в 2004 и 2006 гг. (отклонения составили соответственно +3 и +2.5). сеголетков линейные размеры возрастают. Наименьшие средние размеры сеголетков.

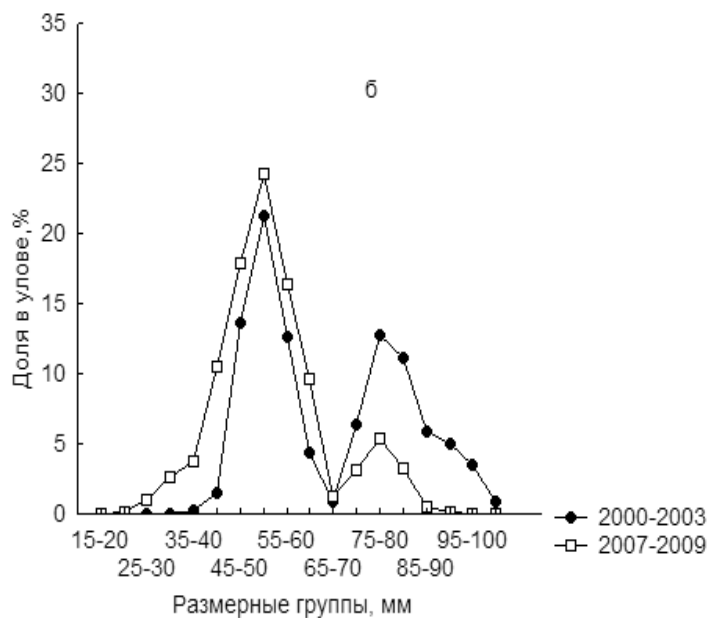
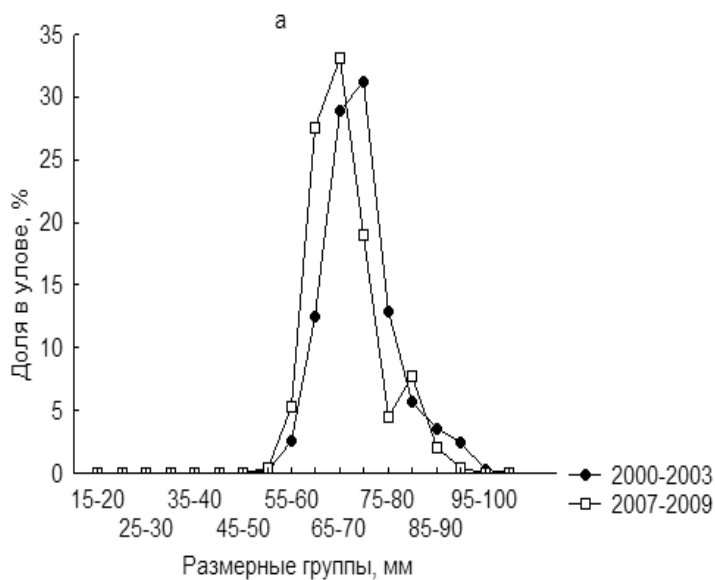


Рис. 6.4. Размерный состав тюльки в уловах пелагического трала в летний (а - июнь, июль) и в осенний (б - сентябрь) сезоны. (Из Кияшко и др., 2012).

Осредненные данные по темпу роста показывают, что темп роста тюльки к 2007-2009 гг. снизился (**Рис. 6.6**). По критерию Стьюдента при уровне значимости $p < 0.05$ установлены достоверные различия длины и массы тела возрастных групп (0+ и 1+).

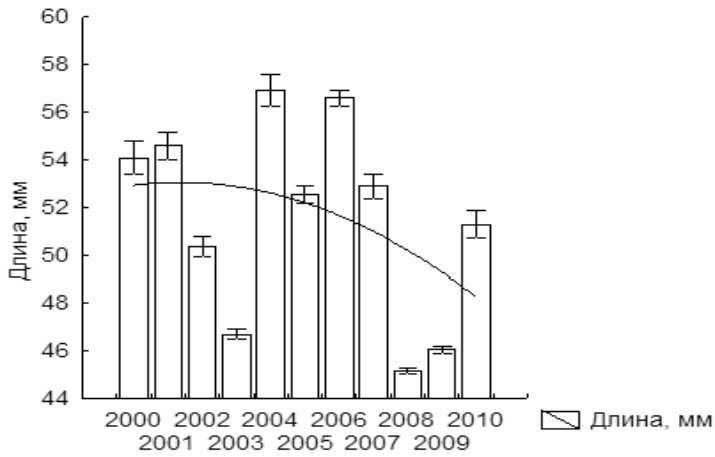


Рис. 6.5. Средняя длина сеголетков тюльки в сентябре 2000-2010 гг. Вертикальные линии – ошибка средней для вероятности 0.95. (Из Кияшко и др., 2012).

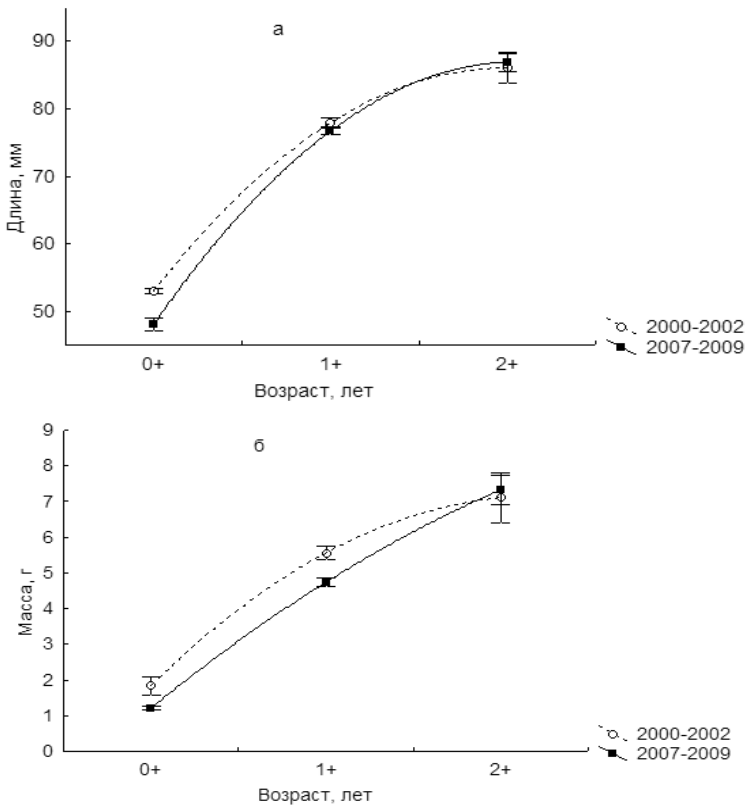


Рис. 6.6. Линейный рост (а) и рост массы тела (б) тюльки в разные годы. Вертикальные линии – ошибка средней для вероятности 0,95. (Из Кияшко и др., 2012).

6.2.1.3. Состав пищи тюльки и ее сходство с другими планктофагами

Неоднократно отмечались локальные, межсезонные и межгодовые изменения состава пищи тюльки в период ее натурализации и расселения по водоему с 1998 по 2000 гг. (Кияшко, Слынько, 2003; Кияшко, 2004). Установлено, что общий состав пищи тюльки всех возрастов с момента вселения до настоящего времени не претерпел существенных изменений. Основными пищевыми объектами являются кладоцеры – *Bosmina*, *Daphnia*, *Bythotrephes*, *Leptodora*; второстепенными – copeподы – *Heterocope*, *Eudiaptomus* и массовые виды Cyclopoida. Однако изменилось соотношение этих ведущих групп и размер жертв (рис. 6.7). В питании как половозрелых, так и неполовозрелых особей увеличилась доля мелких организмов – *Bosmina*, Cyclopoida, Diaptomida, размеры которых менее 1 мм. Уменьшились размеры потребляемых *Daphnia* и *Heterocope* с 1.2–1.8 мм до 0,9–1,1 мм. Заметно снизилась доля крупных жертв (1,3–5 мм) – *Leptodora* и *Bythotrephes*.

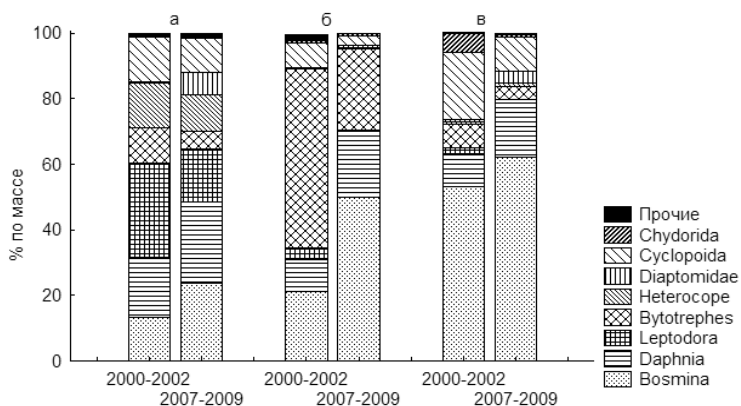


Рис. 6.7. Состав пищи тюльки в разные годы. а, б – половозрелые, возраст 1+, 2; в – неполовозрелые, возраст 0+. а - июнь-июль; б, в – сентябрь. (Из Кияшко и др., 2012).

Кроме того, уменьшились индексы наполнения желудков рыб (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Средние индексы наполнения желудков тюльки в разные годы (Из Кияшко и др., 2012)

Возрастные группы	Лето		Осень	
	2000-2002	2007-2009	2000-2002	2007-2009
Неполовозрелые, 0+	-	-	102,0	87,9
Половозрелые, 1+, 2+	105,6	54,0	58,7	47,1

Анализ степени сходства пищи (СП – коэффициенты) тюльки, молоди и взрослых особей рыб-аборигенов, которые постоянно встречаются в пелагических скоплениях, за период с 2000 по 2010 гг. обнаруживает общую закономерность. Наибольшее пищевое сходство отмечено у тюльки в возрасте 1+, 2+ с молодью окуневых, а у сеголетков – с молодью карповых. Молодь окуневых – судак и окунь отличаются по динамике СП-коэффициента. Если уровень пищевого сходств тюльки и молоди окуня постоянно максимальный, то у тюльки с молодью судака он колеблется от 3.5 до 45.6% в разных участках водоема. Уровень СП-коэффициента в этом случае зависит от доли особей судака, питающегося рыбой. Величина пищевого сходства с молодью видов-аборигенов практически не изменялась на протяжении исследованного периода и составляла 41–83% для половозрелых особей тюльки и 52–81% для сеголетков. В период натурализации состав пищи тюльки (возраст 1+, 2+) и молоди окуневых совпадали за счет потребления теми и другими крупных планктеров – *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Heterocope* и отчасти *Daphnia*, а сеголетков тюльки и молоди карповых – *Bosmina*, *Cyclopoida*, иногда *Bythotrephes* и *Daphnia*. В настоящее время в связи с увеличением в пище тюльки и молоди окуневых *Bosmina* и *Cyclopoida* и уменьшением доли *Bythotrephes* и *Leptodora*, совпадение спектров питания консументов происходит за счет *Bosmina* и *Cyclopoida*.

В подавляющем большинстве случаев при вселении чужеродных видов происходит взрывное нарастание численности их популяций (Moyle, Light, 1996; Lehtonen, 2002). Как правило, этот начальный рост численности вселенца не столько зависит от количества вселившихся особей, сколько от степени насыщенности экосистемы и жесткости абиотических параметров. Данные факторы в большей степени влияют на время начала и скорость процесса (Heger, Trepl, 2003; Bariche et al., 2004; Inderjit et al., 2005; van der Velde et al., 2006; Lonhart, 2009). В дальнейшей динамике наряду с этими факторами значимое влияние приобретают и биологические особенности вида вселенца, и экологическое влияние видов аборигенов (Никольский, 1974а; Одум, 1975; Пианка, 1981; Colautti et al., 2006; Hufbauer, Torchin, 2008). Формирование в Рыбинском водохранилище самой северной краевой популяции черноморско-каспийской тюльки происходило, по сравнению с материнскими популяциями, в более жестких и сильно флуктуирующих условиях среды обитания, прежде всего, абиотических факторов (климатических и гидрохимических). Вплоть до 2002 г. включительно шло нарастание численности ее популяции. В этот период тюлька быстро приобрела статус доминирующего вида в пелагическом сообществе рыб водохранилища, однако при этом не достигла уровней численности корюшки, ранее доминировавшей в пелагиали водохранилища и занимавшей

сходную экологическую нишу – планктофага. Наблюдавшаяся в период вселения тюльки низкая численность аборигенных видов рыб в пелагиали, в том числе, как возможных пищевых конкурентов, так и хищников способствовали не только росту численности популяции тюльки, но и эффективности освоения вселенцем кормовых ресурсов. В этот период тюлька характеризуется высокими темпами линейного роста и массы тела. При этом линейные размеры самой многочисленной возрастной группы – сеголетков связаны с плотностью популяции. При увеличении их численности наблюдается снижение линейных размеров (2000-2002 гг.). С 2003 г. начинается вторая фаза развития популяции тюльки в Рыбинском водохранилище. Межгодовая динамика численности приобретает колебательный характер со значительными амплитудами. При этом наиболее сильные колебания численности присущи сеголеткам. Однако, и в эти годы численность тюльки не достигает уровня корюшки периода доминирования последней. Также начинают варьировать по годам линейные размеры и масса одновозрастных рыб, утрачивается их связь с плотностью популяции и в целом к 2007-2009 гг. снижается темп роста по сравнению с первым периодом. Проведенный анализ показал, что наибольшую значимость в регулировании численности популяции тюльки в этот период приобретают климатические факторы (прежде всего температура) и взаимоотношения с другими видами сообщества. Выявлены достоверные взаимосвязи численности сеголетков тюльки с температурами в летний период (положительная корреляция). Максимальные спады численности тюльки наблюдались в 2004 г. с самыми низкими за период 2000-2010 гг. средне-летними температурами и в 2010 г. с аномально жарким летом. Наиболее отчетливо эта тенденция проявляется на кривых численности сеголетков в осенний период, которая, по нашим данным, так же как у большинства короткоцикловых видов рыб (Никольский, 1974б), не зависит от количества производителей в период нереста. Во второй фазе развития популяции усиливаются конкурентные пищевые взаимоотношения тюльки с аборигенными видами сообщества. Это обусловлено высоким сходством пищи, изменениями в кормовой базе в 2007-2009 гг. и значительным увеличением численности в пелагических скоплениях молоди видов-аборигенов. в особенности молоди окуневых. В последнее десятилетие в Рыбинском водохранилище выявлена тенденция снижения биомасс, численности, и продукции зоопланктона, которая оказалась минимальной (1 г/м^3) за последнее десятилетие (Лазарева, 2010). Несомненно, что снижение темпа роста у тюльки в этот период вызвано усилением пищевой конкуренции. В пище тюльки не только уменьшились размеры потребляемых рачков, но и снизились индексы наполнения желудков. Исследования динамики численности тюльки в исходной части ареала, в частности, в

Каспийском море, свидетельствуют о том, что основными факторами, определяющими многолетние колебания численности тюльки, являются кормовые запасы и давление хищников, наряду с давлением промысла. Температурный фактор оказывает значительно меньшее воздействие. Это объясняется тем, что высокий уровень метаболизма, присущий тюлке и всем мелким сельдевым, определяет, прежде всего, сильную зависимость от обеспеченности пищей (Асейнова, 1989). Неоднократно было продемонстрировано, что многочисленные поколения у сельдевых формируются буквально на следующий год после хорошего нагула производителей (Никольский, 1974б). Подобная факториальная обусловленность пополнения с приоритетом кормовых запасов отмечалась и для тюльки из нижнеднепровских, нижекамских и Куйбышевского водохранилищ (Пушкин, Антонова, 1977; Козловский, 1984; Шевченко, 1991). В условиях северного Рыбинского водохранилища, кроме температурного фактора, приоритетным в тношении динамики численности тюльки является фактор выедания ее хищниками – судаком, окунем, налимом. Подтверждением этому служит то обстоятельство, что в настоящее время тюлька стала летом и зимой одним из основных кормовых объектов в питании хищных рыб (Степанов, Кияшко, 2008). Этот фактор приобрел большую значимость в последние годы, когда наблюдается увеличение численности всех хищных рыб. По-видимому, с этим связано увеличение общей смертности тюльки в последние годы до 90%, по сравнению с периодом натурализации. На изменения кормовых запасов (снижение биомасс и увеличение доли мелких зоопланктеров) популяция тюльки Рыбинского водохранилища ответила не снижением численности, а снижением темпа роста. Вероятно, сформировавшаяся к настоящему времени картина устойчивых осцилляций численности тюльки со значительными амплитудами является достигнутой видовой нормой существования тюльки, а периодичность и флуктуации величин колебаний отражают специфику обитания данного вида в абиотических и биологических условиях Рыбинского водохранилища. При общем доминировании тюльки в пелагическом сообществе ее численность пока так и не достигла уровня обилия корюшки. Вероятно, предел экологической емкости Рыбинского водохранилища для южного вселенца тюльки имеет более низкий уровень, чем для северного вселенца – корюшки. В частности, косвенным подтверждением достижения пределов температурного оптимума и соответственно высокой значимости температурного фактора для состояния популяции в условиях Рыбинского водохранилища может рассматриваться тот факт, что тюлька до сих пор не натурализовалась в северном, по сравнению с Рыбинским, Шекснинском водохранилище (Slynko et al., 2010). Также установлено, что в Рыбинском водохранилище тюлька характеризуется возросшей напря-

женностью физиологических систем, обеспечивающих водно-солевой баланс с большей их уязвимостью к неблагоприятным воздействиям и повышенной кислород-несущей емкостью эритроцитов (Martem'yanov, Borisovskaya, 2010). Таким образом, становление и развитие популяция тюльки в Рыбинском водохранилище хорошо согласуется с основными представлениями об этапах и последовательности развития популяции видов-вселенцев на новых территориях, но вместе с тем имеет ряд специфических особенностей. По динамике численности и темпу роста выделяются два временных периода. С 2000 по 2003 гг. отмечен постоянный рост численности и повышение темпа роста. С 2003 г. и по настоящее время происходят колебания численности с увеличивающимися амплитудами и снижение темпа роста. Специфика обнаруживается в приоритетности факторов регулирования численности. В отличие от исходной части ареала в качестве основных факторов регулирующих динамику численности можно выделить климатические температурные условия и выедание ее популяции хищными рыбами. Основными факторами, регулируемыми ростовые процессы, по-видимому, являются межвидовая трофическая конкуренция и снижение кормовых запасов. Можно предположить, что выявленные биологические особенности популяции тюльки и динамики ее численности в Рыбинском водохранилище есть прямое следствие краевого характера популяции и обитания ее в самых северных для данного вида условиях.

6.2.2. Головешка-ротан

Представленные данные отнюдь не дискредитируют положения о роли «биотического сопротивления». В качестве эффектного примера могут служить данные о роли давления хищников в регулировании распространения головешки-ротана в экосистемах водохранилищ, в частности, Чебоксарского водохранилища (Касьянов и др., 2011). Несмотря на длительный период существования головешки-ротана в бассейне Чебоксарского водохранилища (с 1970-х гг.), он так и не смог проникнуть и сформировать сколь-либо устойчивые популяции непосредственно в акватории водоема. Его распространение строго ограничено пойменными озерами мелководными сильно заросшими участками заливов.

Естественный ареал головешки-ротана охватывает водоемы бассейна р. Амур, Приморского края и некоторых прилежащих территорий (Атлас ..., 2003). Здесь этот вид обитает в озерах, заводях рек, мелких прудах и даже болотах (Берг, 1949; Никольский, 1956). В настоящее время, благодаря случайной интро-

дукции, он широко расселился по водоемам России и сопредельных стран (Атлас ..., 2003; Miller, Vasil'eva, 2003; Reshetnikov, 2005). Документированы 3 пути (волны) заселения головешки-ротаном водоемов Европейской части России:

1-й – головешка-ротан, доставленный из бассейна Амура (р. Зея), был разведен в аквариуме, и в 1914 г. выпущен в пруды, расположенные северо-западнее Санкт-Петербурга;

2-й – вторая интродукция головешки-ротана осуществлялась из района оз. Болонь (бассейн Амура) в Европейскую часть страны сотрудниками МГУ, участниками Амурской ихтиологической экспедиции, в конце 1940-х годов. Как и в первом случае, рыбы разводились в аквариумах, а в 1950 г. в количестве 4-6 экземпляров попали в ныне не существующий Таракановский пруд под Звенигородом Московской области (Спановская и др., 1964);

3-й – в литературе упоминается и третий путь проникновения головешки-ротана из бассейна р. Амура в водоемы Европейской части России: в 1970 г. его вместе с амурским сазаном завезли в Илевский рыбхоз Горьковской области (Кудерский, 1980).

Предполагалось, что в бассейн Чебоксарского водохранилища головешка-ротан проник в результате случайного завоза (1970 г.) из Хабаровского рыбхоза в Илевский рыбхоз вместе с производителями амурского сазана (Залозных, 1984; Клевакин и др., 2003), а также в результате расселения «московской популяции». Для головешки-ротана характерен порционный нерест. Самец охраняет кладку икры и молодь (Атлас ..., 2003). В водоемах естественного и приобретенного ареала головешка-ротан обычно населяет небольшие стоячие или слабопроточные, часто заболоченные водоемы, чем обусловлено высокой толерантностью взрослых особей этого вида к дефициту кислорода в воде, хотя икра и молодь чувствительны к данному фактору (Кирпичников, 1945; Крыжановский и др., 1951). По причине физиологической устойчивости и поведенческой особенности по охране гнезда с икрой и личинками самцами выживаемость головешки-ротана высокая, и его конкурентоспособность в сравнении с другими видами существенно выше. Соответственно, в новом ареале головешка-ротан хорошо прижился в озерах, карьерах, прудах, пойменных водоемах. В бассейне Волге он обнаруживался с 1995 г. на участке от верховий до Ивановского водохранилища (Атлас ..., 2003). С 1980-х гг. установлено его постоянное присутствие в бассейне Средней Волги, на участке Чебоксарского водохранилища: устья рр. Великая, Шача, Сунд и Ока, а в собственно Чебоксарском водохранилище – в заливах пристани Шешкари, у г. Козмодемьянска и Татинского острова (Клевакин и др., 2003). Встречается головешка-ротан и в Куйбы-

шевском (Свияжский залив), Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Евланов и др., 1998; Атлас ..., 2003; Ермолин, 2005; Шашуловский, Ермолин, 2005). Во всех перечисленных водохранилищах головешка-ротан образовал самовоспроизводящиеся популяции. Благодаря высокой экологической и физиологической пластичности, полагалось, что головешка-ротан в водохранилищах способен достигать высокой численности и тем самым наносить вред ценным промысловым рыбам, поедая их икру и молодь (Бандура, 1979; Еловенко, 1979; Дмитриев, 1971; Кудерский, 1980, 1982). Кроме того, существует мнение, что головешка-ротан, обладая широким пищевым спектром, при заселении новых водоемов может вступать конкурентные кормовые отношения с местными промысловыми видами рыб (Залозных, 1982, 1984).

По нашим данным, с 1998 по 2002 гг., на различных участках Чебоксарского водохранилища, включая крупные притоки, головешка-ротан в уловах был редок и не превышал 1% от общей численности рыб (табл. 6.2). В последующие годы (2003-2006) в озерной и приплотинной части встречаемость его в уловах рыб иногда повышалась до 3,08-5,14%. Основная масса головешки-ротана обитала в заливах у пристани Шешкарской и г. Козмодемьянска, где на отдельных биотопах его численность достигала 1500 экз./га, а

Таблица 6.2. Доля (в %) головешки-ротана в уловах рыб на разных участках Чебоксарского водохранилища с 1998 по 2006 гг. (Из Касьянов и др., 2011)

Зона годы	Речной			Озерно-речной		Озерный	Приплотинный
	Р. Волга	Р. Ока	Н.Новгород- Лысково	Лысково- Васильсурск	Р. Сура	Васильсурск- Юльялы	Юльялы- Новочебоксарск
1998	0	0	0	0	0	0	0,68
1999	0	0	0	-	0	0	0,82
2000	0	0	0,19	0	0	0	0
2001	0	0,13	0	0	0	0	0
2002	-	0	0	-	0	0	0
2003	0	0,04	0	0	-	0	5,14
2004	-	0	-	-	-	0,45	0
2005	0	0	0	0	-	0	0
2006	0	0	0	0	0	3,08	3,3

Примечание: 0 - отсутствие головешки-ротана в уловах; - - нет данных

доля в уловах составляла 12,2%. Возможными причинами увеличения численности головешки-ротана в этих районах в 2003-2006 гг. могло быть прекращение с начала 2000 г. работы на брандвахте Шешкарской пристани инкубационно-личиночного цеха, выращивающего личинок щуки и леща для зарыбления ими водохранилища. Не исключено, что в 1998-1999 гг. часть личинок щуки оставалась в заливе, и численность популяции головешки-ротана здесь могла

сдерживаться выеданием его молодью щуки, т.к. известно, что в водоемах естественного ареала головешки-ротана потребляет амурская щука (Никольский, 1956). При обустройстве в начале 2000-х годов порта в г. Козьмодемьянск, его внутренний водоем порта, изобилующий головешкой-ротаном, был связан трубами с водохранилищем. Это способствовало распространению вселенца в заливе. В пользу этого свидетельствует многочисленность популяции головешки в правобережном заливе ниже порта. В целом, по водохранилищу ротан является редким видом, но в отдельные годы он дает вспышки высокой численности в Шешкарском заливе и заливе г. Козьмодемьянск. Более тщательные исследования, проведенные в Шешкарском заливе, позволили установить, что головешка-ротан, как правило, был массово представлен только в районе устья реки, впадающей в залив (участок № 1) (рис. 6.8). В 2006 г. среди 12 видов рыб он по численности занимал 3-е место после уклейки и карася (табл. 6.3). Пищевая конкуренция в питании головешки-ротана могла возникнуть только с серебряным карасем за счет потребления ими хирономид (Залозных, 1982). В более глубоком участке (участок 3), который расположен ближе к выходу залива в водохранилище, головешка-ротан за все годы не был обнаружен. Грунт здесь представлен песком и камнями, редко и местами отмечаются заросли рдеста.



Рис. 6.8. Участки контрольных обловов в Шешкарском заливе Чебоксарского водохранилища. 1 - Устье реки, начало залива. Плотно заросший, мелководный с илесто-глинистым грунтом; 2 - Средняя часть залива. Незначительное зарастание вдоль береговой линии, углубленный, илесто-глинисто-песчаный; 3 - Окончание залива, граница с водохранилищем. Слабо заросший вдоль береговой линии, глубокий, глинисто-песчаный

Данные по относительной численности и распределению головешки-ротана в сравнении с другими видами рыбами, в Шешкарском заливе (табл. 6.3) позволяют предположить, что во все годы наблюдений головешка-ротан обитал только в мелководных и заросших биотопах (участок 1). Численность его здесь преимущественно невысокая и, по-видимому, сдерживается окунем, поскольку

Таблица 6.3. Распределение и встречаемость (в %) головешки и других видов рыб на 2-х участках Шешкарского залива Чебоксарского водохранилища (Из Касьянов и др., 2011)

Год лова	1998		1999		2000		2001		2003		2006	
Участки залива	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3
Вид рыбы	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Ротан	8,3		1,0				0,1				7,1	
Лещ	12,5	1,5	2,0	18,7		47,7					4,3	
Судак	1,0	0,3	1,0	1,4								
Щука	1,0	1,2	2,0						0,8			
Жерех	1,0	1,6		1,4		0,8	0,1	2,2	1,2	1,9		3,1
Плотва	12,5	13	60	38		24,1	97	44,9	30,9	11,1	1,4	
Красноперка	4,1	0,4	1,0	0,7			1,0	1,1	0,8			
Окунь	2,1	81,3	20	3,6	11,4		0,3	38,2	12,8			
Карась серебряный		0,4	1,0		2,9		0,5				14,9	
Линь	1,0											
Язь	34	0,3	1,0	3,6	14,3	10,7		3,4	0,8	1,9		
Уклейка	11,5		8,6	16,7	5,7	3,4	0,9	6,7	32,1	66,7	60,4	25
Ерш	2,1			1,4								9,4
Обыкновенный елец	2,1			1,4		11,7			0,8			
Пескарь обыкновенный						0,4				1,9	1,4	
Бычок-кругляк	1,0			1,4	54,3				10,3			
Бычок-головач				10,9	11,4	0,19		3,4	4,1	3,7	3,4	38
Трубноносый бычок									0,4	9,2	0,9	6,3
Бычок-песочник									1,6	1,9	0,5	18,8
Усатый голец	5,2											
Обыкновенная щиповка			3,0	10,9		1,1			3,3	1,9	3,9	
Колюшка-девятииглая											1,6	
Горчак											0,2	
N видов	15	9	11	14	6	9	7	7	13	9	12	6
Σ экз.	96	1026	105	138	35	532	1562	89	243	54	563	32
	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Примечание: участки: 1 - устье речки, начало залива, 3 - вход в Шешкарский залив с водохранилища.

он активно питается головешкой-ротаном в водоемах приобретенного ареала (Еловенко, 1985). Об этом свидетельствуют и наши данные – на участке 1 в 1998 и 2006 гг., когда ротана было относительно много, окуня здесь было мало или он отсутствовал в уловах (рис. 6.9). Представленные данные согласуются с мнением Залозных (1982), который утверждал, что непременным условием процветания популяции ротана является отсутствие давления со стороны хищных видов рыб. В отношении мирных видов рыб за все годы наблюдений достоверного влияния ротана на видовой состав (число видов) и численность отдельного вида не установлена. Незначительная обратная связь прослеживается только с язем и молодью леща. Этот вывод также согласуется с заключением Еловенко (1985), который обосновывал точку зрения, что в водохранилищах, больших реках и крупных озерах ротан малочислен и существенной роли в экосистемах не играет. Поэтому головешка способен давать вспышки численности только в водоемах с малокомпонентными простыми структурами рыбного населения (пруды, карьеры) (Залозных, 1982). Таким образом, обитание ротана в Шешкарском заливе Чебоксарского водохранилища ограничено исключительно мелководными участками, заросшими прибрежно-водной растительностью. В данном водохранилище ротан занял экологическую нишу, сходную с нишей обитания в озерах, карьерах и прудах приобретенного ареала. Плотность его популяции невысока, а низкая численность его, по-видимому, обусловлена прессом хищника (окуня). Воздействие головешки-ротана на численность отдельных видов и на видовой состав рыб не обнаружено.

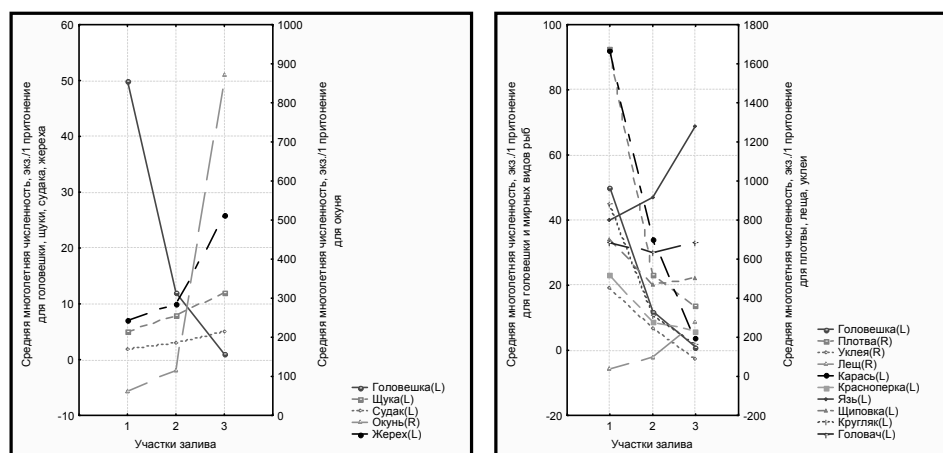


Рис. 6.9. Распределение численностей головешки-ротана по участкам залива в сравнении с хищными (а) и мирными (б) видами рыб в Шешкарском заливе Чебоксарского водохранилища.

Можно предположить, что, встраиваясь в экосистему литорали водохранилища после его вселения, ротан не заменил никого из аборигенных видов рыб. Темп линейного роста оказался у него более низким в сравнении с московскими, нижегородскими и материнской (р. Амур) популяциями (Касьянов и др., 2011). На основании анализа счетных морфологических признаков установлено (рис. 6.10), что популяция головешки-ротана из Чебоксарского водохранилища по трем признакам (V_a , V_i и V_i+c) значительно отличается от других европейских популяций, чем по D_h , A , V_c и V_t , хотя, тем не менее, внутривидовое разнообразие оказалось между ними сходным.

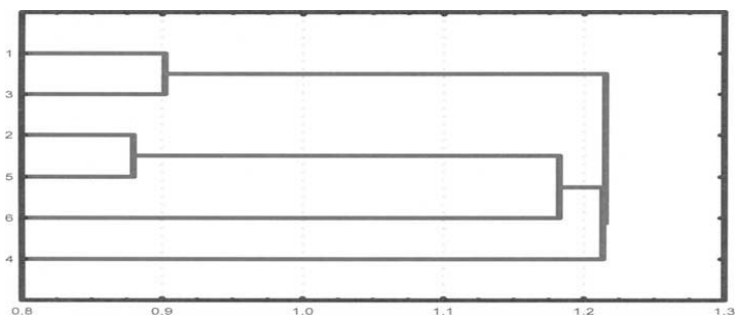


Рис. 6.10. Дендрограмма различия 6-ти выборок ротана по 8-ми морфологическим признакам (D_2 , A ; V_a ; V_i ; V_c ; V_t ; V_i+c) из водоемов Нижегородской и Московской областей. Обозначение популяций: 1 - Чебоксарское водохранилище; 2 - Нижегородская обл., около Илевского рыбхоза (пруд); 3 - Нижний Новгород (озеро); 4 - Москва (Рузский район), пруд; 5 - Москва, Лианозово (пруд); 6 - около г. Хабаровска, Б. р. Амура, старица (материнская популяция). (Из Касьянов и др., 2011).

Это послужило основанием для предположения, о происхождении популяции головешки Чебоксарского водохранилища вследствие расселения «московской популяции» в «нижегородского» направлении.

6.2.3. Трубноносый бычок

Впервые выше устья Волги трубноносый бычок обнаружен в 1982 г. в районе п. Кашпир в Саратовском водохранилище (Евланов и др., 1998). В 2001 г. он был впервые описан для Чебоксарского водохранилища (Клевакин и др., 2003). В 2002 г. зафиксированы находки данного вида в Куйбышевском водохранилище (совместная экспедиция ИБВВ РАН и ИЭВБ РАН). И в сентябре то-

го же 2002 г. в ходе экспедиции ИБВВ РАН по Рыбинскому водохранилищу в районе о-ва Юршинского, расположенного в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и непосредственно примыкающего к судовому шлюзу Рыбинской плотины была впервые обнаружена популяция трубконосого бычка. В Рыбинском водохранилище по окраске и форме тела он полностью соответствовал типовому описанию вида (рис. 6.11). Средняя длина тела (l) у взрослых особей составляла 45-50 мм. Число колючих лучей в первом спинном плавнике ($D1=6.0\pm 0.1$, $\text{lim} = 5-7$); число ветвистых лучей во втором спинном плавнике ($D2=15.3\pm 0.1$; $\text{lim} - 14-17$); число ветвистых лучей в анальном ($A=13.0\pm 0.1$; $\text{lim} - 12-14$), брюшном ($V=12$) и в грудном ($P=15.0\pm 0.08$; $\text{lim} - 14-16$) плавниках, общее число позвонков ($Vt=32.03\pm 0.09$; $\text{lim} - 31-34$), число позвонков в туловищном ($Va = 12.2\pm 0.1$; $\text{lim} = 11 - 14$) и в хвостовом ($Vc=19.8\pm 0.1$; $\text{lim} = 18-21$) отделах. В число хвостовых позвонков входили 3 преуральных позвонка (табл. 6.4). В основном, местообитание трубконосого бычка в районе о. Юршинского в Рыбинском водохранилище было приурочено к прибрежной полосе острова вдоль волжского русла на всем протяжении восточной части острова. Литораль в этом месте характеризуется плотными песчанно-галечными грунтами с небольшими валунами и редкими куртинами рдеста и тростника. В результате контрольных обловов по площадям и глубинам было установлено, что основная часть популяции сосредоточена в литорали с глубинами до 2 м. Популяция представлена тремя размерно-возрастными группами: 0+ (10-22 мм), 1+ (37-60 мм), (2+) (70-112 мм), при этом основу популяции составляли особи первых двух возрастных групп – 0+ - 47%, 1+ - 52%. Численность популяции трубконосого бычка в этой зоне достигала 25 экз./м² и составляла порядка 40% общей численности всех видов рыб представленных в данной зоне обитания (рис. 6.12).



Рис. 6.11. Трубконосый бычок из популяции о. Юршинского Рыбинского водохранилища, 09.09.2002 г.

Таблица 6.4. Морфологические признаки ($M \pm t, \text{lit}, n$) трубконосого бычка из разных водоемов

Признак	Рыбинское в/х, N=40 экз.	Чебоксарское в/х (Клевакин, 2002), N=26 экз.	Северный Каспий, (Казанчев, 1981)	р.Днепр, (Смирнов, 1986)
D1	6.03±0.075 5-7	6	-	6.03
D2	15.34±0.124 14-17	14-16	16.1	15.81
A	13.03±0.089 12-14	12-14	15.73	13.61
V	12	-	-	12
P	15.0±0.083 14-16	-	-	15
Va	12.18±0.087 11-14	-	-	-
Vc	19.85±0.098 18-21	-	-	-
Vt	32.03±0.087 31-34	-	-	32.04±0.020 30-33

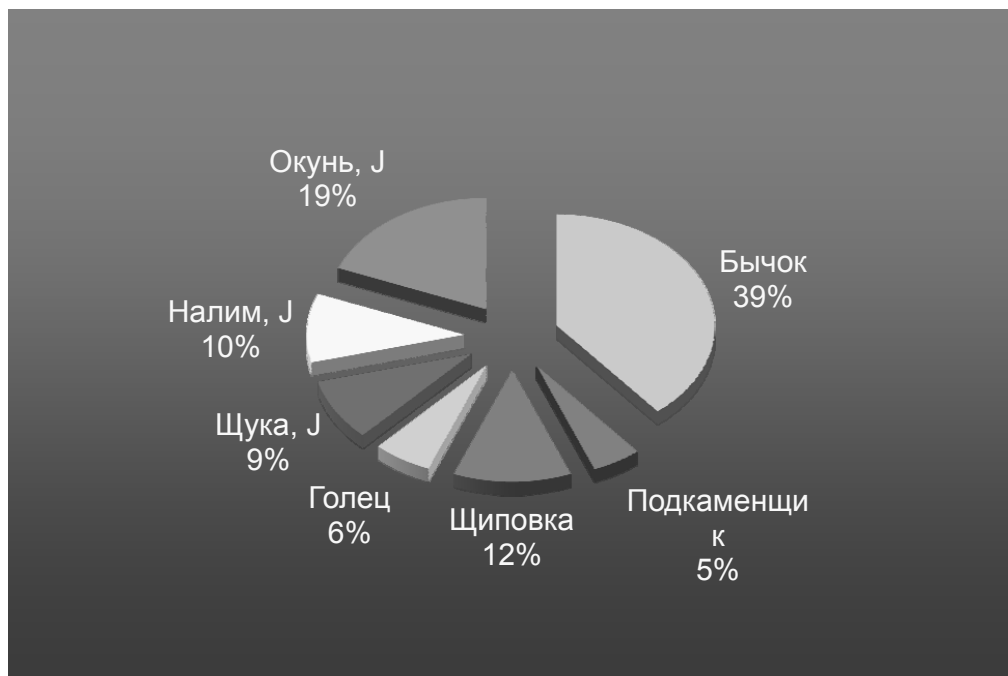


Рис. 6.12. Видовая структура рыбного сообщества каменисто-песчаных мелководий Рыбинского водохранилища (на примере о. Юришинского). Условные обозначения: J – ювенильные особи

Трубноносый бычок, встраиваясь в экосистему литорали Рыбинского водохранилища, не потеснил никого из аборигенных видов, а скорее дополнил сообщество, о чем свидетельствуют сравнительные данные о составе и количественной представленности видов, составлявших сообщество мелководий Рыбинского водохранилища до и после появления бычка (рис. 6.13).

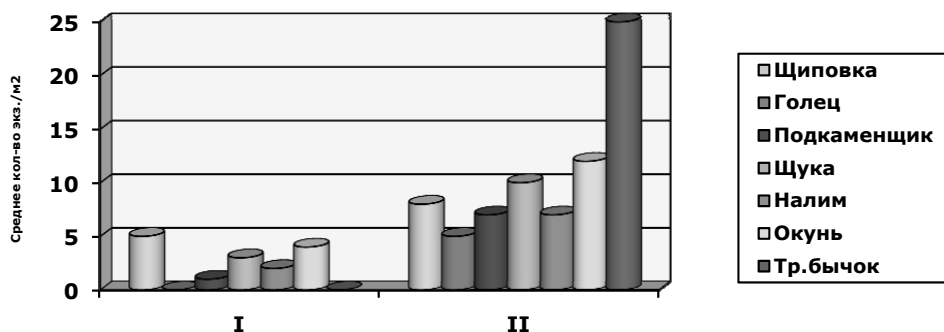


Рис. 6.13. Изменения в рыбном сообществе мелководий Рыбинского водохранилища до появления (I) и после вселения (II) трубконосого бычка (на примере литорали о. Юршинского)

С момента обнаружения трубконосого бычка в Рыбинском водохранилище за популяцией велось постоянное наблюдение. В результате установлено, что численность популяции у о. Юршинского колебалась в разные годы от 8 до 20 экз./м². Уже в июне и июле 2003 г. отдельные экземпляры трубконосого бычка найдены выше по течению Волги в пределах Рыбинского водохранилища – у островов Трясье и на противоположном берегу у д. Коприно, а в сентябре были выловлены 9 экз. бычка в Красном ручье, небольшая протока в устье р. Сутка. В 2004 г продолжали регистрировать поимки единичные экземпляров на всем участке вдоль волжского русла от Рыбинского шлюза и до д. Коприно. К 2005 г. уже многочисленные популяции обнаружены в устье р. Сутка, в Красном ручье, у о. Спицынского и у Копринского берега. В устье р. Сутка и у о. Спицынского трубконосый бычок традиционным биотопы, поскольку здесь гораздо слабее представлены твердые каменисто-песчаные литорали, а в большей степени местообитание характеризуется обильными илами и обширными зарослями погруженной и полупогруженной водной растительности. Также было отмечено, что в устье р. Сутка трубконосый бычок обитал до глубин 3 м. Как и в других водоемах, в Рыбинском водохранилище трубконосый бычок – бентофаг. В пищевом спектре у него преобладает байкальская амфипода (*Gmelinoides fasciatus*) – 50 – 80%, остальную часть корма составляют личинки ручейника (до 15%),

хириноиды (до 10%) и олигохеты (до 5%), изредка в пищевом комке присутствовали личинки стрекоз и грунт.

Можно предполагать, что за период с 2002 по 2004 гг. прошла полная натурализация трубконосого бычка в Рыбинском водохранилище, о чем в первую очередь свидетельствуют разновозрастная структура популяции и динамичное освоение мелководий. Можно предположить, что на протяжении 2002-2003 г. происходил процесс акклимации новым условиям, после которого последовало формирование новых популяций и расширение ареала вселенца в водохранилище. Следует заметить, что его продвижение пока что ограничивается вдоль волжского русла вверх по течению. В других плесах Рыбинского водохранилища (Центральном, Моложском и Шекснинском) по состоянию на начало 2010-х гг. он не обнаружен.

В отличие от других понто-каспийских видов бычков, продвигающихся вверх по Волге (бычок кругляк, бычок головач, бычок песочник) трубконосый бычок стал расселяться, по меньшей мере, лет на 15-20 позже, однако темпы, как его расселения, так и натурализации значительно превосходят таковые у других видов. В отличие от трубконосого бычка ни один из упомянутых видов до сих пор не достиг Рыбинского водохранилища. По данным 2013 г. северная граница их ареалов по Волге по-прежнему ограничена Чебоксарским водохранилищем. Изредка он заходит в нижнюю часть Горьковского водохранилища, хотя этого географического предела они достигли еще в 1990-х гг. Данные по Рыбинскому водохранилищу свидетельствуют, что трубконосый бычок не только успешно вселился в Рыбинское водохранилище, но и демонстрирует тенденцию к расширению ареала в бассейне Верхней Волги. Потенциально трубконосый бычок способен стать доминирующим компонентом биоценоза открытых каменисто-песчаных литоралей верхневолжских водохранилищ и основным пищевым компонентом молоди хищных видов рыб в прибрежьях.

6.3. Эффективность вселений и натурализаций

Весь процесс вселения новых видов 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 – на-

личие молодежи, 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. 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). Анализ механизмов эффективности вселений и натурализаций хорошо иллюстрируется в ходе сравнения экспансий снетка (пресноводной озерной формой корюшки) и черноморско-каспийской тюльки в волжских водохранилищах (Slynko, Kiyashko, 2012).

6.3.1. Освоение каскада волжских водохранилищ

Прежде всего, последовательность создания водохранилищ во многом определила направление и очередность расселений снетка и тюльки по каскаду. Каскад водохранилищ на р. Волге создавался в течение 50 лет с 1937 по 1987 г. Первые водохранилища Ивановское, 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 ..., 1978). Последним было построено Чебоксарское водохранилище на участке Средней Волги в 1984-1987 гг.

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 проник в ранее созданные верхневолжские водохранилища – Угличское, Ивановское и одновременно развивалось его пассивно-активное продвижение вниз по Волге. Уже в 1953 г. снеток обнаружен ниже плотины Рыбинской ГРЭС на участке Волги на месте будущего Горьковского

водохранилища, а к началу 1970-х гг. он уже встречался во всех водохранилищах каскада (Яковлева, 1975; Кожевников, 1978). Общее время продвижения снетка по водохранилищам составило чуть меньше 30 лет, а средняя скорость расселения - $V=115$ км/год (рис. 6.14). 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 его численность 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 по так называемому «корошковому типу» (Иванова, 1982).

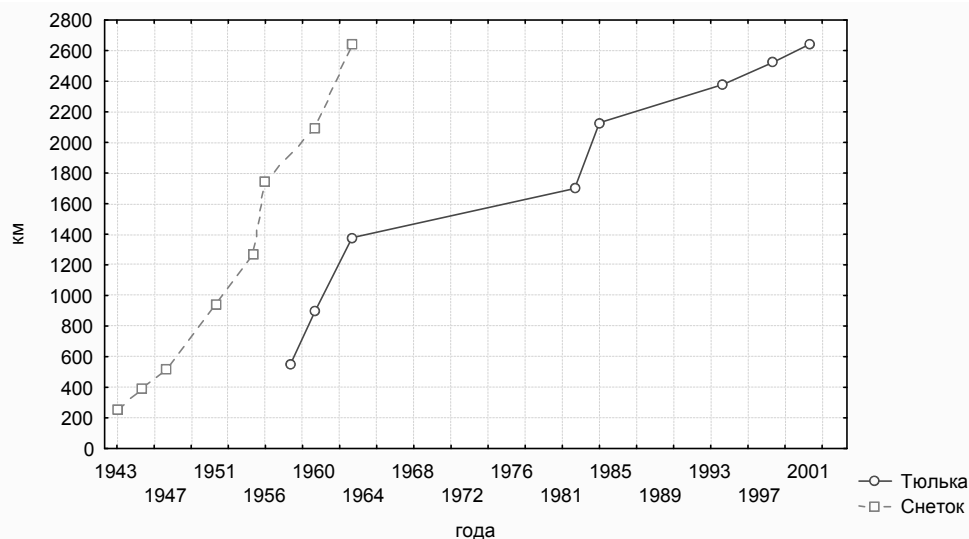


Рис. 6.14. Темпы расселения снетка и тюльки по каскаду волжских водохранилищ

Во второй половине 1980-х гг. относительно малочисленные популяции снетка в водохранилищах средней и нижней Волги практически полностью исчезли, и только в Рыбинском его численность оставалась высокой. С середины 90-х гг. прошлого столетия численность снетка в Рыбинском водохранилище постепенно сокращалась и уже к концу 1990-х годов и в настоящее время статус снетка в водохранилище может быть определен, как «редкий вид».

Экспансия тюльки началась позже снетка, в конце 1960-х гг., после образования водохранилищ Нижней Волги (Шаронов, 1969, 1971). Основным источником тюльки в волжских водохранилищах стали реликтовые пресновод-

ные популяции тюльки пойменных озер в районе г. Саратов (Slynko et al., 2010). К 1974 г. она освоила Саратовское, Волгоградское и Куйбышевское водохранилища, однако дальнейшее продвижение ее на север приостановилось. С начала 1980-х 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.6.14). 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. 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).

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

С момента обнаружения в 1943 г. и по 1949 г. вселившийся снеток прошел I и II фазы инвазионного процесса. К 1949 г. он распространился по всей акватории водохранилища (Васильев, 1951) и начался постепенный непрерывный рост численности (фаза III), который продолжался до 1963 г. (рис. 6.15а). В начале III фазы (до 1959 г.) численность снетка в пелагиали была невысокой (средний улов не превышал 100 экз./15 мин. траления) 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 $r = 0.53 \text{ год}^{-1}$, а средний многолетний улов за этот период – 180 экз./15 мин. траления. Популяция снетка вступает с 1963 г. в IV фазу флюктуации 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 год^{-1} , а средняя многолетняя величина улова составляла 1300 экз./15 мин. траления. Далее, в период с 1970 по 1998 гг. (субфаза IVб) амплитуда колебания численности снетка возрастает, корюшка становится супердоминантом сообщества, его среднемноголетние уловы возрастают более чем в 2 раза и достигают 2800 экз./15 мин. траления. При этом снижается средняя удельная скорость роста численности до $r = 0.20 \text{ год}^{-1}$. В целом за весь период существования популяции снетка в Рыбинском водохранилище средняя удельная скорость роста его численности была 0.30 год^{-1} , а максимальная удельная скорость не превышала 1.0 год^{-1} . Как уже отмечалось выше, в конце 1990-х годов и вплоть до нынешнего времени корюшка практически исчезла из водоема и в уловах встречается единично.

Тюльке, также как и снетку, на прохождение первых двух фаз натурализации потребовалось 6 лет – с 1994 г. 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. 6.15б). Удельная скорость роста численности при прохождении фазы III была значительно выше, чем у снетка – $r = 0.81 \text{ год}^{-1}$. В то же время средняя многолетняя величина улова (290 экз./15 мин. траления) сопоставима с уловами корюшки. С 2002 г. популяция тюльки переходит в IV фазу - флюктуаций численности, которая продолжалась и к моменту последних наблюдений в 2010 г. (рис. 6.15б). Эта фаза характеризуется снижением средней удельной скорости роста численности до 0.5 год^{-1} и увеличением среднего многолетнего улова до 850 экз./15 мин. траления. В целом, за весь период существования популяции тюльки в Рыбинском водохранилище, как средняя удельная скорость роста численности (0.62 год^{-1}), так ее максимальное значение (1.5 год^{-1}) были существенно выше, чем у снетка.

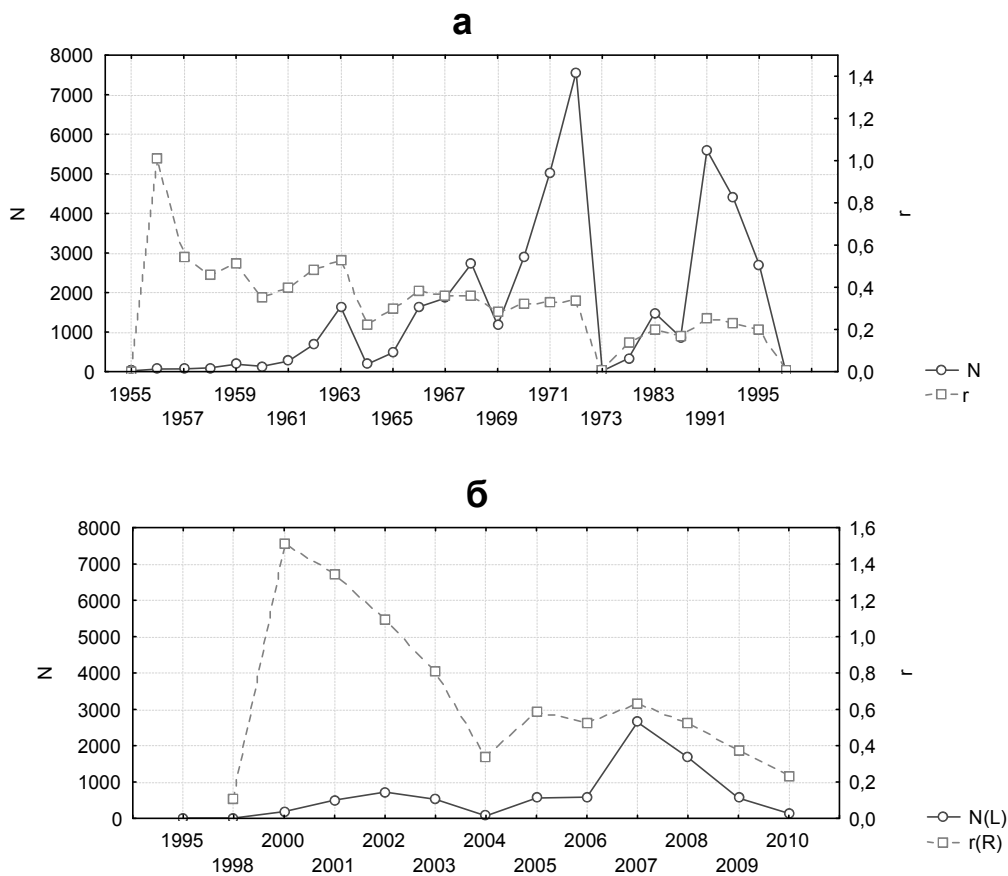


Рис. 6.15. Многолетняя динамика уловов и удельные скорости роста численности снетка (а) и тюльки (б) в Рыбинском водохранилище.

6.3.3. Анализ видового разнообразия пелагических уловов в периоды доминирования снетка и тюльки

В пелагиали Рыбинском водохранилище в период доминирования снетка виды аборигены были малочисленными, а значения индекса разнообразия всецело отражали доминирующее положение снетка (табл. 6.5; рис. 6.16а). При этом даже когда отмечались катастрофические уменьшения 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 домини-

рования сетка средний индекс видового разнообразия сообщества рыб пелагиали составлял $H=0.91$ бит. Однако выделяются 2 года - 1991 и 1995 г., когда на фоне высоких численностей сетка отмечались увеличения численности аборигенных видов рыб, преимущественно за счет молоди окуневых – судака и окуня.

Таблица 6.5. Разнообразие и численности видов в пелагических уловах в периоды доминирования сетка и тюльки

Вид	M	lim	H	R _{M-H}
Период доминирования сетка (по данным 1953-1998 гг.)				
Снеток	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
Уклейка	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
Период доминирования тюльки (по данным 2000-2010 гг.)				
Тюлька	743.1	70-2647	0.77±0.16 (0.09 – 1.73)	-0,81
Окунь	58.4	0-187		0,33
Судак	25	0-105		0,72
Синец	3.6	0-13		0,66
Плотва	8.8	1-24		0,46
Лещ	10.1	0-51		0,34
Уклейка	5.1	0-19		-0,14
Чехонь	11.5	0-56		0,73
Ряпушка	5.5	0-19		0,12
Ерш	0.5	0-2		0,59
Густера	1	0-4		0,00
Снеток	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_{M-H} – коэффициенты корреляции между количеством рыб в улове и индексом разнообразия по Спирмену, жирным курсивом выделены достоверные значения при $p<0.05$.

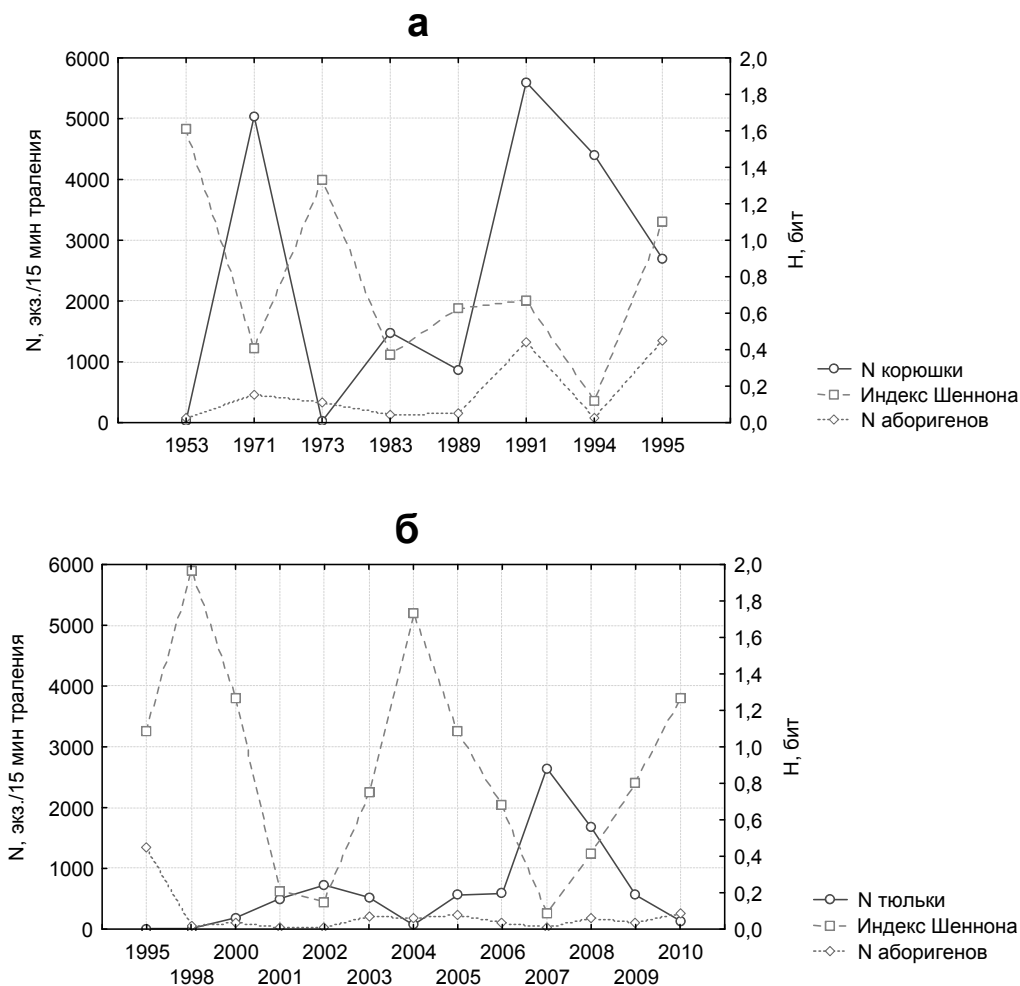


Рис. 6.16. Динамика колебаний численностей вселенцев, аборигенных видов и индексов разнообразия в периоды доминирования снетка (корюшки) (а) и тюльки (б) в Рыбинском водохранилище

В эти годы отмечено рассогласование ранее четких противофазных колебаний численности снетка и индексов разнообразия, в результате связь между этими величинами при уровне значимости $p < 0.05$ была не достоверна (показатель корреляции по Спирмену $R_S = -0.52$). В конце 1990-х годов, 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. 6.166; табл. 6.5). Межгодовые вариации индекса разнообразия полностью определялись колебаниями численности тюльки, при уровне значимости $p < 0.05$ отмечалась достоверная связь между этими параметрами (коэффициент корреляции по Спирмену $R_s = -0.81$), что свидетельствовало об абсолютном ее доминировании в сообществе.

6.3.4. Оценка эффективности вселений

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, белозерская корюшка, 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; Никольский, 1974а). Однако расселение снетка по большинству водохранилищ волжского каскада (за исключением Угличского и Ивановского) 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 в первой половине 1980-х гг. (Груза и др., 2000; Litvinov, Roshchupko, 2010; Hansen et al., 2010). В этот же период потепления практически полностью исчезают популяции снетка во всех водохранилищах каскада. В самом северном Рыбинском водохранилище численность его значительно сокращается. 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 многочисленнее 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 корюшка, так и тюлька последовательно прошли все фазы натурализации. Однако скорости и масштабы прохождения этих фаз имели ряд принципиальных отличий. Несмотря 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 величины 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 сетка 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.

У тюльки IV фаза по количественным характеристикам уловов, включая и амплитуду колебаний, аналогична субфазе IVa сетка. К моменту последних наблюдений 2010 г. ее продолжительность также как и у сетка, 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 выше, чем у сетка. Возможно, более низкие скорости роста численности сетка, по сравнению с тюлькой, вызваны нестабильными условиями размножения последнего. В маловодные годы количество нерестилищ сетка сокращается за счет пересыхания части рек, где расположены его нерестилища, что естественно сказывается на урожайности пополнения.

В период доминирования сетка 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 сетка 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, что по-видимому, ослабляет межвидовую напряженность в сообществе и способствует увеличению видового богатства. К 1998 году в пелагиали водоема значительно снизилась численность всех видов рыб, и отсутствовали ярко выраженные доминанты. При этом, возросло число видов рыб: в уловах пелагического трала встречалось 12 видов рыб - синец, плотва, чехонь, лещ, густера, уклея, ряпушка, корюшка, 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 отсут-

ствием 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 (Кияшко и др., 2012).

Известно, что ряд морфофизиологических и поведенческих особенностей тюльки, позволяют ей более активно, эффективно и масштабно осваивать все пространство пелагиали, совершать значительные и быстрые горизонтальные и вертикальные перемещения (Никольский, 1974б). К ним можно отнести связь плавательного пузыря с кишечником, повышенная кислородоемкость эритроцитов, высокая жирность тела и формирование плотных косяков с высокой степенью скоординированности передвижения. 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 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 наибольшая сопряженность питания наблюдаются с субдоминантами сообщества – молодью окуня, судака и некоторых карповых. У снетка в целом значения СП-коэффициенты с видами-аборигенами были ниже, чем у тюльки, и их значения со всеми членам 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., 2012). 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

корюшка (особенно зимой), потребляется основными хищниками – судаком, окунем, щукой и налимом. Косвенным подтверждением того, что тюлька находится в более напряженных отношениях с сообществом пелагиали, чем корюшка 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.

Оба сравниваемых вида – озерная форма корюшки - корюшка, 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 корюшка 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 корюшка, освоила все водохранилище и более высокими темпами наращивала численность. По этим параметрам тюлька, по сравнению со снетком, проявила себя, как более эффективный вселенец. Кроме 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, морфо - физиологические 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. Медленней, но успешней, чем корюшка, 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.

Глава VII

СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВСЕЛЕНЦЕВ

Выше уже отмечалось, что климатические изменения привели к увеличению потока мигрантов в водоемы бассейна Понто Каспия. В связи с этим возникла проблема анализа свойств их популяций в новых водоемах и изучения процесса их натурализации. Прежде всего, это касается видов с высокой способностью к экспансии, т.е. широко распространившихся и создавшие многочисленные самовоспроизводящиеся популяции. Для успешного освоения территорий виду вселенцу не только необходимо выжить в новых условиях, но и быть способным быстро нарастить численность популяции, т.е. его популяции обладать хорошими динамическими характеристиками. Для оценки скорости роста численности популяции в экологии принято анализировать не только прирост численности в единицу времени, но и такие параметры, как потенциальная и удельная скорость роста численности. Рассмотрим эти характеристики популяции ряда многочисленных вселенцев на примере водохранилищ Волжского и Днепровского каскадов.

7.1. Потенциальная скорость естественного роста численности популяций.

Известно, что при отсутствии ограничивающего влияния среды наблюдается экспоненциальный рост численности популяции животных (Одум, 1975). В этом случае удельная скорость роста численности популяции постоянна, максимальна и характеризует наследственно обусловленную способность вида к

росту в данной среде обитания (Пианка, 1981). Нередко такую ситуацию можно встретить при расширении ареала вида первые годы формирования популяции в новом месте. В связи с тем, что условия обитания рыб в водохранилищах Понтокаспийского стока существенно различаются, на примере тюльки проанализированы изменения потенциальной скорости естественного роста численности популяции тюльки в разных водоемах и бассейнах крупных рек.

7.1.1. Удельная скорость роста численности популяции тюльки

Для оценки максимальной удельной скорости роста рассматривали период непрерывного увеличения численности популяции и брали максимальное значение данного параметра.

В Куйбышевском водохранилище численность тюльки возрастала первые четыре года после ее появления в водоеме (рис. 7.1 а), и на четвертый год (1968 г.) наблюдали локальный максимум ее уловов (Цыплаков, 1972). Для данного периода удельная скорость роста численности популяции по данным уловов пелагического трала равна $r_{Nx} = 1.6 \text{ год}^{-1}$, а по уловам малькового невода – $r_N = 3.6 \text{ год}^{-1}$. Необходимо отметить, что информация по динамике обилия тюльки, основанная на уловах малькового невода первые годы ее жизни в водохранилище была более подробная, чем трала. Видно, что с третьего на четвертый год жизни скорость роста численности популяции (угол наклона линии) была больше, чем со второго на третий и на четвертый год (рис. 7.1 а). Поэтому, потенциальная скорость роста численности популяции тюльки Куйбышевского водохранилища равна $r_{N \max} = 3.6 \text{ год}^{-1}$.

В Рыбинском водохранилище непрерывный рост уловов тюльки наблюдался с четвертого по восьмой годы ее обитания в водоеме (рис. 7.1 б). При этом, с четвертого на пятый год удельная скорость роста численности популяции была выше как рассчитанная по усредненным (Герасимов, 2005; Кияшко, Слынько, 2001; Кияшко и др., 2006), так и не усредненным данным (Герасимов, 2005). Поскольку эти авторы работали в разное время на одном и том же судне и с одним и тем же тралом, то вполне логично предположить, что усредненные данные более объективно отражают динамику численности популяции, поскольку они получены на основе большего по объему материала. Максимальная удельная скорость роста численности популяции тюльки равна $r_{N \max} = 2.1 \text{ год}^{-1}$ на пятый год ее формирования.

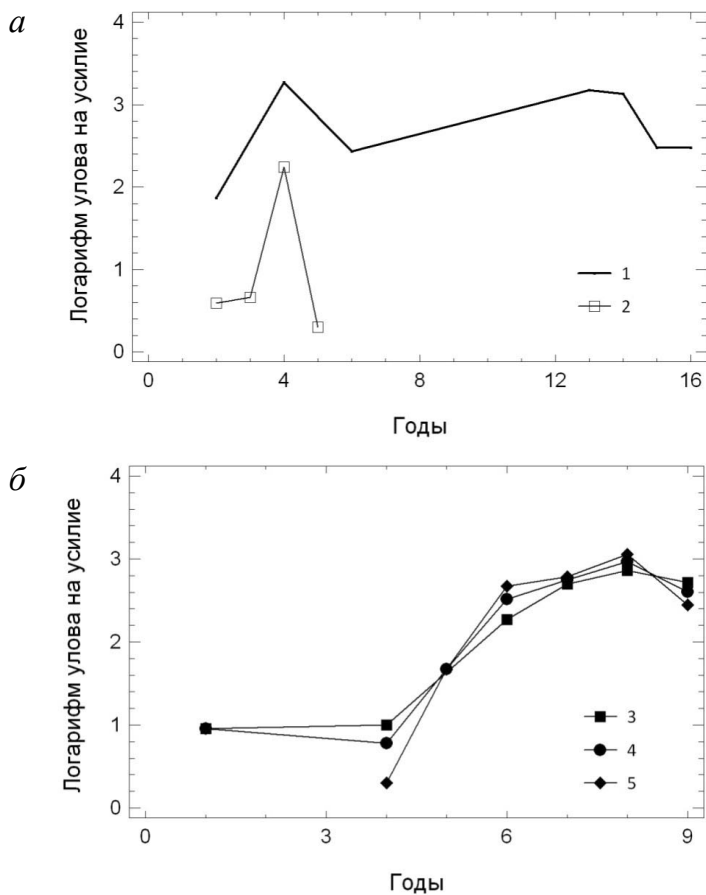


Рис. 7.1. Динамика обилия популяций тюльки в Куйбышевском (а) и Рыбинском (б) водохранилищах. По оси абсцисс – годы после появления вселенца; по оси ординат – десятичный логарифм величины улова на усилие.

1 – пелагический трал по: Козловский, 1984б; Шаронов, 1971;

2 – мальковый невод по: Шаронов, 1971.

3 – пелагический трал по: Кияшко, Слынько, 2001; Кияшко и др., 2006;

4 – пелагический трал по усредненным данным: Герасимов, 2005; Кияшко, Слынько, 2001; Кияшко и др. 2006.

5 – пелагический трал по: Герасимов, 2005.

По данным уловов пелагического трала (**рис. 7.2 а**) удельная скорость роста численности популяции тюльки Каховского водохранилища в первые годы ее формирования (1957-1958 гг.) оказалась равной $r_N = 4,9 \text{ год}^{-1}$, а по данным улова «тканки» – $r_N = 4,0 \text{ год}^{-1}$. На основании данных улова малькового невода (Владимиров и др., 1963) получена величина удельной скорости роста численности $r_N = 6,6 \text{ год}^{-1}$.

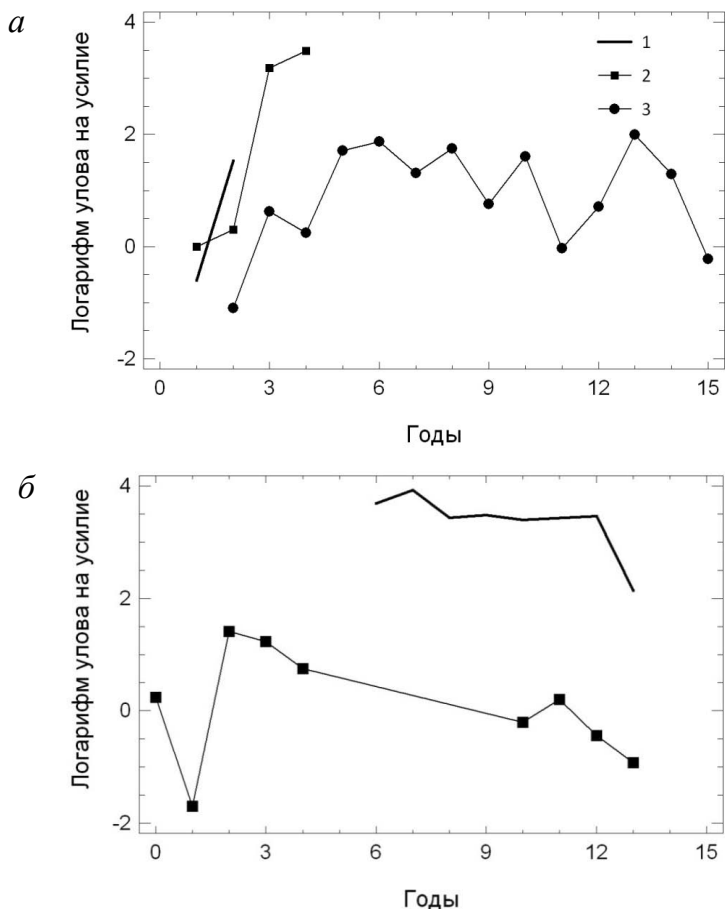


Рис. 7.2. Динамика обилия популяций тюльки в Каховском (а) и Кременчугском (б) водохранилищах. По оси абсцисс – годы после появления вселенца; по оси ординат – десятичный логарифм величины улова на усилие

1 – пелагический трал по: Сальников, Сухойван, 1959;

2 – мальковый невод по: Владимиров и др., 1963;

3 – «тканка» по: Ващенко, 1973; Волков, 1973.

До 1961 г. продолжался период роста численности популяции тюльки, и возрастало ее относительное обилие в уловах «тканки» (Ващенко, 1973). До 1962 года росли и промысловые уловы тюльки (Пробатов, 1973). Численность популяции к 9 – 15 гг. существования в водоеме уже стабилизировалась (рис. 7.2 а). Имеются два локальных максимума удельной скорости роста численности популяции тюльки $r_N = 2,0 \text{ год}^{-1}$ на десятый год (1965 г.) и $r_N = 3,0 \text{ год}^{-1}$ на тринадцатый год (1968 г.). Однако, величина скорость роста

численности популяции в данный период была ниже, чем в первые годы ее формирования в водоеме. Таким образом, потенциальная скорость роста численности тюльки в условиях Каховского водохранилища равна $r_{Nmax} = 4,9 \text{ год}^{-1}$.

Наименее полные данные о динамике уловов тюльки первые годы формирования ее популяции найдены по Кременчугскому водохранилищу на первый-третий годы после ее проникновения в этот водоем (Волков, 1973). На их основе максимальная удельная скорость роста численности популяции была на третий год формирования популяции, равная $r_{Nmax} = 2,6 \text{ год}^{-1}$ (рис. 7.2 б).

7.1.2. Связь удельной скорости роста популяции тюльки с факторами среды

В удельной скорости роста численности популяции обобщаются такие частные показатели, как рождаемость, смертность и возрастная структура (Одум, 1975). У тюльки, как короткоциклового вида, основной вклад вносят рождаемость и смертность. Влияние факторов окружающей среды, включая и биотические, на любую из этих составляющих может влиять и на величину удельной скорости роста популяции вселенца. Для тюльки Северного Каспия и Азовского моря показано, что урожайность поколений зависит от обилия и своевременного развития зоопланктона и высокой зимней температуры воды (Михман, 1970, 1972; Осепян, 1972; Луц, Рогов, 1978.). Но при хорошей обеспеченности кормом личинок тюльки решающее влияние могут оказывать и неблагоприятные абиотические факторы: резкие колебания температуры воды при инкубации, вынос икры и личинок в зоны с высокой соленостью, волнение более 3 баллов (Михман, 1970; Пинус, 1970).

Таким образом, оптимальность условий существования вселенца определяют следующие факторы: условия нереста и раннего развития; обилие и доступность пищи; влияние конкурентов и хищников.

В условиях водохранилищ (при прочих равных условиях) биомасса зоопланктона выше в водоемах южных (Иванова и др., 1978). Кроме того, анализ эффективности размножения тюльки Куйбышевского водохранилища показал ее зависимость от температуры воды, длительности вегетационного периода и концентрации кормового зоопланктона (Кузнецов, 1973).

В обобщенном виде влияние температурного фактора на эффективность размножения тюльки и развитие ее кормовой базы может быть отражено интегральным параметром – географической широтой водоема. При сравнении популяций тюльки водохранилищ отдельно по каскадам и объединенной выборки исследо-

ванных водоемов отмечена тенденция снижения максимальной удельной скорости роста численности популяций при продвижении тюльки на север (рис. 7.3 а).

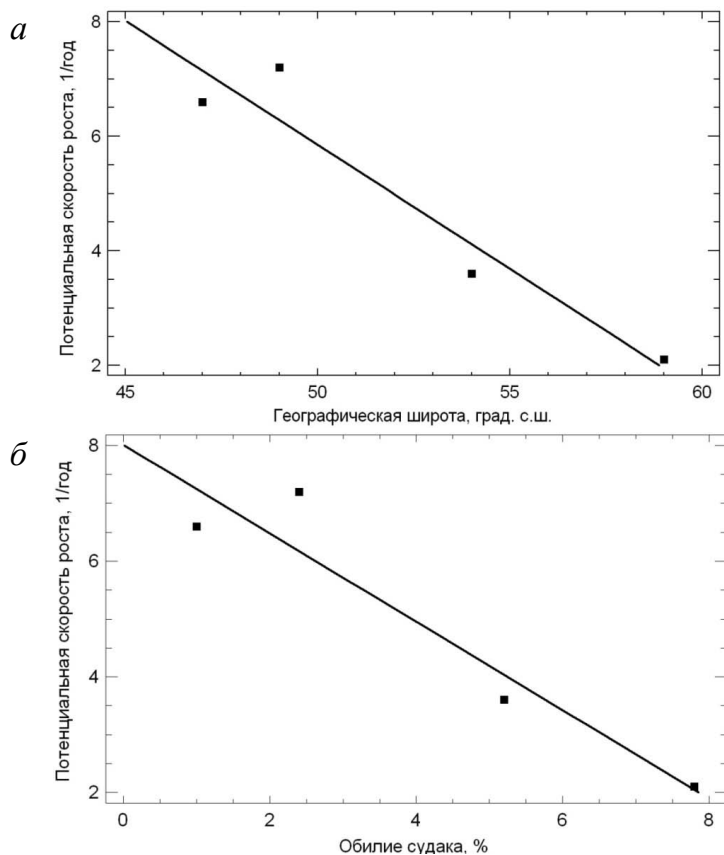


Рис. 7.3. Зависимость потенциальной скорости роста численности популяции тюльки от географической широты водоема (а) и обилия в водоеме судака (б).

Один из существенных факторов смертности тюльки – хищники. При создании водохранилища в водоеме появляется новая ниша – пелагиаль, которая зачастую бывает свободной из-за отсутствия в водоеме лимнофильных видов, способных ее освоить. Поэтому, попав в водохранилище, тюлька часто становится супердоминантом в пелагиали, составляя более 50% улова трала (Куйбышевское водохранилище, 1983; Slynko, Kiyashko, 2012). Установлено, что во всех пелагических скоплениях рыб наблюдается концентрация хищников, в питании которых тюлька составляет от 20 до 90% по численности, – судака, берша, окуня, щуки, налима (Цыплаков, 1972; Куйбышевское водохранилище, 1983; Степанов, Кияшко, 2008). В Рыбинском водохранилище до появления тюльки в пелагических

скоплениях в период нагула из хищников встречался судак и берш (Пермитин, Половкова, 1983), а 1990-е – 2000-е годы – судак и окунь (Герасимов, 2005). Таким образом, в основной период появления и роста молоди тюльки судак – основной пелагический хищник. В связи с этим, важно рассмотреть влияние обилия судака в период заселения ею водоема на показатель потенциальной скорости роста популяции тюльки. Установлена тенденция снижения максимальной удельной скорости роста численности популяции тюльки при увеличении доли в уловах судака (рис. 7.3 б). Это может быть связано с влиянием хищника на вселенца на всех этапах его развития. Необходимо отметить, что в осенний и зимний период в рационе и других хищников тюлька также играет важную роль (Степанов, Кияшко, 2008). Однако, судя по уловам численность популяции судака в водохранилищах превышает численность других хищников (Печников, Коновалов, 2004; Печников, Блинов, 2004; Печников, Гончаренко, 2004; Печников, Шашуловский, 2004). В северных водоемах с ней сравнима только численность налима. Однако, налим питается тюлькой в основном в зимний период и доля в его пищевом рационе ниже, чем в рационе судака (Степанов, Кияшко, 2008).

Зависимость потенциальной скорости роста популяции тюльки от обилия пелагического хищника судака повторяет зависимость данного параметра от географической широты водоема. Исключение составляет популяция тюльки Кременчугского водохранилища, в котором создались особо благоприятные условия для роста численности вселенца. Это, очевидно, связано с инвазией тюльки в этот водоем на втором этапе формирования его ихтиофауны, в котором численность и биомасса зоопланктона были высоки, а численность пелагических хищников и конкурентов тюльки низки, поскольку их популяции находились еще в стадии формирования

7.2. Изменение удельной скорости роста численности популяции на разных фазах натурализации вселенца

7.2.1. Снеток

Снеток (корюшка) обнаружен в Рыбинском водохранилище в 1943 г., что соответствует I фазе инвазионного процесса. В течение 1944-1949 гг. он распространился по всей акватории водохранилища (Васильев, 1951), т.е. прошел II фазу натурализации. На второй фазе натурализации шесть лет шло повышение численности снетка, а три – ее снижение, средняя удельная скорость изменения численности популяции по модулю равнялась $0,43 \text{ год}^{-1}$, при повышении численности – $0,63$, а при ее снижении – $0,23 \text{ год}^{-1}$, при коэффициенте вариации

соответственно 56, 41 и 48% (табл. 7.1, рис. 7.4 а). Таким образом, скорости изменения численности популяции не высоки, хотя процессы роста численности преобладают над процессами смертности.

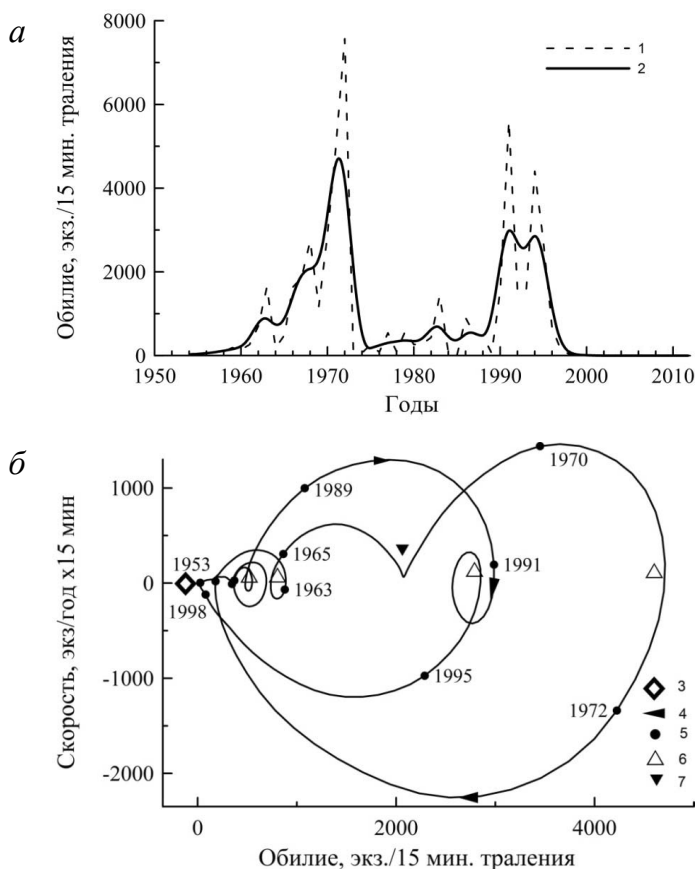


Рис. 7.4. Динамика обилия корюшки (а) и динамический фазовый портрет ее уловов (б) в Рыбинском водохранилище.

Исходные данные, 2- сглаженные данные, 3- начальное состояние, 4-направление перемещения системы, 5- состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 6 – устойчивое состояние, 7- критическая точка.

До 1972 года отмечен непрерывный рост численности корюшки (рис. 7.4 а). Динамический фазовый портрет уловов в середине 1960-х годов – циклическая траектория небольшой амплитуды (рис. 7.4 б), что указывает на кратковременную стабилизацию численности популяции к 1962 году на уровне 1000 экз./15 мин траления и дальнейший рост до 7500 экз./15 мин траления к 1972 году. Таким образом, третья фаза натурализации вселенца – фаза роста численности – проходила

в период 1950-1964 гг. Потенциальная скорость роста (максимальная при экспоненциальном росте) численности популяции равна 1.0 год⁻¹. На третьей фазе натурализации девять лет шло повышение численности сетка, а четыре – ее снижение, средние же скорости изменения численности популяции сетка по модулю, увеличения и уменьшения равны соответственно 0,47; 0,65; 0,69 год⁻¹. В целом, процессы роста и уменьшения численности популяции сбалансированы, превалирует рост, а аномально высоких случаев гибели особей не зафиксированы.

В конце 1960-х – начале 1970-х годов в связи с процессами эвтрофирования увеличились кормовые ресурсы водоема (Ривьер, Баканов, 1984), что, безусловно, способствовало росту численности рыб, в первую очередь планктофагов. В период с 1965 по 1972 гг. сеток находился на фазе натурализации IVa (Slynko, Kiyashko, 2012). Существенно возросла численность его популяции. Если в начале фазы улов корюшки составлял 500-1600 экз./15 мин траления, то к концу он достигал 2800-7500 экз./15 мин траления. Возросла средняя скорость роста численности популяции по сравнению с предыдущими фазами (табл. 7.1). В течение всей фазы за исключением 1969 года отмечалось увеличение роста уловов сетка.

Таблица 7.1. Удельная скорость роста корюшки и тюльки Рыбинского водохранилища на различных фазах их натурализации

Годы	Фаза натурализации	Удельная скорость изменения численности популяции, год ⁻¹			CV,%
		Средняя	Максимум	Минимум	
Сеток <i>Osmerus eperlanus</i> (Linneus, 1758)					
1943	1	-	-	-	-
1944-1949	2	0,43; <u>0,48; 0,23</u>	0,69; <u>0,69; -0,31</u>	0,11; <u>0,22; -0,11</u>	56; <u>41; 48</u>
1953-1964	3	0,47; <u>0,65; 0,69</u>	1,0; <u>1,0; -2,2</u>	0,09; <u>0,09; -0,13</u>	68; <u>53; 140</u>
1965-1972	4a	0,76; <u>0,75; 0,84</u>	1,22; <u>1,22; -0,84</u>	0,13; <u>0,13; -0,84</u>	49; <u>52;</u>
1973-1998	4б	1,50; <u>1,5; 1,50</u>	4,60; <u>4,2; -4,6</u>	0,0; <u>0,0; -0,30</u>	83; <u>85; 84</u>
Тюлька <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)					
1994	1	-	-	-	-
1995-1997	2	0,13	-	-	-
2008-2002	3	1,30; <u>1,30;</u>	2,10; <u>2,10; -</u>	0,51; <u>0,51; -</u>	68; <u>68;</u>
2003-2006	4a	1,20; <u>1,10; 1,3</u>	2,10; <u>2,10; -1,70</u>	0,04; <u>0,04; -0,84</u>	78; <u>130; 49</u>
2007-2012	4б	1,60; <u>2,3; 1,2</u>	3,20; <u>3,20; -2,10</u>	0,46; <u>1,50; -0,46</u>	58; <u>51; 53</u>

Примечание. Варианты расчета скорости: по модулю – полужирным, случаи повышения численности - подчеркнуты, а понижения – курсивом.

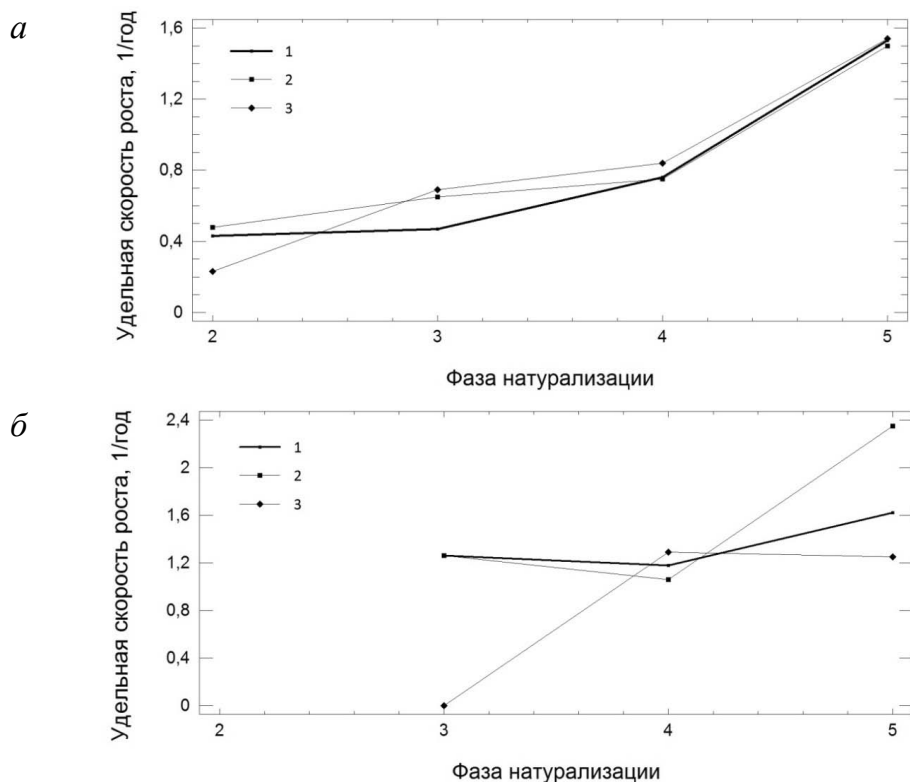


Рис. 7.5. Средние удельные скорости роста численности популяции корюшки (а) и тюльки (б) Рыбинского водохранилища на различных фазах натурализации вселенца.

Варианты расчета скорости: по модулю все данные – 1, случаи повышения численности – 2, а понижения – 3.

В 1973-1974 году уловы снетка снизились на два порядка, что связано с влиянием в эти годы в большинстве крупных водоемах Северо-Европейской части СССР аномально жарких летних периодов 1973-1974 гг., сказавшихся на эффективности размножения, смертности и приведших к снижению запасов снетка (Кудерский, Федорова, 1977). В дальнейшем с периодичностью 11 лет шло увеличение его уловов (первое до 1000, а второе до 5000 экз./15 мин. траления) и последующее резкое их снижение. Начиная с 1995 года, уловы снетка уменьшились практически до нуля (**рис. 7.5 а**). Следовательно, период 1973-1998 гг. соответствует фазе 4б натурализации снетка. Возросли по сравнению с предыдущими фазами скорости роста и уменьшения численности популяции, а также вариабельность скорости (**табл. 7.1**). В целом на фазе IVб процессы воспроизводства и смертности в популяции корюшки разбалансированы. При уве-

личении скорости изменения численности, как в положительную, так и в отрицательную сторону периоды увеличения и уменьшения численности сменяются с периодичностью 1-3 года. А начиная с 1995 года, отмечено монотонное уменьшение численности корюшки.

7.2.2. Тюлька

7.2.2.1. Рыбинское водохранилище

В Рыбинском водохранилище тюлька зарегистрирована в 1994 году (Терещенко, Стрельников, 1997). В период 1998-2002 гг. отмечен непрерывный рост ее численности (**рис. 7.6 а**) с 10 до 530 экз./15 мин траления (Герасимов, 2005; Кияшко, Слынько, 2001; Кияшко и др., 2006). При этом, с четвертого на пятый (1999 г.) год удельная скорость роста численности была выше как рассчитанная по усредненным, так и не усредненным данным (Герасимов, 2005). По усредненным данным получена максимальная удельная скорость роста численности тюльки $r_{Nmax} = 2.1 \text{ год}^{-1}$ на пятый год формирования популяции, что существенно выше данного параметра популяции корюшки Рыбинского водохранилища.

Динамический фазовый портрет уловов тюльки в данный период имеет вид выпуклой траектории, что указывает на процесс формирования популяции. В начале 2000 годов траектория становится циклической небольшой амплитуды (**рис. 7.6 б**), т.е. популяция приходит в равновесное состояние, соответствующее численности популяции 500 экз./15 мин траления. Таким образом, третья фаза натурализации вселенца – фаза экспоненциального роста численности – проходила в период 1998-2002 гг.. Средние скорости изменения численности популяции тюльки на третьей фазе натурализации по модулю и увеличения равны $1,26 \text{ год}^{-1}$, а уменьшения численности отмечено не было, т.е. ее можно принять равной $0,0 \text{ год}^{-1}$. В целом, процессы роста и уменьшения численности популяции сбалансированы, превалирует рост.

В 2006 году траектория движения популяции на фазовом портрете из циклической переходит в выпуклую дугу (**рис. 7.6 б**). В функционировании популяции наступает критическая точка и переход в состояние, соответствующее улову 1300 экз./15 мин траления. Средние скорости изменения численности популяции тюльки в течении периода ее нахождения в равновесном состоянии (2003-2006 г.), названного ранее фазой натурализации IVa (Slynko, Kiyashko 2012), по модулю, при увеличении уловов и при их уменьшении – соответственно 1,2; 1,1; -1,3 год^{-1} (**табл.7.1**).

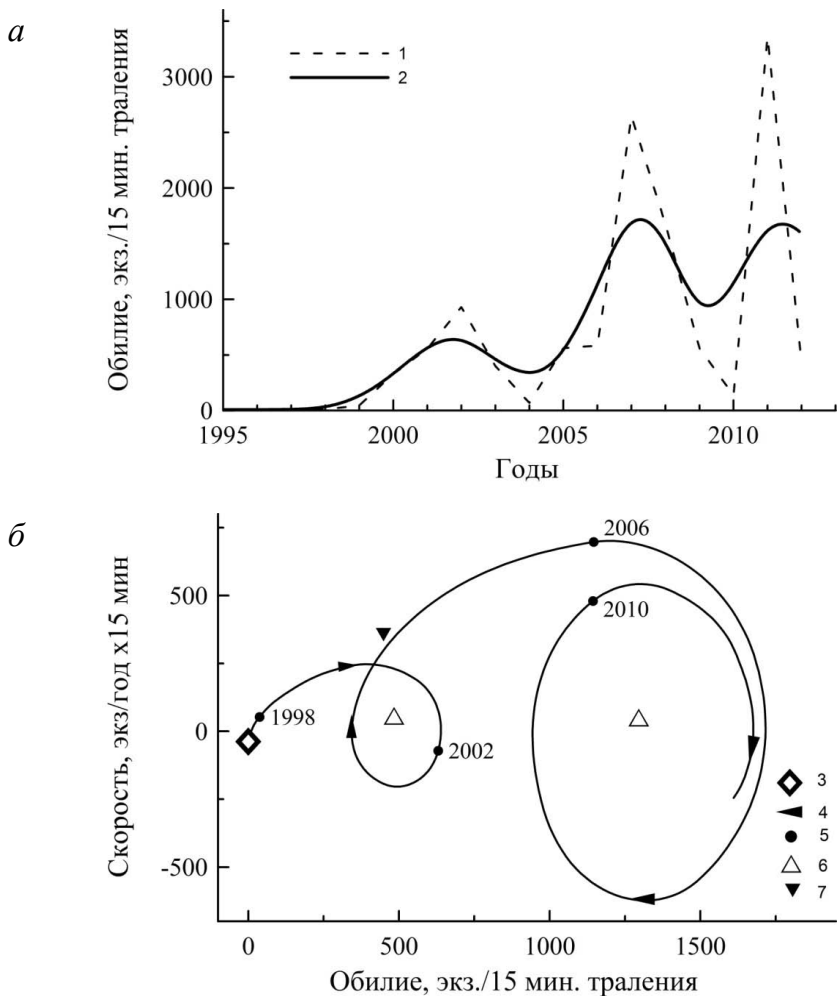


Рис. 7.6. Динамика обилия тюльки (а) и динамический фазовый портрет ее уловов (б) в Рыбинском водохранилище.

1 - Исходные данные, 2- сглаженные данные, 3- начальное состояние, 4-направление перемещения системы, 5- состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 6 – устойчивое состояние, 7- критическая точка.

Средние скорости изменения численности после прохождения популяции тюльки критической точки в течение периода 2007-2012 гг., т.е. фазы IV б), возросли (табл. 7.1).

7.2.2.2. Днепродзержинское водохранилище

Известно, что в 1961 году в устье р. Ворскла, расположенной в средней части современного Днепродзержинского водохранилища, тюлька не только присутствовала, но и отмечался ее нерест (Булахов, Мельников, 1965). Следовательно, ко времени строительства в 1963 г. плотины (Исаев, Карпова, 1989) популяция тюльки на заливаемых акваториях прошла вторую фазу натурализации и находилась в начале третьей – освоения территории и роста численности. Это согласуется с тем, что уже через 4 года (в 1967 г.) в водохранилище начался промысел тюльки, уловы которой росли до 1975 г. (Исаев, Карпова, 1980).

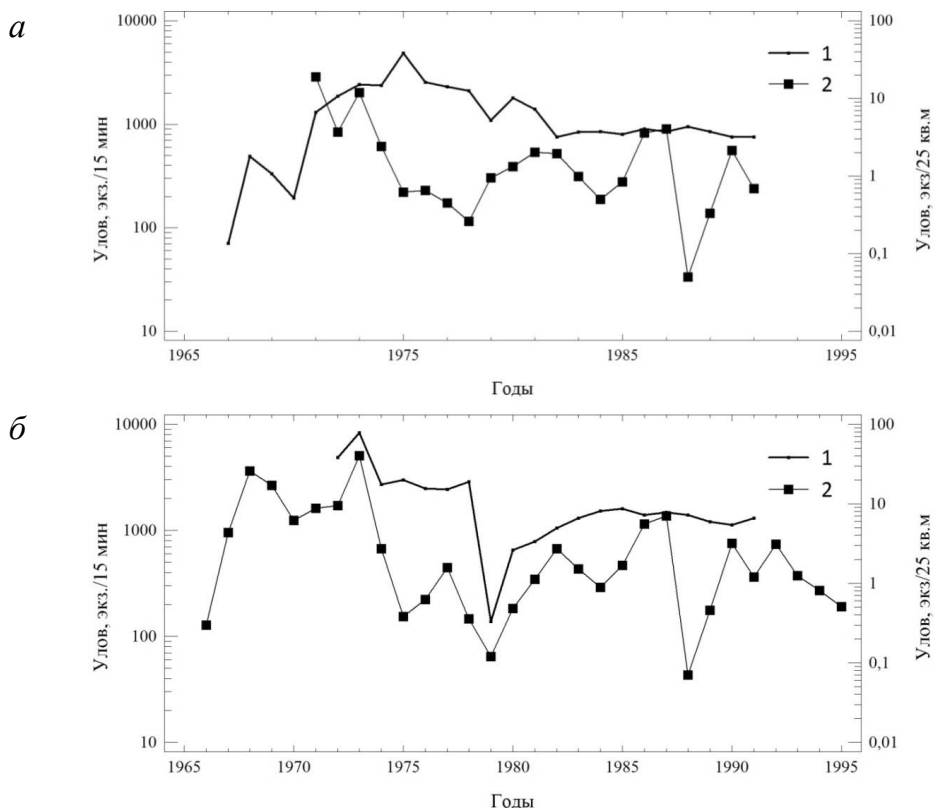


Рис. 7.7. Динамика обилия тюльки в исследовательском трале (1) и в мальковой волокуше (2) в Днепродзержинском (а) и Кременчугском (б) водохранилищах. (По: Терещенко и др., 2013).

По оси ординат численность тюльки слева в уловах трала; справа мальковой волокуше.

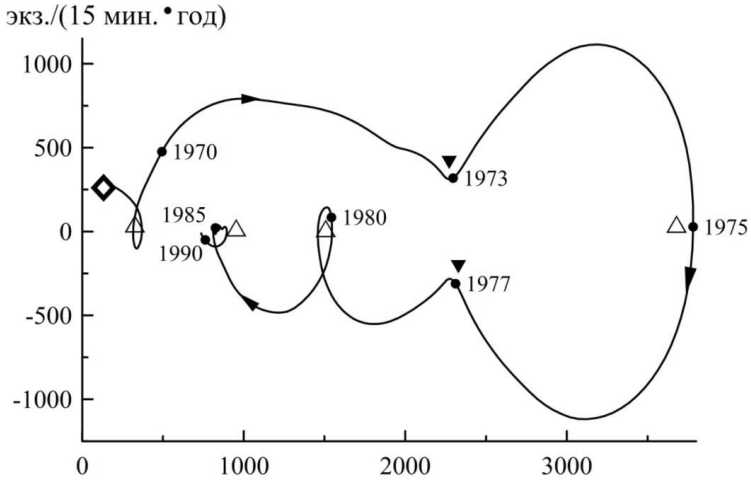
По данным уловов исследовательского трала, представленных в полулогарифмических координатах (**рис.7.7 а**), в период 1967-1968 гг. и 1970-1971 гг. наблюдались максимальные удельные скорости роста численности популяции тюльки (максимальные углы наклона линий). В последующий период скорость роста численности снизилась, а к 1975 г. популяция пришла в равновесное состояние (**рис.7.7 а**), соответствующее ее обилию 3500 экз./15 мин траления и величине вылова 1000-1400 т в год. Далее, популяция вышла из устойчивого состояния, а динамика ее численности усложнилась, что указывает на окончание в 1975 г. третьей фазы натурализации тюльки Днепродзержинского водохранилища.

Число лет повышения и снижения численности тюльки в 1967-1975 гг. примерно одинаково, но средняя удельная скорость изменения численности популяции по модулю равна $0,75 \text{ год}^{-1}$, при ее повышении – $1,0 \text{ год}^{-1}$, а при снижении – $0,40 \text{ год}^{-1}$. Таким образом, на III фазе натурализации тюльки превалировали процессы роста численности популяции при высоком коэффициенте вариации ее скорости (**табл. 7.2**), что свидетельствует об изменении условий обитания тюльки в этот период. Потенциальная скорость роста тюльки Днепродзержинского водохранилища оказалась равной $1,9 \text{ год}^{-1}$.

Траектория движения популяции на фазовом портрете с 1976 по 1981 гг. представляет собой вогнутую дугу (**рис. 7.8 а**), указывающую на ее переход в состояние, соответствующее меньшей величине уловов – 1500 экз./15 мин. траления. При этом промысловые уловы снизились с 1000-1400 до 700 т в год. После краткой стабилизации в данном состоянии в функционировании популяции отмечена критическая точка в начале 1980-х годов и к началу 1990-х годов она перешла в состояние с еще меньшей численностью. Это свидетельствует о том, что четвертая фаза натурализации тюльки Днепродзержинского водохранилища состоит из двух периодов, которые можно назвать фаза IVа (1976-1981 гг.) и фаза IVб (1982-1992 гг.).

В течение фазы IVа только год шло повышение численности тюльки, а остальные – ее снижение, средняя удельная скорость изменения численности популяции по модулю равнялась $0,37 \text{ год}^{-1}$, при повышении численности – $0,49$, а при ее снижении – $0,35 \text{ год}^{-1}$. Таким образом, на данной фазе натурализации в популяции превалировали процессы снижения численности. Коэффициент вариации скорости (**табл. 7.2**) по сравнению с третьей фазой уменьшился.

а



б

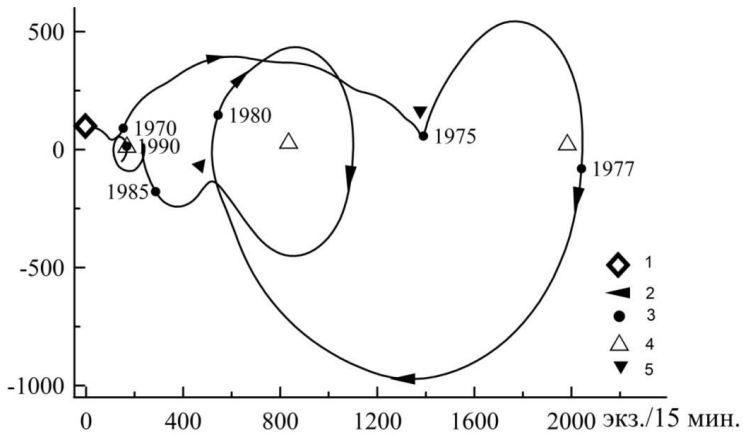


Рис. 7.8. Динамический фазовый портрет улова тюльки на усилие трала в Днепро-дзержинском (а) и Кременчугском (б) водохранилищах: 1 – начальное состояние, 2 – направление перемещения системы, 3 – состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 4 – устойчивое состояние, 5- критическая точка. (По: Терещенко и др., 2013)

Таблица 7.2. Удельная скорость роста тюльки на различных фазах натурализации в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах (По: Терещенко, Бузевич, Христенко, Терещенко в печати)

Годы	Фаза натурализации	Удельная скорость изменения численности популяции, год ⁻¹			CV,%
		Средняя	Максимум	Минимум	
Днепродзержинское водохранилище					
	1,2	–	–	–	–
1963-1975	3	0,75; <u>1,0; 0,40</u>	1,90; <u>1,90;- 0,65</u>	0,02; <u>0,26;- 0,02</u>	92; <u>80; 68</u>
1976-1981	4а	0,4; <u>0,49; 0,35</u>	0,66; <u>0,66;- 0,66</u>	0,09; <u>;- 0,09</u>	69; <u>;- 80</u>
1982-1992	4б	0,09; <u>0,09; 0,09</u>	0,13; <u>0,12;- 0,13</u>	0,01; <u>0,01;- 0,06</u>	46; <u>58; 39</u>
Кременчугское водохранилище					
	1,2	–	–	–	–
1966-1977	3	0,9; <u>1,2; 0,55</u>	2,70; <u>2,68;- 1,10</u>	0,01; <u>0,11;- 0,01</u>	99; <u>85; 89</u>
1978-1984	4а	0,70; <u>0,43; 1,50</u>	3,00; <u>1,55;- 3,00</u>	0,01; <u>0,16; --0,01</u>	150; <u>130; 140</u>
1985-1992	4б	0,09; <u>0,08; 0,10</u>	0,15; <u>0,14;- 0,15</u>	0,05; <u>0,05; -0,05</u>	46; <u>67; 50</u>

Примечание. Среднюю скорость изменения численности популяции рассчитывали в трех вариантах: 1) по модулю взяты все значения скорости на данной фазе натурализации (приведено полужирным); 2) взяты только положительные значения (отмечено подчеркиванием); 3) по модулю взяты только отрицательные значения скорости (отмечено курсивом).

Траектория движения популяции на фазовом портрете в период ее нахождения в фазе IVб – вогнутая дуга (**рис. 7.8 а**), что указывает на ее переход в устойчивое состояние (устойчивый фокус), соответствующее меньшей величине уловов – 750 экз./15 мин. траления. Четыре года численность тюльки повышалась и четыре года снижалась, средняя удельная скорость изменения численности популяции по модулю, при повышении численности и ее снижении были одинаковыми 0,09 год⁻¹. Отмечено достоверное отличие средних удельных скоростей роста численности популяции при уровне значимости $p < 0,1$ на фазе натурализации IV б по сравнению с фазой III. Таким образом, на данной фазе численность популяции стабилизировалась, и уравновесились процессы увеличения и снижения численности. Коэффициент вариации скорости был самым низким за весь период исследования (табл. 7.2), что так же указывает на стабилизацию численности популяции.

7.2.2.3. Кременчугское водохранилище

Первые экземпляры тюльки обнаружены ниже плотины Кременчугской ГЭС в 1961 г. (Булахов, Мельников, 1965), т.е. после создания Кременчугского водохранилища в 1959-1961 гг. (Исаев, Карпова, 1980). Все говорит о том, что тюлька проникла в Кременчугское водохранилище в 1965 г.. Во-первых, в это время в Днепродзержинском водохранилище популяция тюльки находилась в фазе освоения территорий и роста численности. Во-вторых, ее нерест отмечался менее чем в 80 км ниже плотины Кременчугской ГЭС, а в-третьих, после окончания заполнения лежащего ниже по течению Днепра Днепродзержинского водохранилища в 1965 г., в его верхней части улучшились гидрологические условия, способствовавшие дальнейшему продвижению тюльки вверх по Днепру. Таким образом, в Кременчугское водохранилище в 1965 г. проникло достаточное количество половозрелых особей, в 1966 г. в уловах мальковой волокуши зафиксирована молодежь тюльки, а в 1968 г промысловый вылов тюльки составил 6 т (Исаев, Карпова, 1980). Следовательно, с 1966 года тюлька в Кременчугском водохранилище находилась на третьей фазе натурализации. Ее вылов увеличивался до 1977 г. По данным уловов мальковой волокуши (**рис. 7.7 б**), представленных в полулогарифмических координатах, в 1966-1967 гг. наблюдалась максимальная удельная скорость роста численности популяции, которая в дальнейшем постепенно снижалась. Траектория движения популяции на динамическом фазовом портрете в период 1966-1977 гг. представляет собой две выпуклые дуги с критической точкой в функционировании популяции в 1975 году (**рис. 7.8 б**). Это указывает на то, что в процессе формирования популяция тюльки переходила из начального состояния в состояние, соответствующее уловам 2000 экз./15 мин. траления. Промысловые уловы при этом росли до 2650 т в год (Исаев, Карпова, 1980). Однако, с 1977 по 1990 гг. популяция перешла в состояние, соответствующее уловам 250 экз./15 мин. траления. Следовательно, в 1977 г. закончилась третья фаза натурализации тюльки Кременчугского водохранилища.

В период 1966-1977 гг. число лет повышения и снижения численности тюльки было соответственно шесть и пять. Средняя удельная скорость изменения численности популяции по модулю равна $0,9 \text{ год}^{-1}$, при ее повышении – $1,2 \text{ год}^{-1}$, а при снижении – $0,6 \text{ год}^{-1}$. Таким образом, на третьей фазе натурализации в популяции тюльки Кременчугского водохранилища преобладали

процессы роста ее численности. Коэффициент вариации скорости был (табл. 7.2) таким же высоким, как и у тюльки Днепродзержинского водохранилища, что свидетельствует об изменении условий обитания тюльки на данной фазе натурализации. Потенциальная скорость роста тюльки Кременчугского водохранилища по имеющимся данным равна $2,7 \text{ год}^{-1}$.

Динамический фазовый портрет популяции в период 1978 по 1979 гг. представляет собой вогнутую дугу (рис. 7.8 б), что свидетельствует о формировании новой численности популяции тюльки. Далее, до 1984 года циклическая траектория свидетельствует о нахождении популяции в состоянии, соответствующем уловам 1000 экз./15 мин. траления. После краткой стабилизации шел дальнейший ее переход в состояние с меньшей численностью. Таким образом, фазу IV натурализации тюльки можно также, как и в Днепродзержинском водохранилище, разбить на две: фаза IV а (1977-1984 гг.) и фаза IV б (1985-1992 гг.).

В период прохождения фазы IVа в 1976-1979 гг. отмечено резкое снижение численности тюльки с последующим восстановлением (рис. 7.7 б). По данным трала два года численность повышалась, а шесть – снижалась, а по данным малькового невода –четыре года снижалась и четыре – повышалась. Средняя удельная средняя скорость изменения численности популяции по модулю была равной $0,7 \text{ год}^{-1}$, при ее повышении – $0,4$, а при снижении – $1,5 \text{ год}^{-1}$. Таким образом, на данной фазе натурализации в популяции преобладали процессы снижения ее численности. Коэффициент вариации скорости (табл. 7.2) по сравнению с третьей фазой увеличился, что указывает на усиление влияния условий обитания на данной фазе.

В фазе IVб траектория движения популяции на фазовом портрете – вогнутая дуга, свидетельствующая о ее переходе в устойчивое состояние с меньшей численностью, соответствующей уловам 250 экз./15 мин. траления (рис. 7.8 б). Соотношение между числом лет повышения и снижения численности 4:4. Средние скорости изменения численности популяции тюльки по всем вариантам расчетов равны $0,1 \text{ год}^{-1}$. Отмечено достоверное отличие удельных скоростей роста численности популяции при уровне значимости $p < 0,1$ на фазе натурализации IVб по сравнению с фазой III. Таким образом, на данной фазе натурализации в популяции шли стабилизация и уравнивание численности. Коэффициент вариации скорости (табл. 7.2) был самым низким за весь период исследования, что так же указывает на стабилизацию численности популяции. Процессы увеличения и снижения численности популяций сбалансированы.

7.2.3. Пухлощекая рыба-игла

7.2.3.1. Кременчугское водохранилище

В Кременчугском водохранилище, расположенном выше по каскаду, в уловах мальковой волокуши рыба-игла обнаружена на пять лет раньше по сравнению с Днепродзержинским. В связи с этим, скорее всего, появление пухлощеклой рыбы-иглы связано с попутным ее вселением при проведении работ по повышению рыбопродуктивности водохранилищ за счет интродукции белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), белого *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1846) и пестрого *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) толстолобиков. Обычно зарыбление водохранилищ днепровского каскада велось из близлежащих нерестово-выростных хозяйств. Только в 1989 г. в Кременчугское, а через четыре года (1993 г.) в Днепродзержинское водохранилища вселили двухлеток толстолобиков и белого амура, из хозяйств юга Украины, где пухлощеклая рыба-игла уже обитала в рыбоводных прудах (Отчет по НИР..., 1990, 2000; Пилипенко, 2006). Исследуемый вид, вероятнее всего, попал в посадочный материал при облове прудов рыбоуловителями вместе с остатками высшей водной растительности. Таким образом, она была непреднамеренно выпущена в небольшом количестве. Для того, чтобы обилие крайне малочисленного вселенца возросло настолько, чтобы войти в состав уловов исследовательских орудий лова необходимо, чтобы чужеродный вид, попав в благоприятные условия обитания, увеличил свою численность за счет созревания и последовательного нереста нескольких поколений рыб, родившихся в новых условиях (Карпевич, 1975; Одум, 1975). Беря во внимание особенности биологии и размерный состав производителей рыбы-иглы, можно заключить, что в водоемы попали половозрелые особи изучаемого вида. Следовательно, рыба-игла, попав в водохранилище, уже находилась на II фазе натурализации. Таким образом, в Кременчугском водохранилище II фаза ее натурализации началась с 1989, а в Днепродзержинском – с 1993 г. Наличие благоприятных условий для воспроизводства обеспечило прохождение нереста на следующий год после вселения – начало III фазы натурализации в обоих водоемах. Интересно, что со сдвигом во времени сходным, с разницей во времени вселения, изучаемый вид появился в исследовательских уловах. В уловах мальковой волокуши на Кременчугском водохранилище рыба-игла появилась в 1991, а Днепродзержинском – в 1996 г. Первое время существования в водоеме в мониторинговых исследованиях она не регистрировалась из-за крайне низкой плотности популяций. Беря во внимание наступление половой зрелости пухлощеклой рыбы-иглы при длине более 7 см (Фауна Украины, 1988) (в возрасте 1+),

нерест последующих поколений проходил каждый год. Скорость роста численности новообразованных популяций можно оценить, исходя из уловов исследовательских орудий лова, считая, что в начале III фазы натурализации она была постоянной. Достижение достаточной численности рыбы-иглы в исследуемых водоемах наступило после появления и нереста нескольких последовательных поколений, родившихся в условиях водохранилищ (рис. 7.9). При расчетах учитывалась только численность сеголеток, так как она на 1-2 порядка выше численности половозрелых особей.

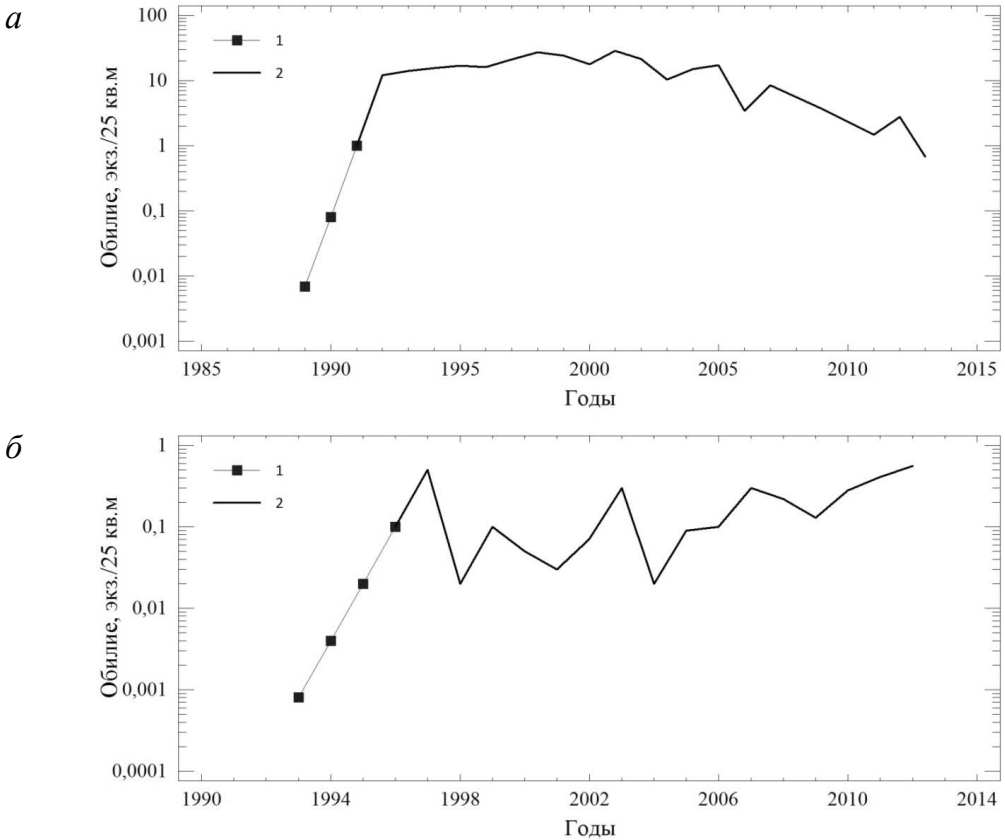


Рис. 7.9. Динамика плотности пухляцкой рыбы-иглы в Кременчугском (а) и Днепродзержинском (б) водохранилищах. (По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, 2014а – в печати).

1 – восстановленные данные уловов мальковой волокуши,
2 – фактические уловы мальковой волокуши.

Поскольку половозрелые особи пухляцкой рыбы-иглы попали в водоем весной 1989 года, то в этом же году прошел их нерест, и появилось первое поколение от нереста в условиях водохранилища. По имеющимся литературным

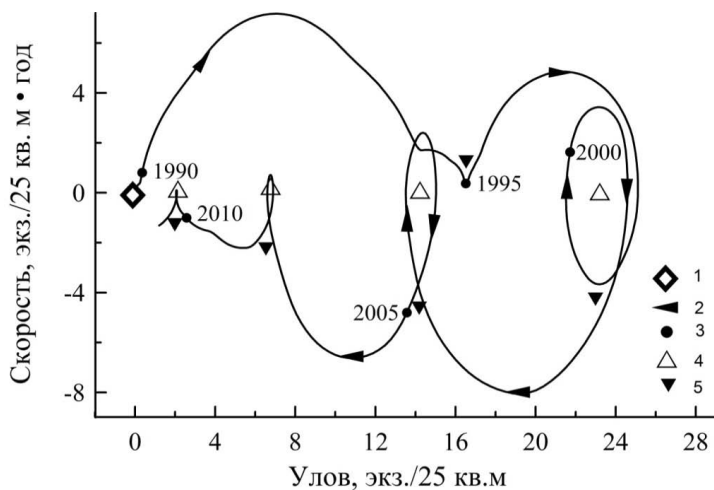
данным известно, что данный вид нерестится уже на второй год жизни в возрасте 1+ (Фауна Украины, 1988), то до 1991 г. прошел последовательный нерест двух поколений, появившихся в условиях водохранилища, обеспечивших рост численности популяции в геометрической прогрессии. За счет этого плотность рыб к 1991 г стала 1,0 экз./25 м², а после нереста второго поколения – 12,1 экз./25 м². Из этого легко восстановить динамику плотности рыб 1989–1991 гг. (рис. 7.9 а). Необходимо отметить, что невысокая плодовитость рыбы-иглы (от 2 до 199 икринок, в среднем – 30) компенсируется проявлением заботы о потомстве, характерным для рыб этого семейства (Фауна Украины, 1988). Кроме того, форма тела рыбы необычна для традиционных хищников водохранилищ (судака, щуки и окуня). Поэтому влияние этого фактора практически отсутствует. По данным уловов мальковой волокуши (рис. 7.9 а), в период 1991–1992 гг. в Кременчугском водохранилище наблюдалась максимальная удельная скорость роста численности изучаемой популяций (табл. 7.3). Это также подтверждается тем, что траектория движения кривой на динамическом фазовом портрете представляет собой выпуклую дугу с переходом в равновесное состояние в 1994 г. (рис. 7.10 а), соответствующее ее обилию 14 экз./25 м².

Таблица 7.3. Удельная скорость роста пухлошей рыбы-иглы на различных фазах натурализации в Кременчугском и Днепродзержинском водохранилищах (По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, а – в печати)

Годы	Фаза натурализации	Удельная скорость изменения численности популяции, год ⁻¹			CV,%
		Средняя	Минимум	Максимум	
Кременчугское водохранилище					
	I, II	–	–	–	–
1989-1994	III	1,3; <u>1,3</u> ; –	0,1; <u>0,1</u> ; –	2,5; <u>2,5</u> ; –	100; <u>100</u> ; –
1995-2000	IVa	0,4; <u>0,5</u> ; <i>0,15</i>	0,1; <u>0,1</u> ; <i>0,1</i>	2,5; <u>2,5</u> ; <i>0,3</i>	170; <u>160</u> ; <i>80</i> ,
2001-2012	IVб	0,78; <u>0,5</u> ; <i>0,95</i>	0,1; <u>0,1</u> ; <i>0,3</i>	1,6; <u>0,9</u> ; <i>1,6</i>	60; <u>65</u> ; <i>50</i>
Днепродзержинское водохранилище					
	I, II	–	–	–	–
1994-1996	III	1,6; <u>1,6</u> ; –	1,6; <u>1,6</u> ; –	1,6; <u>1,6</u> ; –	–
1997-2002	IVa	1,4; <u>1,4</u> ; <i>1,5</i>	0,5; <u>0,8</u> ; <i>0,5</i>	3,2; <u>1,6</u> ; <i>3,2</i>	70; <u>30</u> ; <i>100</i>
2003-2012	IVб	0,9; <u>0,8</u> ; <i>1,2</i>	0,1; <u>0,1</u> ; <i>0,3</i>	2,7; <u>1,5</u> ; <i>2,7</i>	90; <u>70</u> ; <i>110</i>

Примечание. Среднюю скорость изменения численности популяции рассчитывали в трех вариантах: 1) по модулю взяты все значения скорости на данной фазе натурализации (приведено полужирным); 2) взяты только положительные значения (отмечено подчеркиванием); 3) по модулю взяты только отрицательные значения скорости (отмечено курсивом).

а



б

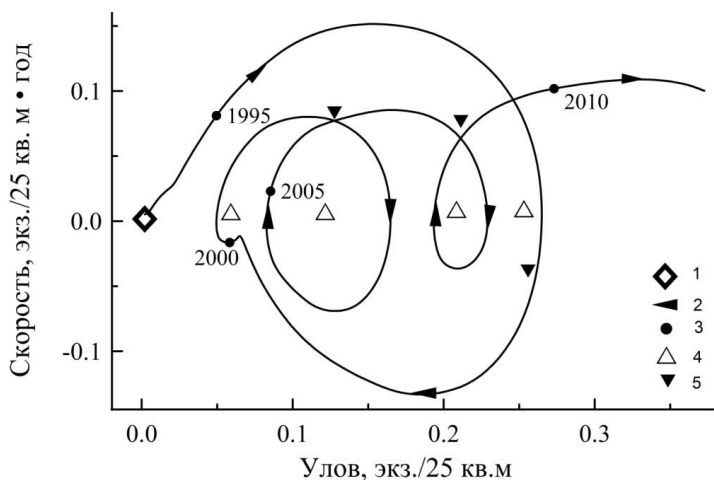


Рис. 7.10. Динамический фазовый портрет обилия в уловах черноморской пухлощечкой рыбы-иглы в Кременчугском (а) и Днепродзержинском (б) водохранилищах: 1 – начальное состояние, 2 – направление перемещения системы, 3 – состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 4 – устойчивое состояние, 5- критическая точка. (По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, 2014а – в печати)

Этот период соответствует III-й фазе натурализации, при которой удельные скорости роста численности (табл. 7.3) были положительными, что характеризует исключительно процессы увеличения обилия. Потенциальная скорость роста пухлощечкой рыбы-иглы в Кременчугском водохранилище оказалась равной $1,3 \text{ год}^{-1}$. Далее скорость роста численности снизилась (рис. 7.9 а), а динамика ее численности усложнилась, что указывает на начало следующей фазы. На динамическом фазовом портрете в 1995 г. отмечена критическая точка в

функционировании популяции (**рис. 7.10 а**), и к концу 90-х годов она перешла в состояние с большим уровнем плотности рыб (около 23 экз./25 м²). Данный период можно назвать фазой IV а. В этой фазе число лет повышения и снижения обилия популяции рыбы-иглы одинаково, но средняя удельная скорость увеличения численности превышает скорость при снижении (**табл. 7.3**). В результате, популяция на данной фазе натурализации перешла в равновесное состояние с большим уровнем плотности.

Однако в равновесном состоянии популяция оставалась недолго. В начале 2000-х годов началась фаза IV б. На данной фазе число лет снижения обилия выше числа лет повышения. Кроме того, сами удельные скорости роста численности выше при снижении плотности. В результате через два последовательных равновесных состояния популяция перешла на уровень, соответствующий плотности около 1 экз./25 м² (**рис. 7.10 а**). Если на фазе IV а вариативность скорости роста была максимальной, то на последующей фазе она снизилась.

7.2.3.2. Днепродзержинское водохранилище

Половозрелые особи рыбы-иглы попали в Днепродзержинское водохранилище в 1993 г. в небольшом количестве. Рыбы в этом же году отнерестились, так как вселение проходило весной в период нерестового запрета. Морфологические особенности строения водоема и более сильное течение по сравнению с Кременчугским водохранилищем данному виду было недостаточно комфортно осваивать новые территории. Так за период с момента появления до 2012 г. в Кременчугском водохранилище его обилие доходило до 24 экз./25 м², то в Днепродзержинском – 0,5 экз./25 м², что ниже на 2 порядка. До момента обнаружения в 1996 г. прошел последовательный нерест трех поколений, родившихся в условиях водохранилища, обеспечивших рост численности популяции в геометрической прогрессии. За счет этого плотность рыб к 1996 г. стала 0,1 экз./25 м², а после нереста третьего поколения – 0,5 экз./25 м² (**рис. 7.9 б**). Из этого легко восстановить динамику плотности рыб в период 1993–1995 гг.. Исходя из динамики уловов мальковой волокуши III-я фаза натурализации в Днепродзержинском водохранилище проходила в 1994–1996 гг.. В данный период наблюдались максимальные удельные скорости роста численности (**табл. 7.2**). Траектория движения популяции на динамическом фазовом портрете была вогнутой дугой с переходом в равновесное состояние в 1996 г., соответствующую

щее ее обилию 0,25 экз./25 м² (рис. 7.10 б). При этом, как и для Кременчугского водохранилища, наблюдалось увеличение численности популяции. Потенциальная скорость роста пухлощеклой рыбы-иглы в Днепродзержинском водохранилище оказалась равной 1,6 год⁻¹.

В последующий период скорость роста численности снизилась (рис. 7.10 б) и популяция вышла из устойчивого состояния, а динамика ее численности усложнилась, что указывает на окончание в 1996 г. третьей фазы натурализации. С 1997 по 2002 гг. (фаза IV а) наблюдался переход популяции в состояние с меньшей плотностью – 0,05 экз./25 м². На данной фазе число лет повышения и снижения обилия популяции исследуемого вида одинаково, что подтверждает сбалансированность равновесного состояния популяции в данный период. Однако, в этом состоянии она пребывала непродолжительное время. Далее началась другая фаза (IV б) в процессе которой через два последовательных промежуточных равновесных состояния шел рост численности, соответствующей около 0,6 экз./25 м² в 2012 г. На данной фазе натурализации число лет повышения численности было существенно больше числа лет снижения, что обеспечило превалирование процессов роста численности. При этом, в отличие от Кременчугской популяции, вариабельность скорости роста обилия Днепродзержинской пухлощеклой рыбы-иглы остается на высоком уровне, что свидетельствует об изменениях условий существования. Это подтверждается реальными изменениями условий ее обитания. Беря во внимание высокую потенциальную скорость роста и тот факт, что в связи с остановкой работы канала Днепр-Донбас и Крымского канала, главные лимитирующие факторы, препятствующие освоению рыбой-иглой Днепродзержинского водохранилища (скорость течения и уровень водообмена), уменьшились. Можно предположить высокую вероятность всплеска численности данного лимнофильного вида в ближайшие годы.

7.2.4. Амурский чебачек

Наиболее вероятным источником появления в Кременчугском и Днепродзержинском водохранилищах амурского чебачка, как и пухлощеклой рыбы-иглы, – его случайное вселение при проведении работ по интродукции дальневосточных видов рыб. Этому способствовало значительное внешнее сходство чебачка с молодью белого амура, отмеченное ранее (Никольский, 1956). Для проведения упомянутых работ, рядом с днепровскими водохранилищами, по-

строена сеть нерестово-выростных хозяйств (НВХ), куда завозились половозрелые производители интродуцентов. Амурский чебачок там отсутствовал. Однако, в связи с перебоями в работе этих НВХ, в Кременчугское водохранилище (в 1989 г.) и в Днепродзержинское (в 1993 г.) вселяли двухлеток толстолобиков и белого амура из хозяйств юга Украины, где амурский чебачок на тот момент уже обитал в рыбоводных прудах (Пилипенко, 2006). Характерно, что этот вид появился в исследовательских уловах изучаемых водоемов с той же разницей в 5 лет (1996 и 2001 гг. соответственно). Первое время существования в водоеме амурский чебачок не регистрировался из-за крайне низкой плотности его популяций. Чтобы войти в состав уловов исследовательских орудий лова, необходим определенный период времени, в течении которого численность популяции возрастет за счет созревания и последовательного нереста нескольких поколений рыб, родившихся в новых условиях обитания (Карпевич, 1975; Одум, 1975). Размеры вселяемых рыб были 50-100 г, что соответствуют половозрелым особям амурского чебачка. Следовательно, вселенец сразу оказался на II фазе натурализации и его нерест был возможен уже в год вселения, что соответствует началу III фазы.

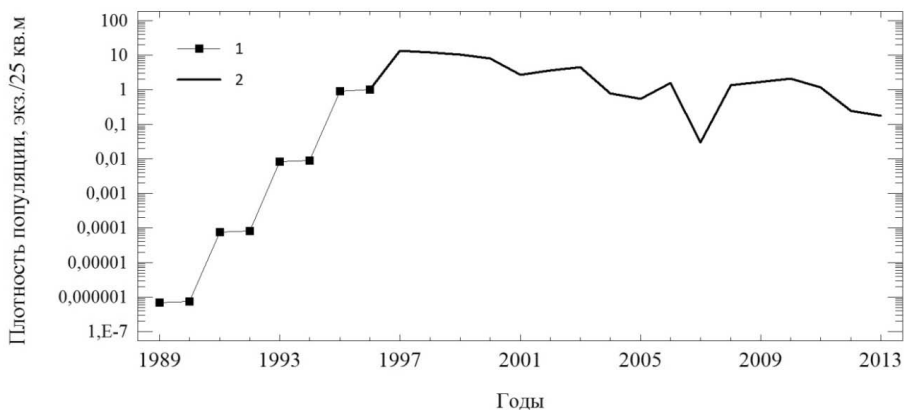
7.2.4.1. Динамика обилия амурского чебачка

В исследовательских уловах на озеровидном Кременчугском водохранилище амурский чебачок впервые появился в 1996 г. Плотность его популяции составляла 1 экз./25 м². В следующем году она возросла до 14 экз./25 м² (рис. 7.11 а). До 1996 г. шло накопление численности популяции. Поскольку, наступление половой зрелости амурского чебачка происходит в возрасте 2+ (Фауна Украины..., 1981), то до появления вида в исследовательских уловах четыре последовательных поколения рыб появилось, созрело и отнерестилось в условиях водохранилищ. Известно, что в начале третьей фазы натурализации удельная скорость роста постоянна и максимальна (Одум, 1975; Пианка, 1981, Солбирг, Солбирг, 1982). Исходя их данных по плотности популяций, индивидуальной плодовитости (2000 икринок), возраст наступления половой зрелости (Фауна Украины..., 1981) и полагая, что смертность сеголеток составляет 90 % (Рикер, 1979), можно рассчитать динамику плотности популяции до появления вида в исследовательских уловах. Основной вклад в увеличение обилия популяций вносили половозрелые особи последующих генераций, так как их численность существенно выше исходных. После вступления в репродуктивное

ядро новых генераций предыдущие будут составлять менее 1 % от общего числа производителей. Поэтому, это мы не учитывали в расчетах.

До 1997 г. в Кременчугском водохранилище увеличивалась численность амурского чебачка, т.е. продолжалась третья фаза натурализации. На динамическом фазовом портрете траектория движения системы представляет собой вогнутую дугу с переходом в равновесное состояние в 1996 г. (рис. 7.12 а), соответствующее плотности рыб 12 экз./25 м². Далее (с 1998 г.) у исследуемой популяции наступила IV фаза, во время которой обилие уменьшалось вплоть до 2012 г. (рис. 7.11 а). На динамическом фазовом портрете видно, что через серию равновесных состояний в 2001 и 2005 гг., плотность

а



б

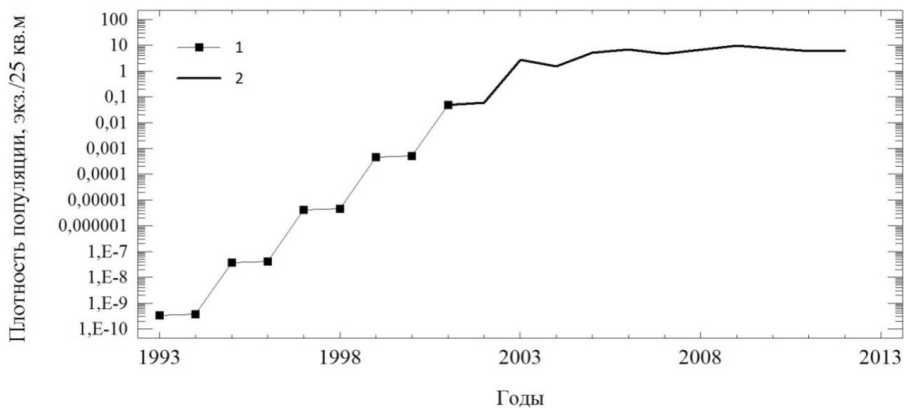


Рис. 7.11. Динамика обилия в исследовательский уловах амурского чебачка в Кременчугском (а) и Днепродзержинском (б) водохранилищах. По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, б. (в печати).

1 – восстановленные данные уловов мальковой волокуши,

2 – фактические уловы мальковой волокуши.

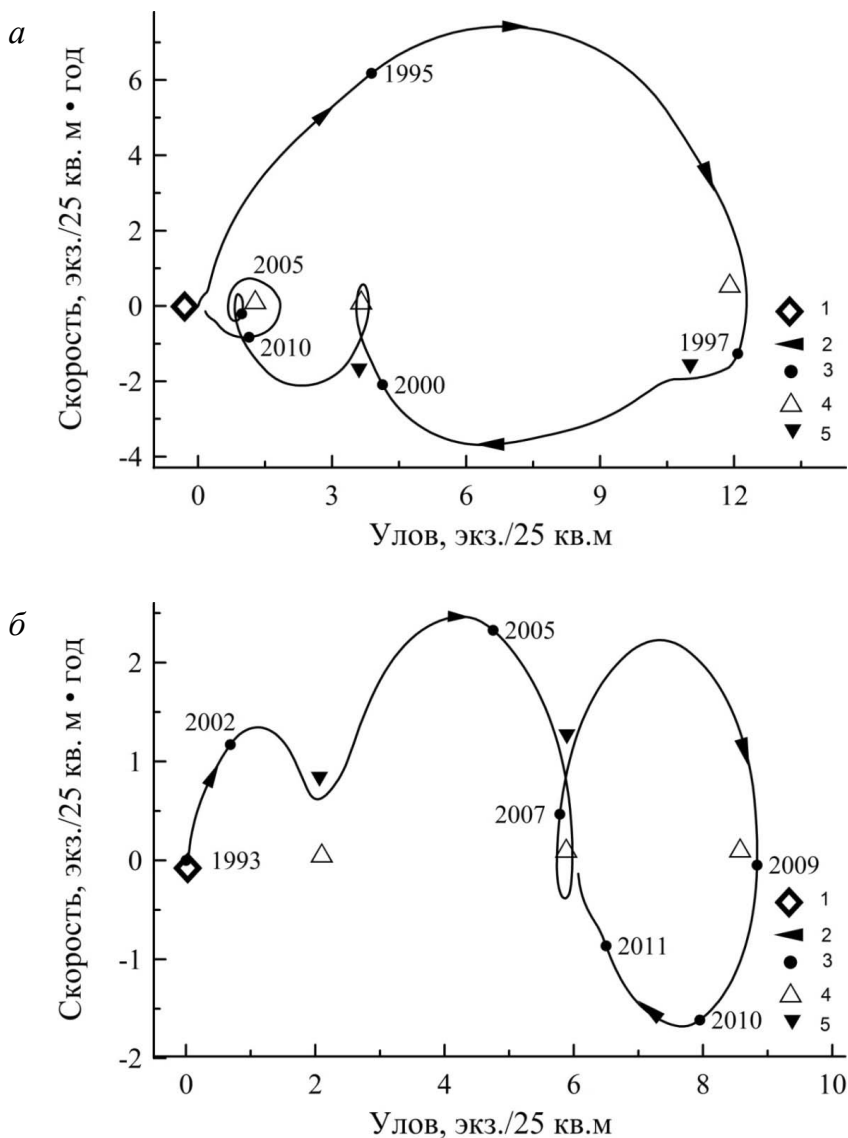


Рис. 7.12. Динамический фазовый портрет обилия в уловах амурского чебачка в Кременчугском (а) и Днепродзержинском (б) водохранилищах: 1 – начальное состояние, 2 – направление перемещения системы, 3 – состояние популяции в год, указанный рядом с кривой, 4 – устойчивое состояние, 5- критическая точка. По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, б. (в печати). популяции уменьшается до уровня 0,2 экз./25 м².

В Днепродзержинском водохранилище период накопления численности длился с 1993 по 2001 гг. При этом, третья фаза натурализации вероятнее всего, также началась в год вселения. За это время в водоеме появилось, созрело и отнерестилось четыре последовательных поколения. В результате плотность по-

пуляции увеличилась настолько, что вид стал регистрироваться в уловах мальковой волокуши – 0,05 экз./25 м² в 2001 г. После нереста поколения рыб 2001-го года рождения в 2003 г обилие амурского чебачка возросла на два порядка – до 2,7 экз./25 м² (рис. 7.11 б). Траектория движения системы на фазовом портрете, как и для Кременчугского, представляет собой выпуклую дугу с переходом в равновесное состояние в 2003 г.

Далее (с 2004 г.) началась IV фаза натурализации, на которой, в отличие от предыдущего водоема, численность популяции продолжала расти, но с меньшей скоростью (рис. 7.11 б). В целом, плотности амурского чебачка в рассматриваемых водоемах – величины одного порядка. Однако, если в озеровидном Кременчугском плотность популяции к 2000-м гг. годам снизилась до величин 1–3 экз./25 м², то в русловом Днепродзержинском – популяция была на пике численности при плотности 6-10 экз./25 м².

7.2.4.2. Потенциальная скорость роста и тенденции изменения удельных скоростей роста численности популяций на разных фазах натурализации.

Прохождение фаз натурализации и дальнейшая роль вида в экосистеме определяется скоростью и временем прохождения фаз. Одна из таких характеристик – потенциальная скорость роста или максимальная удельная скорость экспоненциального роста на III фазе натурализации. Она оказалась выше у популяции амурского чебачка в Днепродзержинском водохранилище руслового типа по сравнению с данным показателем Кременчугского озеровидного – 3,5 и 2,6 год⁻¹ соответственно. При этом, на третьей фазе натурализации в обоих водохранилищах процессы роста численности преобладали над процессами убывания (табл. 7.4).

Таблица 7.4. Удельная скорость роста амурского чебачка на различных фазах натурализации в озеровидном и русловом водохранилищах. По: Терещенко, Христенко, Котовская, Терещенко, б. (в печати).

Годы	Фаза натурализации	Удельная скорость изменения численности популяции, год ⁻¹			δ
		Средняя	Максимум	Минимум	
Озеровидное (Кременчугское) водохранилище					
	I, II	–	–	–	–
1989-1997	III	2,6; 2,8; 0,6	7,5; 7,5; –	0,2; 0,2; –	6,8; 7,1; –
1998-2012	IV	0,4; 0,3; 0,5	1,2; 0,4; 1,2	0,01; 0,01; 0,2	0,1; 0,2; 0,1

Русловое (Днепродзержинское) водохранилище					
	I, II	–	–	–	–
1993-2003	III	3,5; <u>3,5</u> ; –	11,5; <u>11,5</u> ; –	0,7; <u>0,7</u> ; –	13,0; <u>13,0</u> ; –
2004-2012	IV	1,0; <u>1,0</u> ; 1,0	3,9; <u>3,8</u> ; 3,9	0,1; <u>0,2</u> ; 0,01	1,5; <u>2,0</u> ; 1,4

Примечание. Среднюю скорость изменения численности популяции рассчитывали в трех вариантах: 1) по модулю взяты все значения скорости на данной фазе натурализации (приведено полужирным); 2) взяты только положительные значения (отмечено подчеркиванием); 3) по модулю взяты только отрицательные значения скорости (отмечено курсивом).

На четвертой фазе соотношение удельных скоростей исследуемых популяций значительно отличалось. Так, у амурского чебачка озеровидного водохранилища на 10 лет снижения численности приходилось 6 лет повышения, поэтому на данной фазе превалировала тенденция к снижению плотности популяции. Учитывая вышеизложенное, можно предположить дальнейшее снижение этого показателя.

У амурского чебачка руслового Днепродзержинского водохранилища на аналогичной фазе натурализации на 3 года снижения численности популяции приходится 5 лет повышения. При этом, средние и максимальные значения удельных скоростей роста увеличения и снижения сходны, поэтому превалировала тенденция к увеличению численности популяций.

В исследуемых водохранилищах отсутствуют видоспецифичные для амурского чебачка хищники (Лишев, 1950). Кроме того, в последнее время сложились благоприятные условия для освоения этим видом водохранилища руслового типа: наличие свободных экологических ниш в заросшей литорали и уменьшение скорости течения в связи с практически полной остановкой работы водозаборного канала Днепр-Донбас. Исходя из высокой потенциальной скорости роста данной популяции, вероятен всплеск численности амурского чебачка в ближайшие годы.

7.3. Сравнительный анализ удельной скорости роста численности у видов-вселенцев

В результате проведенной работы удалось получить в различных водохранилищах Волжского и Днепровского каскадов динамические характеристики популяции четырех видов, которые в процессе натурализации достигли высокой численности.

На примере обоих анализируемых видов Рыбинского водохранилища установлено, что минимальные удельные скорости изменения численности вселенца отмечены на фазе размножения (II), а максимальные на фазе стабилизации в режиме флуктуации численности (IVб). Для тюльки водохранилищ Днепроовского каскада показано, что минимальные удельные скорости изменения численности вселенца в исследованных водохранилищах были на фазе стабилизации в режиме флуктуации численности (IVб), а максимальные – на фазе экспоненциального роста (III).

Хотя максимальные уловы корюшки превышали уловы тюльки, но скорость изменения численности (включая и значение потенциальной скорости роста численности популяции) тюльки была выше, чем у снетка. Ранее было показано, что при продвижении тюльки по водохранилищам Волги и Днепра на север снижается максимальная удельная скорость роста ее численности (Tereshchenko, Tereshchenko, 2010), что, вероятно, связано с влиянием температурных условий водоема, как на эффективность размножения вида-вселенца, так и на развитие его кормовой базы. Такая же закономерность, очевидно характерна и для популяций корюшки, но уменьшение скорости изменения численности у нее должно быть при продвижении к югу, поскольку снеток – вид арктического пресноводного комплекса. Необходимо обратить внимание, что в Рыбинском водохранилище у тюльки самая северная популяция, у корюшки же популяция находится рядом с материнской. Все это говорит о том, что черноморско-каспийская тюлька по сравнению с озерной корюшкой может быть охарактеризована как более эффективный вселенец, способный потенциально оказать более существенное воздействие на экосистему по сравнению с воздействием корюшки

Особый интерес представляет такой популяционный показатель вселенца, как потенциальная скорость роста. Выявлена тенденция снижения данного популяционного параметра при продвижении тюльки вверх по водохранилищам Днепра. Так, для тюльки Каховского водохранилища он равен 4.8 год^{-1} (Tereshchenko, Tereshchenko, 2010), тогда как у популяций Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ по имеющимся данным он равен соответственно 1.7 год^{-1} и 2.7 год^{-1} . Аналогичная тенденция прослеживается и для водохранилищ Волжского каскада, а также в объединенной выборке водохранилищ Понто Каспийского стока.

Нами рассмотрены четыре успешно натурализовавшихся и достигших высокой численности вселенцев. Наибольшая потенциальная скорость естественного роста численности популяции из них отмечена у южных популяций тюльки и амурского чебачка (табл. 7.5).

Таблица 7.5. Потенциальная скорость естественного роста численности популяции вселенца в различных водоемах бассейна Понто Каспия.

Вид	Водохранилище	Географическая широта, °с.ш.	Потенциальная скорость естественного роста численности, год ⁻¹
Амурский чебачек	Кременчугское	49	2,6
	Днепродзержинское	48	3,5
Корюшка	Рыбинское	58	1.0
Пухлощекая рыба-игла	Кременчугское	49	1.3
	Днепродзержинское	48	1,6
Гюлька	Днепродзержинское	48	1.7
	Каховское	46.3	4.9
	Кременчугское	49	2.7
	Куйбышевское	55	3.6
	Рыбинское	58	2.1

Глава VIII

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РАССЕЛЯЮЩИХСЯ ВИДОВ

8.1. Генетическое разнообразие у расселяющихся в Понто-Каспийском бассейне видов

В предшествующих главах мы постарались показать, что процесс расселения имеет основополагающее значение для развития фаун и видового разнообразия. Предполагается, что виды, расселяясь и натурализуясь на новых местообитаниях, могут обуславливать существенные перестройки в аборигенных биотах, такие как массовые вымирания, видообразование, формирование новых экосистем (Wilson et al., 2009). Антропогенное влияние на процесс расселения, как правило, проявляется в придании ему значительного ускорения, что дало основания сопоставлять силу этого влияния с глобальными геологическими событиями прошлого, нередко даже превосходя его (Vermeij, 2005; Ricciardi, 2007). Помимо экологических, причинами успешных вселений полагаются история происхождения видов, конкретнее генеалогия видов и их популяций, а также генетические особенности и скорости адаптивного ответа (van der Velde et al., 2006; Sax et al., 2007; Shön, 2007; Wilson et al., 2009). Определение роли генома в формировании адаптивных ответов при освоении новых территорий и при смене местообитания – одна из наиболее существенных задач в понимании трендов эволюции и проблемы приспособленности (Felsenstein 1985; Harvey, Pagel 1991; Langerhans, DeWitt, 2004). Согласно Дж. Вилсону с соавторами (Wilson et al., 2009) успех и скорости вселений определяются шестью основными типами расселений: цен-

тробежное расширение ареалов (leading-edge dispersal), расселение по коридорам (corridor), расселение прыжком (jump dispersal), пошаговое расселение (extreme long-distance dispersal = step by step dispersal), многократные экспансии (mass dispersal), антропогенные интродукции (cultivation = acclimatization). В настоящее время основной тенденцией в преобразовании генетической изменчивости при вселениях полагается концепция снижения генетического разнообразия. Согласно классическим представлениям имеются две альтернативные концепции генетической стратегии адаптации вида при расширении своего ареала. Одна из них предполагает, что новые, краевые популяции обладают более низким уровнем генетической, а соответственно и морфологической и физиологической изменчивости, чем центральные, материнские популяции (Dobzhansky, 1951). Этот результат достигается или вследствие "эффекта основателя" – новые популяции образованы немногочисленными особями, что обуславливает повышение значимости дрейфа генов, приводящего к изменениям уровней генетического разнообразия, или реализации принципа "горлышка бутылки" – в процессе проникновений на новые территории лишь немногие особи с определенными генотипами достигают их. В результате расселения, на новые территории с иными условиями существования проникают отдельные особи с определенными генотипами, наиболее приспособленные к данным условиям. Соответственно, традиционная концепция адаптогенеза в краевых популяциях предусматривает сужение оптимумов, канализацию морфо-биологической и генетической изменчивости и как прямое следствие – снижение численности (Майр, 1968). Однако, как правило, это оказывается справедливым только в случае существенного уменьшения гетерогенности условий среды на краях ареалов. Другая концепция обосновывает тезис, что, наоборот, краевые популяции обладают более высоким уровнем генетического разнообразия вследствие большего разнообразия условий существования на новых территориях и большей "требовательности" среды к адаптивным качествам вида (Вавилов, 1932; Carson, 1959). Также Э. Майром (1968) было выдвинуто предположение, что некоторые виды обладают генетической предрасположенностью к активной ареальной экспансии. Р. Левонтин (1978) характеризовал такие виды, как обладающие "избыточной генетической изменчивостью". Отмечено также принципиальное отличие расселений из приледниковых рефугиев. Согласно мнению Н. И. Вавилова (1932) популяции рефугиев всегда характеризовались необычайно высокими значениями фенотипического и генетического разнообразия. Этот тезис подтвержден и в настоящее время (Bialozyt et al., 2006; Westphal et al., 2008). Послеледниковые расселения в свете современных моделей рассе-

ления демонстрируют снижение генетической изменчивости в новых областях и одновременно увеличение адаптивного потенциала на границах зон расселения (Pearman et al., 2008). На примере 23 видов деревьев и кустарников в Европе обнаружено, что уровень аллельного разнообразия был самым высоким в рефугиальных популяциях, а гетерозиготность более высокая в зонах интергадаций рефугиев (Petit et al., 2003). В связи с этим была сформулирована гипотеза о роли рефугиев в обеспечении прыжкового способа расселения. Показано, что в этом случае потеря генетического разнообразия при расселении может значительно облегчаться путем поддержания более высокого уровня генетической изменчивости на границах, тем самым увеличивая потенциал для дальнейшего расселения и поддержания высокого уровня гетерозиготности на новоосваиваемых территориях (Bialozyt et al., 2006).

Учитывая значительную широтную протяженность рек Русской равнины Понто-Каспийского стока, разнообразие грунтов, климатическую зональность, изменения объемов и характера водосбора на разных участках, расселение морских, преимущественно эстуарно-лиманских видов проходило по отчетливо выраженным градиентам минерализации, гидродинамики, температуры, кислорода, кормовых ресурсов. Ряд видов продемонстрировали настолько успешную адаптацию к новым условиям, что образовали многочисленные популяции и вошли в число доминирующих компонентов своих сообществ почти во всех водохранилищах Волги, включая водохранилища Верхней Волги и Волго-Балтийского водного пути (Slynko et al., 2002; Slynko et al., 2011). Это позволяет предполагать, что в качестве основного типа расселений использовались типы расселений - «коридор» или же «пошаговое расселение» на протяжении речных бассейнов Понто-Каспийского стока. В связи с реализацией программ интродукций в более южных, соответственно нижних частях этих речных бассейнов, преимущество получил культивационный способ, хотя в некоторых случаях (солнечный окунь, рыбец) имеются свидетельства, что после периода акклиматизаций началось самостоятельное расселение и увеличение численности этих видов. У ряда активно экспансировавших в Понто-Каспийском бассейне видов на основании собственных и литературных данных (Vuorinen et al., 1981; Локшина, 1983; Konishi et al., 2003; Stepien et al., 2009a; Weese et al., 2012) сравнены уровни генетического разнообразия в новообразованных и материнских популяциях (**рис. 8.1**).

Установлено, что только у двух из рассмотренных 6 успешно экспансирующих видов сохранены высокие уровни генетического разнообразия, у остальных четырех наблюдалось значимое снижение. При этом только у одного из видов наблюдалось сохранение высокого генразнообразия на всех частях но-

воприобретенного ареала – у бычка-кругляка, у черноморско-каспийской тюльки подобный эффект присутствовал только в бассейнах Волги и Дона, а в бассейне Днепра отмечено падение генетического разнообразия.

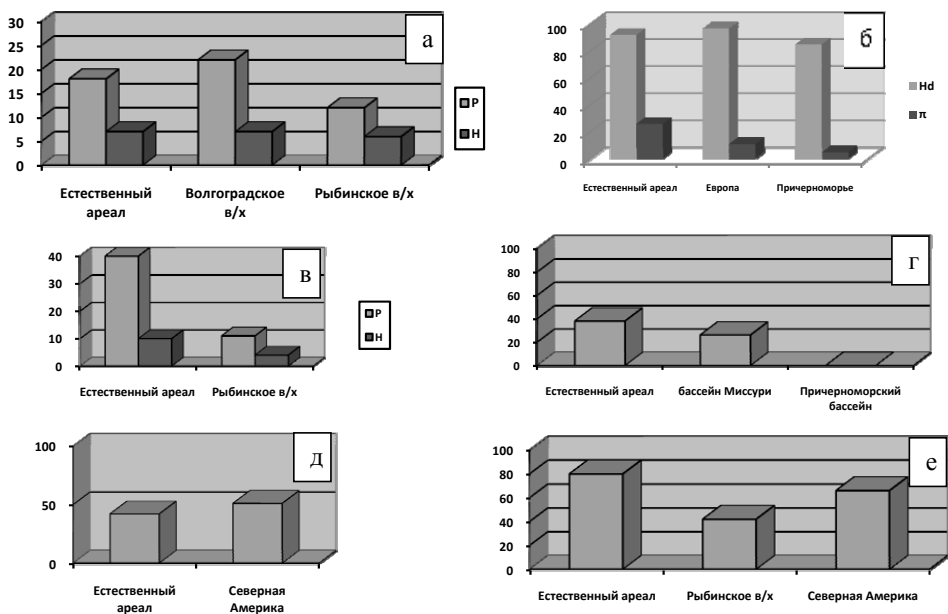


Рис. 8.1. Уровни генетического разнообразия в материнских и новоприобретенных частях ареалов у черноморско-каспийской тюльки (а), амурского чебачка (б); ряпушки (в), бычка-кругляка (д); солнечного окуня (г); трубконосого бычка (е). Обозначения: P – доля полиморфизма, H – гетерозиготность, Hd – генетическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие. Генетическое разнообразие черноморско-каспийской тюльки, амурского чебачка и ряпушки оценивалось на основании изменчивости локусов, кодирующих изоферменты, а для остальных видов Hd – на основании изменчивости локуса *cyt b* мтДНК.

8.2. Генетическая изменчивость в материнском ареале

Основной парадокс расселений заключается в том что, несмотря на действие эффектов «основателя» и «горлышка бутылки» уровень генетического разнообразия в новых популяциях, как правило, не ниже, а нередко и выше, чем в популяциях донорах (Lee, 2002; Hufbauer, 2008). Одним из основных предположений, позволяющим объяснить данный парадокс, служит представление о высоком уровне генетического разнообразия в популяциях донорах и простран-

ственно-временной множественности вселений (Wilson et al., 2009; Boubou et al., 2011). Такое разнообразие, в особенности наличие большого числа редких вариантов, создает предпосылки для обеспечения устойчивых адаптаций на новых местах обитания даже при малом количестве вселяющихся особей (Weinig et al., 2007). При этом существенную роль для успешных инвазий играет наличие у вселяющегося вида тесной взаимосвязи генетической и фенотипической изменчивости, в особенности изменчивости пластических признаков (Weinig et al., 2007; Smith, 2009).

Бычок-кругляк (*Neogobius melanostomus* (Pallas)) – один из наиболее широко расселившихся в пресноводных экосистемах видов, эстуарно-лиманного солоноватоводного комплекса эндемиков Понто-Каспийского бассейна (Skora, Stolarski, 1995; Fuller et al., 1999; Corkum et al., 2004; Slynko et al., 2011; Semenchenko et al., 2011). Естественный ареал бычка-кругляка включает бассейны Черного, Мраморного, Азовского и Каспийского морей, а также низовья рек, впадающих в них (Берг, 1949). Начиная с последнего десятилетия XX века, наблюдалась успешная экспансия данного вида практически на всем протяжении речных бассейнов Понто-Каспийского стока (Дунай, Днестр, Днепр, Дон, Волга). По системе каналов бычок-кругляк проник и обосновался в заливах, речных и озерных экосистемах бассейна Балтийского моря. С балластными водами судов был интродуцирован и сформировал многочисленные популяции в Северной Америке (бассейн Великих Озер). На основании анализа локусов мтДНК и микросателлитов было установлено, что данный вид характеризуется высоким уровнем генетической изменчивости (Dougherty et al., 1996; Stepien et al., 2005; Brown, Stepien, 2008; Neilson, Stepien, 2009a). По основному филогеографическому маркеру, локусу *cyt b* мтДНК описано свыше 80 гаплотипов. При этом в частности показано, что наибольшее гаплотипическое разнообразие присуще популяциям Черноморского бассейна которые, как удалось установить, стали основным источником происхождения большинства популяций Балтийского бассейна и Великих Озер США. В ходе анализа популяций из различных локальностей именно материнской части ареала (заливы, лиманы Северо-Западного побережья Черного моря и побережья о-ва) кругляка нами выявлено 8 гаплотипов (Слынько и др., 2014a). Один из гаплотипов наиболее массово представлен в изученных популяциях и обозначен, как основной гаплотип – H1 (табл. 8.1). Остальные гаплотипы являются редкими и уникальными, т.к. как правило, они обнаруживались у единичных экземпляров. Два гаплотипа из семи являются результатом транзиций (H3, H4), остальные пять - произошли вследствие сложных замен или трансверсий.

Таблица 8.1. Распределение гаплотипов в популяциях бычка-кругляка из северо- западной части бассейна Черного моря.

Гаплотип	Водоем								Всего
	Одесский залив	Тилигульский лиман	Хаджибейский лиман	Днестровский лиман	Джарылгачский залив	Озеро Ялпуг	Озеро Сасык	Змеиный остров	
H1	2	5	5	4	0	5	4	4	29
H2	0	0	0	0	4	0	0	0	4
H3	0	0	0	0	0	0	1	0	1
H4	1	0	0	0	0	0	0	0	1
H5	1	0	0	0	0	0	0	0	1
H6	1	0	0	0	0	0	0	0	1
H7	0	0	0	1	0	0	0	0	1
H8	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Всего	5	5	5	5	5	5	5	4	39

При анализе частоты встречаемости и пространственного распределения гаплотипов (табл. 8.1) в выборках с острова Змеиный, озера Ялпуг, Тилигульского и Хаджибейского лиманов, всего 19 особей, обнаружен только основной гаплотип - H1. Гаплотипы H2 (замена G на C в 182 позиции) и H8 (замена A на T в 362 позиции) оказались характерными для Джарылгачского залива. Кроме того, гаплотип H2 обнаружен у четырех особей из пяти, основной гаплотип в данной выборке не выявлен. Выборка из Одесского залива характеризуется наибольшим генетическим разнообразием, на пяти особях показано наличие четырех гаплотипов (H1- основной, H4 с заменой C на T в 404 позиции, H5 с заменой C на A в 10 позиции, H6 с заменой G на T в 363 позиции). В Днестровском лимане и озере Сасык отмечено по одному редкому гаплотипу H7 (замена C на A в 119 позиции) и H3 (замена C на T в 323 позиции), соответственно. В выборках из Одесского и Джарылгачского заливов показано наибольшее количество редких вариантов, кроме того, гаплотип H2 (Джарылгачский залив), предположительно может иметь селективную ценность, т.к. обнаружен у большинства особей из этой выборки. В итоге, уровень генетического разнообразия бычка-кругляка из популяций северо-западной части черноморского бассейна по М. Неи (Nei, 1987) составил 0.47 ± 0.07 . При проведении

кластерного анализа установлено, что шесть выявленных гаплотипов, включая основной, сформировали единую группу (**рис. 8.1**). Сюда вошли все гаплотипы из Одесского залива, и по одному редкому варианту из Днестровского лимана (H7) и Джарылгачского залива (H8). С индексами бутстрепп поддержки 57 и 46 обособились один редкий гаплотип из выборки озера Сасык (H3) и гаплотип H2, наиболее массово представленный в выборке Джарылгачского залива. Надежно дистанцированы гаплотипы бычка-кругляка из Севастопольской бухты и Каспийского моря (ame75, ame31 индекс бутстреп поддержки составил 63 и 55, соответственно).



Рис. 8.1. Древо Neighbor Joining, отражающее филогенетические взаимоотношения между выявленными вариантами нуклеотидной последовательности (гаплотипами) цитохрома *b* бычка-кругляка. В узлах ветвления указаны бутстрепп-поддержки. Внизу рисунка указана единица измерения длин ветвей — 0,02 нуклеотида. При построении схемы использованы данные GenBank: бычок-кругляк - ame75 (Севастопольская бухта), ame31 (Каспийское море) (табл. 8.2) и бычок - рыжик - NC.

В результате анализа данных NCVI выявлено, что основной гаплотип H1 идентичен гаплотипу HA, описанному Доггерти с соавторами (Dougherty et al., 1996) на участке последовательности гена *сyt b* длиной 365 п.н., но отличается от основного гаплотипа бычка-кругляка в работе Браун и Степиен (Brown, Stepien, 2008) отсутствием трех нуклеотидных замен в позициях 425, 428, 431 (ame75). Также, установлено, что в популяциях бычка-кругляка Черного моря Доггерти обнаружил два редких гаплотипа (HD, HE) и 13 гаплотипов выявлено по данным Браун и Степиен. Семь новых гаплотипов, выявленных в данной работе хорошо

дополняют известное на сегодняшний день разнообразие вариантов нуклеотидной последовательности фрагмента гена *cyt b* бычка-кругляка из популяций Черного моря. Две нуклеотидные замены, соответствующие гаплотипам H2 и H3 сходны с описанными в работе Браун и Степиен под номерами EU331219 и EU331213, соответственно. Причем, замена нуклеотида G на C в 182позиции, также как в настоящем исследовании, характеризуется наибольшей представленностью (4 особи из 37).

Близкородственный характер всех гаплотипов, как новых, так и описанных ранее, подтверждается при построении медианной сети (рис. 8.2). Базовым для всей данной группы выступает гаплотип H1.

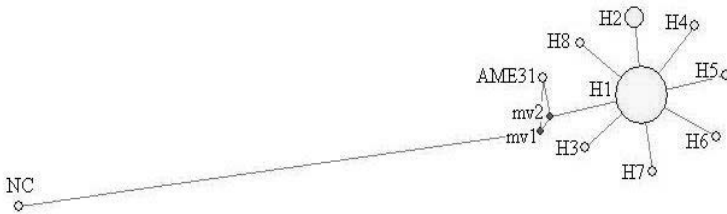


Рис. 8.2. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b*, выявленных в популяциях бычка – кругляка *N. melanostomus* (Pallas) в сравнении с бычком – рыжиком *N. cephalargis* (Pallas). Диаметры окружностей соответствуют частотам гаплотипов; *ame31* - бычок-кругляк; *mv* – медианные векторы, представляют собой гипотетические гаплотипы.

Следует отметить, что никакой отчетливой связи пространственного распределения гаплотипов и их частот с обитанием популяций бычка - кругляка в водоемах с разной соленостью не обнаружено.

При анализе уровней морфологической изменчивости по совокупности 17 индексов пластических признаков обнаружена достоверная связь с гаплотипическим разнообразием в разных локальностях. При уровне значимости $p < 0.05$ отмечена достоверная связь между CV, % и гаплотипическим разнообразием (H) в исследуемых выборках (коэффициент корреляции $r = +0.94$). Популяции с более высокими уровнями коэффициента вариации характеризовались большим количеством гаплотипов.

Можно констатировать, что популяции бычка-кругляка из ключевой для расселений нативной части ареала охарактеризовались даже более высоким гаплотипическим разнообразием, чем отмечалось ранее. Это в целом согласуется с высказанным предположением о наибольшем генетическом разнообразии бычка-

кругляка в Черноморской части ареала (Brown, Stepien, 2008). Высокое генетическое разнообразие в исходной, нативной части ареала и ее положительная связь с изменчивостью морфологических признаков предоставляет необычайно широкие возможности для успешных экспансий, что и подтверждается масштабами экспансии бычка-кругляка. Более того, при этом депрессивные последствия эффектов основателя и горлышка бутылки в значительной степени нивелируются и, как предполагается, многократность вселений при наличии высокого генетического разнообразия в донорских популяциях целиком компенсирует негативные последствия и обеспечивает успех колонизации (Joe, Darling, 2007).

8.3. Генетическая изменчивость при расселениях

8.3.1. Внутривидовая дифференциация

В качестве основного материала анализа избраны два пелагических вида – северный вселенец – ряпушка и южный – тюлька. В отличие от озерной формы корюшки - снетка, ряпушка в настоящее время не покинула завоеванные территории, хотя бы в пределах Верхней Волги, что и позволяет провести более адекватное сравнение вариаций генетической изменчивости. Ряпушка – представитель семейства Сиговых рыб, типичный обитатель пресноводных лимновидных водоемов Северо-Восточной Европы (бассейны Белого и Балтийского морей). Материнская по отношению к волжским водохранилищам популяция расположена в оз. Белом. После создания каскада к середине 1980-х гг. ряпушка постепенно достигла водохранилищ Нижней Волги, однако в настоящее время устойчивая популяция ряпушки сохраняется только в Рыбинском водохранилище бассейна Верхней Волги. Как в случае тюльки, так и ряпушки в системе водохранилищ Волги были реализованы «коридорная» (преимущественно по руслу Волги) и «пошаговая» модели расселения (рис. 8.3). Шаги расселения отчетливо детерминировались по времени и пространству самими водохранилищами. Известно, что при пошаговой модели расселения генетическое разнообразие последовательно снижается по мере удаления от источника, а степень пространственной генетической дифференциации возрастает (Майр, 1968; Williamson, 1996). Наиболее отчетливо эти закономерности реализуются у оседлых организмов, или же имеющих прикрепленную или оседлую стадию в своем жизненном цикле. В случае же наличия продолжительной стадии свободноплавающей личинки или же для пелагических видов не исключено заметное замедление процесса утери генетического разнообразия и возникновения пространственной гетерогенности (Müller, 2001).

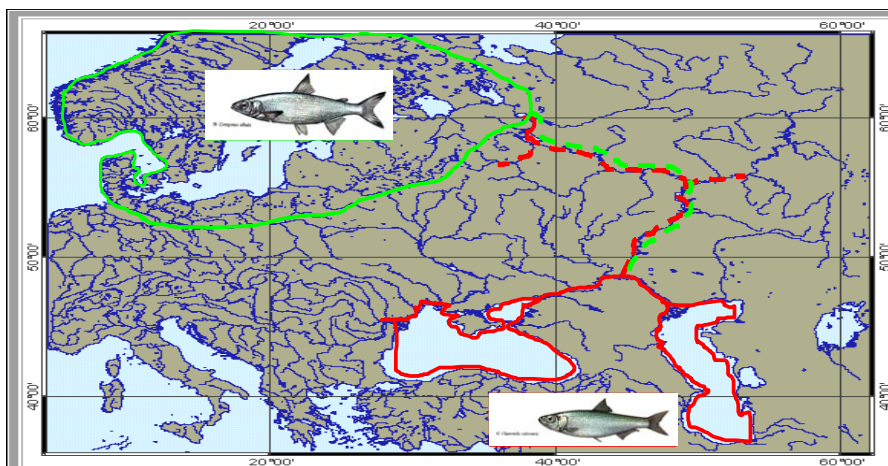


Рис. 8.3. Карта-схема естественных ареалов (сплошные линии) и путей расселения (пунктирные линии) в бассейне Волги ряпушки (зеленый цвет) и тюльки (красный цвет)

На основании анализа изменчивости 23 генетических локусов, кодирующих изоферменты (Слынько, Лапушкина, 2003), установлено, что ряпушка в ходе своего проникновения в Волгу в значительной степени потеряла свое генетическое разнообразие. Так, если в центре ареала (озера Финляндии) доля полиморфизма (P) и средняя гетерозиготность (H) составляют у ряпушки соответственно 52% и 8% (Vuorinen et al., 1981), в озерах Северо-Запада России – 28% и 12% (Локшина, 1983), то в Рыбинском водохранилище эти величины всего 11% и 4%. У тюльки же в водохранилищах Волги значения P составляли 18-20%, а H – в Горьковском – 10%, Рыбинском – 6-12%, в Ивановском – 11%, а в Волгоградском – 7%. В материнской части ареала в Каспийском море уровень полиморфизма составлял 22 %, а гетерозиготность – 7%. Наблюдаемое уменьшение генетического разнообразия у ряпушки на новоосвоенных акваториях обусловлено тем, что ряд полиморфных в материнской части ареала локусов уже в Рыбинском водохранилище фиксированы по одному из аллелей. В мономорфное состояние переходят локусы MDH, LDH, ME и IDH. У тюльки же на всем протяжении Волги значения полиморфизма практически совпадают со значениями в материнской части ареала, а колебания гетерозиготности, рассчитанной только по полиморфным локусам незначительны (**рис. 8.4**). Из всех проанализированных локусов только по LDH наблюдается четкая дифференциация между материнской и всеми волжскими популяциями, хотя в пределах как волжских, так и шекснинских популяций дифференциации по частотам аллелей нет. Отсутствие сколь-либо значимой дифференциации стад тюльки подтверждается, как

значениями коэффициента отбора и высокой степенью сбалансированности частот аллелей в большей части волжских популяций тюльки (рис. 8.4), так и данными по анализу пространственной подразделенности (табл. 8.2).

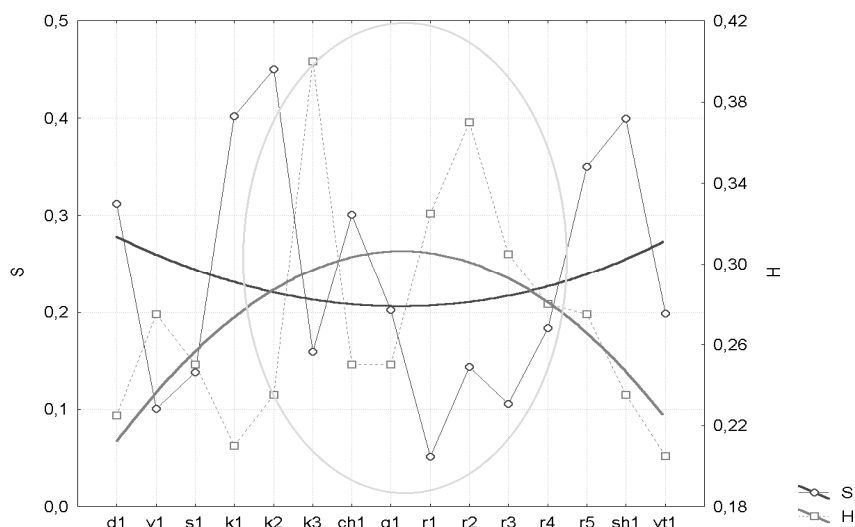


Рис. 8.4. Изменчивость генетического разнообразия (H), рассчитанных по совокупности только полиморфных локусов и параметров отбора (S) в выборках тюльки по системе волго-балтийского водного пути. — \bigcirc — зона генетической сбалансированности. $d1$ – Северный Каспий у берегов Дагестана, $v1$ – Волгоградское в/х, $s1$ – Саратовское в/х, $k1$ – $k3$ – Куйбышевское в/х, $ch1$ – Чебоксарское в/х, $g1$ – Горьковское в/х, $r1$ – $r5$ – Рыбинское в/х, $sh1$ – Шекснинское в/х, $vt1$ – Ивановское в/х, район г. Тверь.

Таблица 8.2. Пространственно-генетическая дифференциация стад тюльки Волго-Шекснинских водохранилищ

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
Me-1	0.060	0.079	0.020
Me-2	-0.028	-0.008	0.020
Ldh-A	-0.011	0.005	0.016
Aat-1	0.159	0.190	0.036
Est-D	0.094	0.137	0.048
Средние	0.040	0.064	0.025

Условные обозначения: F_{IS} – коэффициент субпопуляционной подразделенности, F_{IT} – коэффициент индивидуальной подразделенности, F_{ST} – коэффициент популяционной подразделенности.

Основной вклад в формирование общей генетической изменчивости по проанализированным полиморфным локусам вносится индивидуальной изменчивостью. Только в случае ААТ отмечено незначительное повышение вклада субпопуляционной изменчивости, однако при этом возрастает и индивидуальная изменчивость. Следовательно, на всем протяжении Волги от Волгоградского водохранилища, до Ивановского и Шекснинского водохранилищ включительно, располагается обширная панмиксная популяция тюльки с высокой степенью генетической однородности. Фактор естественного отбора действует в направлении поддержания высокого генетического разнообразия, усиливаясь даже в случае незначительных падений уровня гетерозиготности. Таким образом, ряпушка расширяла свой ареал по Волге в полном соответствии с моделью пошагового расселения, сопровождавшегося потерями генетического разнообразия. Учитывая, что численность популяций оставалась высокой, то вероятней всего в отношении ряпушки действовал механизм «горлышка бутылки», на новых местообитаниях адаптивное преимущество получали отдельные генотипы. По-видимому, основным способом расселения ряпушки стал пассивный скат через судоходные шлюзы плотин, и достигшие нового водохранилища группы особей подвергались значительному отбору. При этом, вероятней всего сколь-либо ощутимых обратных миграций не происходило, поэтому репродуктивные связи между популяциями из разных водохранилищ были по преимуществу однонаправленными – вниз по течению Волги. Тюлька же, по своим биологическим особенностям, имеет предрасположенность к миграциям против течения, о чем свидетельствуют все ее экспансии по Днепру, Дону и Волге. Особенно выражены эти миграции в нерестовый период. Так в бассейне Верхней Волги нами отмечены массовые заходы тюльки в период нереста в устьевые участки рек Суда, Кондоша и Молога бассейна Рыбинского водохранилища и в р. Тверца в верхней части Ивановского водохранилища. Вместе с тем, тюлька, в особенности ее молодь подвержена и массовому скату вниз по течению. Вероятно, именно такой характер миграций тюльки и определяет устойчивый репродуктивный контакт и обеспечивает постоянство генетических обменов, определяя тем самым генетическую пространственную однородность. Другое немаловажное обстоятельство, определившее столь сильное отклонение генетической изменчивости от теоретически ожидаемых, обусловлено тем, что большинству видов сельдевых (в среднем по семейству Р – 20%, а Н – 7%) присущ высокий уровень генетического разнообразия вида (Кирпичников, 1987; Nevo et al., 1984). Столь высокая генетическая изменчивость, несомненно, обуславливает повышенную устойчивость к факторам отбора. Кро-

ме того, учитывая короткоцикловость данного вида, она предотвращает возможность быстрого снижения генетического разнообразия даже в условиях сильного давления отбора. Представленные данные свидетельствуют, что даже в случае реализации одинаковой модели расселения, генетические основы экспансий оказываются принципиально различными, и вероятно в большей степени определяются северным или южным происхождением расселяющегося вида.

8.3.2. Моделирование динамики генных частот в популяциях тюльки под влиянием факторов естественного отбора

Среди всех исследованных локусов у тюльки наиболее дифференцированным и селективно значимым оказался локус LDH. Именно по изменчивости данного локуса прослеживалась дифференциация Северо-Каспийских и Волжских популяций (рис. 8.5). При этом фактически происходила смена доминирующего по частоте аллеля при переходе от морских популяций к пресноводным. Также по генотипам и аллелям данного локуса хорошо маркировались предпочтения по индексам наполнения кишечника (рис. 8.6) и по концентрации жира в теле (рис. 8.7).

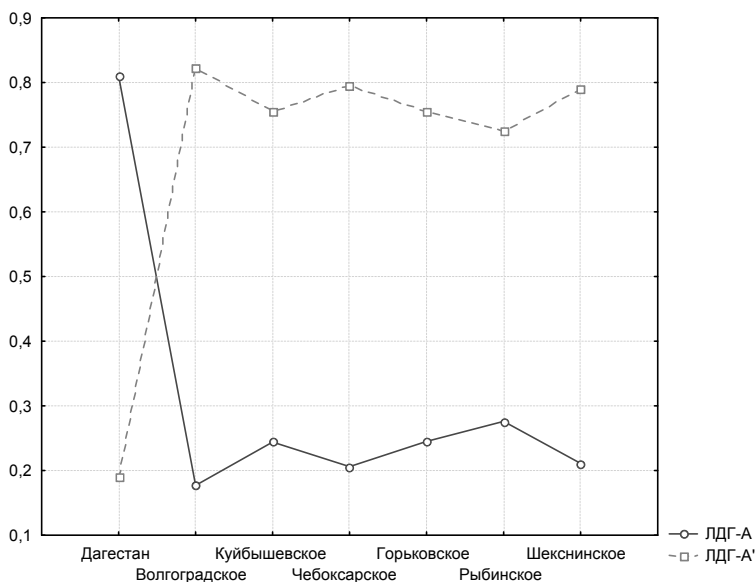


Рис. 8.5. Географическая изменчивость частот аллелей локуса LDH в популяциях тюльки Северного Каспия (Дагестан) и Волжских водохранилищ.

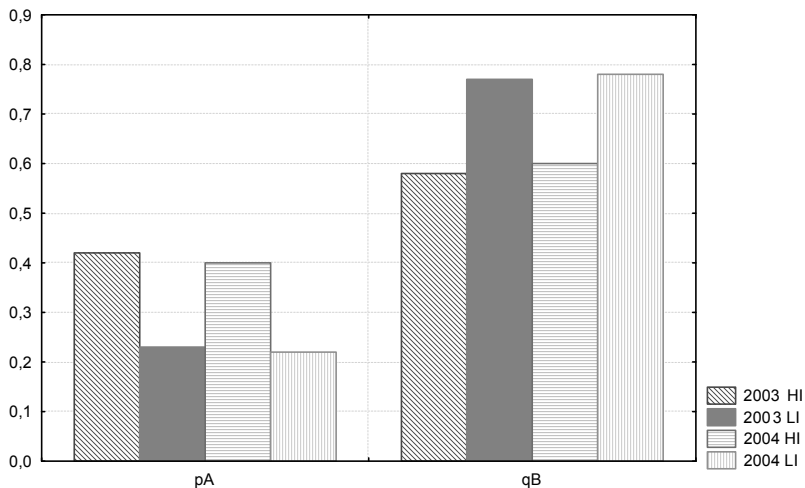


Рис. 8.6. Распределение частот аллелей локуса ЛДГ в группах тюльки с высоким индексом наполнения кишечника (HI: 160-320) и низким индексом (LI: 0,4 - 80) в 2003 и 2004 гг.

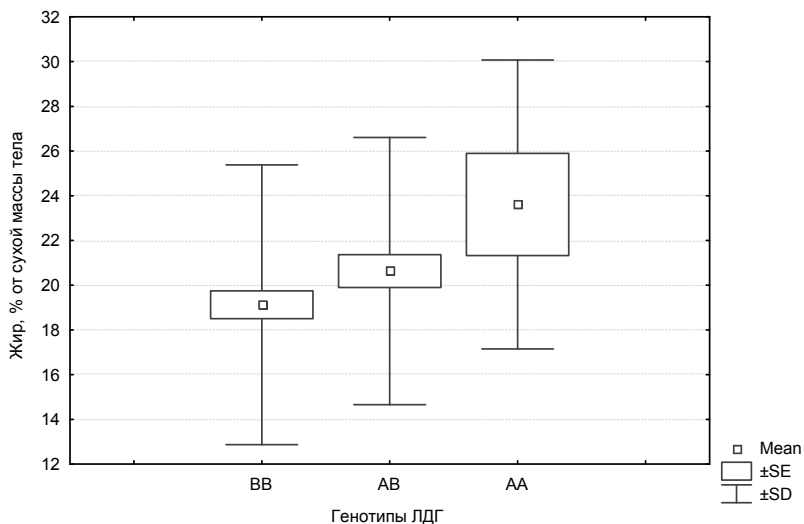


Рис. 8.7. Содержание жира в % от сухой массы у особей тюльки различных генотипов полиморфного локуса ЛДГ в Рыбинском водохранилище.

Наибольшие различия в генных частотах данного локуса отмечены в популяциях тюльки Каспийского моря и саратовских затонов (ныне Волгоградское водохранилище), где, судя по имеющимся сведениям (Берг, 1948), популяция жилой тюльки существует продолжительное время. Для понимания причин

различной изменчивости генных частот необходим анализ действия на их динамику отдельно и совместно различных факторов. Для этого эффективен метод математического моделирования (Абросов, Боголюбов, 1988). Непосредственно при моделировании генных частот (случай для оценки доли аллелей в следующем поколении) использовали модели С. Райта (по Алтухов, 2003). За начальное состояние принимали состояние, при котором частота доли одного из аллелей равна 0.2. Конечным состоянием, к которому должна прийти популяция в результате действия только фактора естественного отбора считали состояние, при котором частота доли этого же аллеля равна 0.7, что близко к реальным частотам Ldh-A'120 популяций тюльки. Далее с помощью итерационной процедуры оценивали число поколений, необходимых для того, чтобы популяция тюльки Каспийского моря перешла в состояние, соответствующее состоянию тюльки саратовских затонов (Волгоградского водохранилища) при различных значениях относительной выживаемости гомо- и гетерозигот. Оценка доли аллелей в следующем поколении основана на следующих формулах (Абросов, Боголюбов, 1988):

$$p_1 = \frac{(p_0^2 \times w_1 + p_0 \times q_0 \times w_2)}{(p_0^2 \times w_1 + 2 \times p_0 \times q_0 \times w_2 + q_0^2 \times w_3)}$$

$$q_1 = 1 - p_1$$

где p_0 , q_0 и p_1 , q_1 – доля аллелей соответственно родителей и потомков;
 w_1 , w_3 и w_2 – относительная приспособленность гомо- и гетерозигот.

Как правило, в условиях водохранилищ тюлька становится половозрелой на втором году (Кияшко и др., 2006; Козловский, 1984; Осипов, Кияшко, 2008; Пушкин, Антонова, 1987; Шевченко, 1991). Поэтому счет останавливали и фиксировали полученные данные, если проходило более 10000 шагов счета (10000 поколений) без достижения результата или если через 5 шагов отмечалось монотонное уменьшение частоты аллеля, т.е. изменения в популяции шли в обратном по сравнению с наблюдаемыми результатами направлении. Расчеты показали, что число поколений, необходимых для перехода популяции тюльки из состояния, соответствующего обитанию в море, к состоянию саратовских затонов при различных сочетаниях относительной приспособленности аллелей изменяется от 2 до 54 поколений (табл. 8.4).

Направленный отбор (рис. 8.8, 8.9), т.е. случай, когда $w_1 > w_2 > w_3$, приводит в зависимости от относительной приспособленности w_2 и w_3 к предельному состоянию ($p_\infty = 1$, $q_\infty = 0$) или к состоянию ($p_\infty = 0$, $q_\infty = 1$). Отмечена только одна траектория движения системы, которая в пределах эволюционного масштаба времени может привести к наблюдаемым различиям (рис. 8.9). Однако, мини-

мальные изменения относительной приспособленности гомо- и гетерозигот приводят к выше описанным случаям.

При балансирующем отборе (**рис. 8.10**), когда относительная приспособленность гетерозигот выше приспособленности гомозигот, схема отбора имеет вид $w_1 < w_2 > w_3$. Такой отбор сам по себе без вмешательства других приводит к промежуточному равновесному (стационарному) состоянию, отличающемуся от состояния, описанных для направленного отбора. При этом достаточно 4 – 23 поколений для того, чтобы прошла инверсия частот аллелей маркерного локуса (**табл. 8.3**). Соотношение относительных приспособленностей гомозигот и гетерозигот, при которых возможен переход популяции тюльки из состояния, соответствующего обитанию в море, к состоянию саратовских затонов приведены в правой части таблицы **8.3**.

Результаты моделирования динамики генных частот в волжских популяциях тюльки показали, что инверсия частот двух альтернативных аллелей маркерного локуса, наблюдаемая в реальной ситуации, теоретически может произойти при действии только фактора естественного отбора и в небольшом масштабе времени, т.е. в пределах 100 лет и менее. В масштабе времени, исчисляемом тысячелетиями, в случае направленности отбора возможна только одна траектория движения системы при узком «коридоре» возможных изменений относительных приспособленностей генотипов, которая может привести к наблюдаемым различиям. При широкой вариабельности приспособленностей инверсия частот аллелей возможна только в случае балансирующего отбора.

Таблица 8.3. Число поколений (n), необходимых для перехода популяции тюльки от состояния Каспийского моря к состоянию саратовских затонов при различных сочетаниях относительной приспособленности аллелей

Приспособленность			n	Доля аллеля p_n	Приспособленность			n	Доля аллеля p_n
w_1	w_2	w_3			w_2	w_1	w_3		
1.0	.1	.1	2	.77	1.0	.7	.1	5	.71
1.0	.1	.3	6	.7	1.0	.7	.2	7	.7
1.0	.2	.1	2	.74	1.0	.8	.1	4	.72
1.0	.2	.3	5	.83	1.0	.8	.2	5	.71
1.0	.3	.1	2	.72	1.0	.8	.3	7	.71
1.0	.3	.3	4	.71	1.0	.8	.4	10	.71
1.0	.3	.4	7	.81	1.0	.8	.5	18	.7
1.0	.4	.1	3	.86	1.0	.9	.1	4	.75
1.0	.4	.3	4	.74	1.0	.9	.2	4	.71
1.0	.4	.5	10	.78	1.0	.9	.3	5	.7
1.0	.5	.1	3	.83	1.0	.9	.4	7	.71
1.0	.5	.3	4	.74	1.0	.9	.5	9	.71
1.0	.5	.5	8	.76	1.0	.9	.6	13	.7

Приспособленность			n	Доля аллеля p_n	Приспособленность			n	Доля аллеля p_n
w_1	w_2	w_3			w_2	w_1	w_3		
1.0	.5	.6	16	.77	1.0	.9	.7	23	.7
1.0	.6	.1	3	.8	1.0				
1.0	.6	.3		.73					
1.0	.6	.5	7	.73					
1.0	.6	.6	11	.75					
1.0	.7	.1	3	.78					
1.0	.7	.3	4	.72					
1.0	.7	.5	7	.74					
1.0	.7	.7	16	.74					
1.0	.8	.1	3	.76					
1.0	.8	.3	4	.71					
1.0	.8	.5	7	.73					
1.0	.8	.7	13	.71					
1.0	.8	.8	25	.7					
1.0	.9	.1	3	.74					
1.0	.9	.3	5	.76					
1.0	.9	.5	7	.72					
1.0	.9	.7	13	.72					
1.0	.9	.9	54	.7					

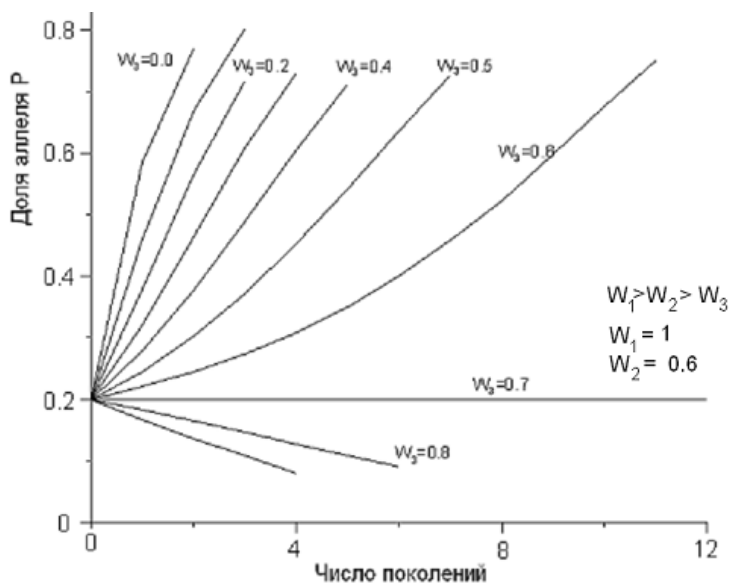


Рис. 8.8. Вариант счета динамики изменения доли аллеля P при направленном отборе в случае относительной приспособленности $W_1 = 1$, а $W_2 = 0.6$.

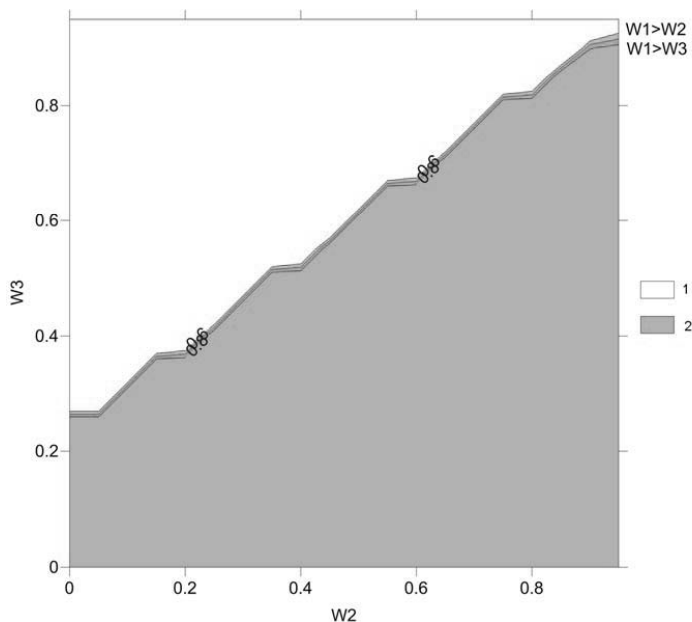


Рис. 8.9. Результаты счета изменения состояния популяции в случае направленного отбора при относительной приспособленности $W_1 = 1$, а W_2 и W_3 различны.
 1 - предельное состояние $p_{\infty} = 1, q_{\infty} = 0$; 2 - предельное состояние $p_{\infty} = 0, q_{\infty} = 1$.

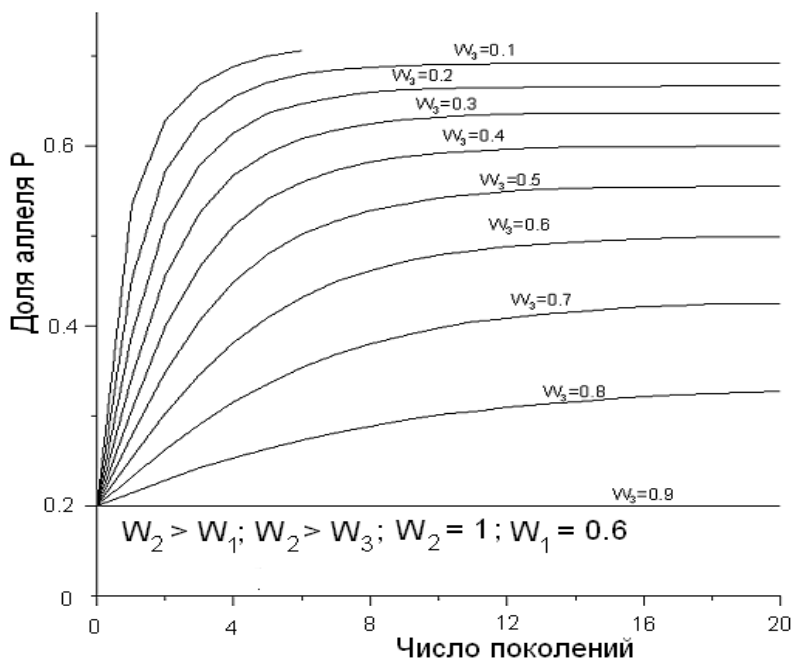


Рис. 8.10. Вариант счета динамики изменения доли аллеля P при балансирующем отборе в случае относительной приспособленности $W_2 = 1$, а $W_1 = 0.6$

8.4. Происхождение популяций расселяющихся видов

Из всех южных видов, расселяющихся в бассейне рек Русской равнины Понто-Каспийского стока, только два вида сумели продвинуться выше 56° с.ш. и сформировать там самовоспроизводящиеся популяции – черноморско-каспийская тюлька и трубконосый бычок. Причины столь очевидного успеха в расселении именно этих видов по нашему мнению вероятней всего кроются в особенностях их происхождения. Успешность в расселении большинства активно расширяющих свои ареалы видов во многом определяется генетической спецификой донорских популяций (Hewitt, 1996). Это особенно актуально для видов с исходным морским ареалом, но в ходе своей палеонтологической истории освоивших пресноводные и солоноватоводные местообитания (Avisé, 1998; Petit et al., 2003).

8.4.1. Черноморско-каспийская тюлька

Черноморско-каспийская тюлька – политипический вид, обитающий в морях и пресноводных водоемах Понто-Каспийского бассейна. В настоящее время ее ареал охватывает Черное, Азовское и Каспийское моря, низовья рек бассейнов этих морей, водохранилища рр. Днепр, Волга, Кама, Маныч, а также озера Чархал и Палеостоми. По Л.С.Бергу (1948) в северо-восточной части Черного моря, Азовском и Каспийском морях и в низовьях рек бассейна этой части Понто-Каспия обитает номинативный вид с номенклатурным названием обыкновенная тюлька, *Clupeonella delicatula* (Nordmann). Основываясь на географической приуроченности и незначительных морфологических различиях Л.С.Берг выделил два подвида тюльки: чархальская тюлька, которая обитает в оз. Чархал и затонах Волги у Саратова, и черноморская тюлька, которая распространена в северо-западной части Черного моря, дельте Дуная, Днестровском, Бугском, Кучурганском и Днепровском лиманах. А.Н.Световидов (1952), также преимущественно на основании географической приуроченности подразделил вид *Clupeonella delicatula* на три подвида – черноморско-азовская, чархальская и каспийская тюлька. В.И.Владимиров (1950) в свою очередь разделил черноморско-азовскую тюльку на два подвида – черноморскую и азовскую. При по-

следующей таксономической ревизии А.Н.Световидов (Svetovidov, 1974) обосновывает пригодное номенклатурное название вида с использованием старшего синонима – *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840. Вместе с тем, сохраняется точка зрения, согласно которой, азово-черноморские, волго-каспийские и чархальская популяции тюльки по - прежнему рассматриваются в статусе отдельных подвидов, а то и видов (Kottelat, 1997; Богущая, Насека, 2004). До настоящего времени все исследования таксономического статуса и внутривидовой подразделенности тюльки были основаны исключительно на анализе морфологических признаков и географическому распространению, но по представленным диагностическим морфологическим признакам надежные hiatusы отсутствуют. В связи с этим, и поскольку категория «подвид» не является таксономической единицей, было обосновано, что на всем протяжении ареала имеется один валидный вид – *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840, подразделенный на крупные аллопатрические популяционные группы в бассейнах Черного, Азовского, Каспийского морей и оз. Чархал (Атлас..., 2002). Для определения характера и степени внутривидовой подразделенности, уточнения таксономического статуса тюльки в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей и выяснения источника происхождения ее пресноводных популяций мы приняли генетический анализ с применением методов диск-электрофореза белков в полиакриламидном геле и полимеразной цепной реакции со случайными праймерами (RAPD-PCR) (Слынько и др., 2010). В качестве репера, при уточнении таксономического статуса черноморско-каспийской тюльки использовали выборки родственного вида – анчоусовидной тюльки, *C. engrauliformes*. Прежде всего, удалось установить, что на всем протяжении своего ареала, как в его морской, так и пресноводной части черноморско-каспийская тюлька является генетически единым таксономически валидным видом. Выделение независимых таксонов внутри вида *Clupeonella cultriventris* sensu lato не подтвердилось. На внутривидовом уровне тюлька подразделяется на две крупные популяционно-географические группы – Черноморско-Днепровско-Азово-Каспийскую и Волго-Маньчскую (рис. 8.11). Значимых генетических различий межвидового уровня (по Ayala, 1975) между азово-черноморской, каспийской и маньчской тюлькой не наблюдается, тогда как между черноморско-каспийской и анчоусовидной тюлькой генетическая дистанция достигает величины 0,69, что надежно подтверждает их независимый видовой статус.

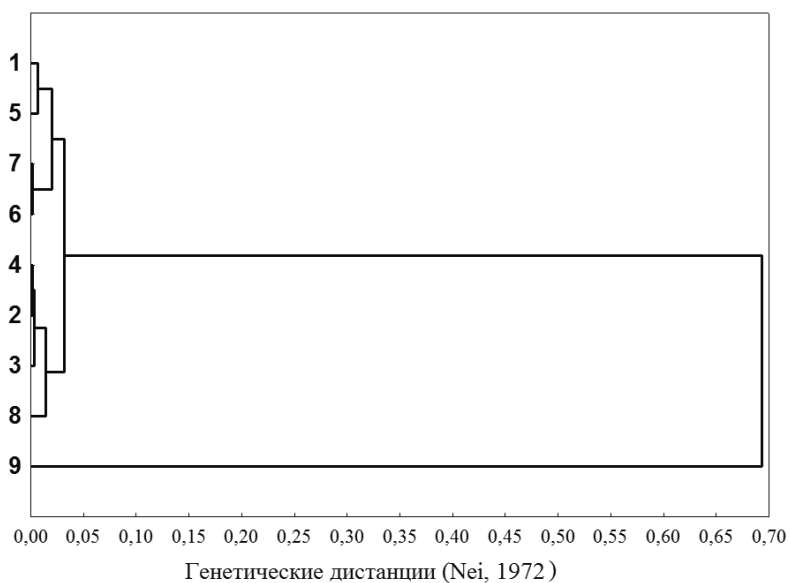


Рис. 8.11. Кластеризация (UPGMA) популяций *C. cultriventris* с реперным видом *C. engrauliformes* на основании популяционно-генетического анализа 12 локусов. Популяции: 1- Северный Каспий у берегов Дагестана, 2- Волгоградское в/х р.Волга, 3- Горьковское в/х р.Волга, 4- Рыбинское в/х р.Волга, 5- Азовское море, 6- Днестровский лиман, 7- Днепровское в/х р. Днепр, 8- Пролетарское в/х р. Маныч, 9 - *C. engrauliformes* (Каспийское м.).

Полученные данные о таксономическом единстве рассматриваемых популяций черноморско-каспийской тюльки подтвердилось и в ходе выборочного анализа RAPD фрагментов ядерной ДНК, амплифицированным по 7 случайным праймерам. При сопоставлении выборок из популяций тюльки рр. Волга, Маныч, Каспийского и Азовского моря, отмечено совпадение мономорфных видоспецифичных RAPD-фрагментов у представителей всех выборок, что говорит о значительном сходстве геномов исследуемых особей. При исследовании генетических расстояний, индекс бутстреп поддержки даже по основным кластерам свидетельствует о слабой надежности объединений, что определенно указывает на высокое генетическое единство этих популяций (рис. 8.12).

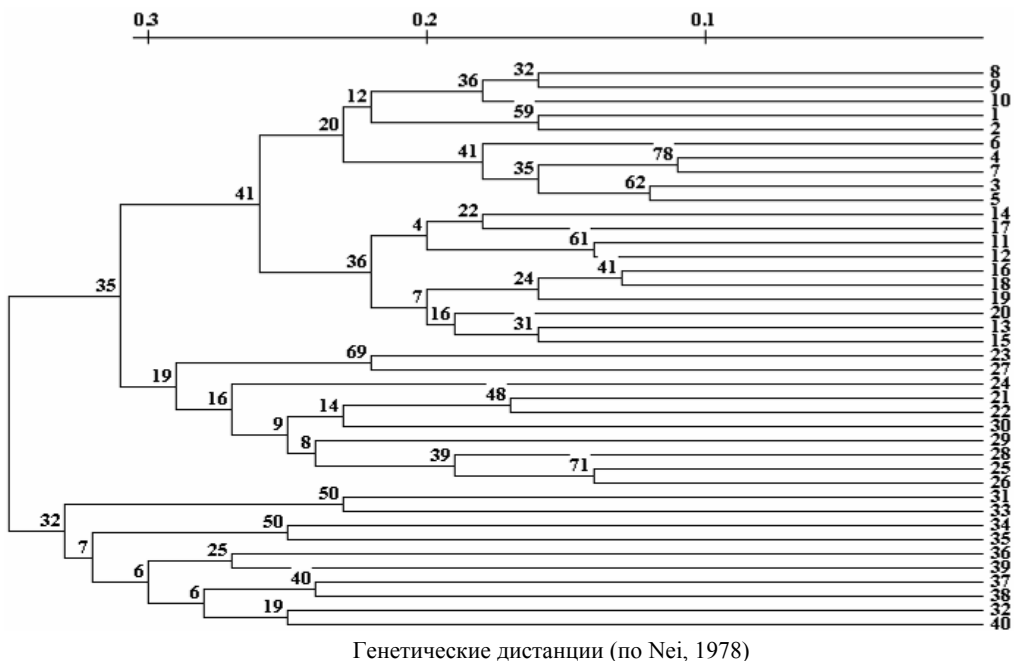


Рис. 8.12. Дендрограмма генетического сходства между популяциями различных частей ареала *C. cultriventris* по фрагментам ядерной ДНК на основании 7 случайных праймеров. В узлах ветвления указан индекс бутстрепа. Популяции: р. Маныч, Пролетарское вдхр. (особи 1-10); р. Волга, Рыбинское вдхр. (11-20); Северный Каспий, Дагестан (21-30); Азовское море (31-40).

Однако наиболее важным результатом в контексте рассматриваемой темы является отчетливое подразделение популяций тюльки на две географические группы популяций Понто-Каспийскую, включая Днепр и Днестр и Волжскую, включая р. Маныч (генетическая дистанция между ними - 0,035). Объединение в единую филогеографическую группу как морских, так и пресноводных популяций Каспийского, Азовского, Черного морей, Днестровского лимана и Днепровского водохранилища, генетически независимый статус Волжской группы популяций и ее сходство с реликтовой популяцией р. Маныч непосредственно указывает, что с наибольшей степенью вероятности Волжский кластер обладает собственной независимой историей формирования. Мы полагаем, что в период Хвалынской трансгрессии Каспийского моря тюлька широко расселилась по акватории Хвалынского моря, в том числе по сильно опресненному заливу, простиравшемуся до Самарской Луки. После регрессии моря, популяции тюльки сохранились в остаточных пойменных водоемах вблизи нынешнего г. Саратов. Пройдя длительный период адаптации к озерно-пресноводным условиям существования именно эти популяции стали родоначальниками современной

экспансии тюльки по Волжским водохранилищам, после зарегулирования. Эта гипотеза подтверждается морфологическим сходством тюльки саратовских затонов (существовавших до зарегулирования) с чархальской тюлькой (оз. Чархал, также существующего со времен Хвалынской трансгрессии) (Берг, 1948; Световидов, 1952). Именно эта длительная преадаптация тюльки к пресноводному димническому образу жизни и определила столь быстрое и успешное ее расселение и формирование столь протяженного на север ареала.

8.4.2. Трубноносый бычок

Трубноносый мраморный бычок или бычок-цуцик (*Proterorhinus* sp.) характеризуется одним из самых обширных пресноводных ареалов по сравнению со всеми понто-каспийскими бычковыми сем. *Gobiidae* (Атлас..., 2003). В настоящее время его ареал включает, наряду с литоральями и заливами Мраморного, Эгейского, Черного, Азовского и Каспийского морей, лиманы, прибрежные озера, а также практически все средние и малые реки Понто-Каспийского бассейна. По крупным рекам Черноморско-Азовского бассейна (Дунай, Днестр, Днепр, Дон) он простирается вплоть до их средних течений со всеми притоками, а в бассейне Каспийского моря охватывает устьевые участки ряда крупных рек (Волга, Урал), а также оз. Ясхан (басс. р. Узбой) (Берг, 1949, Световидов, 1964; Казанчеев, 1981). Трубноносый бычок — один из наиболее активно расселяющихся видов - представителей Понто-Каспийского комплекса (Fuller et al., 1999; Слынько, 2008). Еще с конца прошлого столетия стало отмечаться интенсивное расширение его ареала в средние и верхние течения рек Понто-Каспия, проникновение в реки, озера и заливы Балтики, а также в бассейн Великих Озер Северной Америки и натурализация в этих водоемах (Jude et al. 1992; Евланов и др., 1998; Клевакин и др., 2003; Von Landwüst, 2006; Слынько, 2008; Grabowska et al., 2008; Semenchenko et al., 2011; Cammaerts et al., 2012). Экспансия трубноносого бычка привела к тому, что он приобрел обширный в географическом и разнообразный в экологических отношениях (морские, солоноватоводные и пресноводные популяции) ареал. Этот вид встречается практически во всем Понто-Каспийском регионе и Северо-Восточное Средиземноморье. Как и в случае с тюлькой, для трубноносого бычка не было полной ясности ни в таксономическом разнообразии, ни в происхождении пресноводных популяций, ни в причинах столь успешной экспансии. Еще Л.С. Берг (1949) высказывал предположения о наличии в бассейне Каспийского моря

подвида *nasalis* Filippi, а также описал вид – *P.semipellucidus* из устья р. Карасу, впадающий в Астрабадский залив Каспийского моря. В реке Черная Крымского полуострова описан вид *P.tataricus* (Freyhof, Naseka, 2007). На основании молекулярно-генетического полиморфизма ряда фрагментов как ядерной, так и митохондриальной ДНК род *Proterorhynchus* подразделен на четыре вида (Nelson, Stepien, 2009b) – бычки из пресноводных популяций Каспийского бассейна были диагностированы как *P. semipellucidus*, из пресноводных популяций Черноморского бассейна, как *P. semilunaris*, а из морских популяций Черного моря, как *P. marmoratus*. При этом Крымские популяции отнесены к виду *P. semilunaris*. Необходимо отметить, что дистанции между двумя так называемыми пресноводными видами, согласно данным Нельсона и Степиен (Nelson, Stepien, 2009b) были незначительными, *p*-расстояние меньше величин, которые присущи дифференциации видов одного рода (Картавцев, Ли, 2006). При дальнейшем и более глубоком изучении таксономической структуры рода по данным изменчивости локуса *Cyt b* (Sorokin et al., 2011) было более четко указано, что вид *P. tataricus* не может считаться валидным и особи из популяции р. Черная (Крым) относятся к виду *P. semilunaris*. Хотя эти авторы и признали существование двух пресноводных видов – *P. nasalis* (= *P. semipellucidus*) – в бассейне Каспийского моря и *P. semilunaris* – в Черноморском бассейне, но при этом отметили значительное сходство гаплотипов бычков из пресноводных популяций всего Понто-Каспийского бассейна. В связи с этим мы предприняли филогеографическое исследование, прежде всего, пресноводных популяций трубконосого бычка на основе изменчивости локуса *cyt b* мтДНК (Слынько и др., 2013). Всего на основе анализа 61 последовательности фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК длиной 365 п.н. для трубконосого бычка (*Proterorhynchus* sp.) описано 10 вариантов нуклеотидной последовательности (гаплотипов). Наиболее частым оказался гаплотип Н1, представленный исключительно в популяциях из водоемов бассейнов Дона и Каспийского моря (Волга и устье р. Сулак) (рис. 8.13). Кроме того, в устье р. Сулак обнаружены гаплотипы Н7 и Н8. Отметим, что для одного из притоков Дона (р. Тулучеевка) выявлен уникальный гаплотип ТУ. Гаплотип Н2 типичен для бычка реки Днепр: носители данного гаплотипа отмечены в разных участках русла (Днепровский лиман, Днепр около г. Херсон, верхний участок Днепровского водохранилища). Кроме того, для днепровских выборок, хотя и с меньшей частотой, характерен еще один гаплотип, DN, и обнаружена одна особь с гаплотипом Н4, который более характерен для трубконосых бычков из рек Днестр и Дунай. Особи с гаплотипом Н3 выявлены нами только в бассейне р. Мзымта (около города Адлер). Носителями гаплотипов Н5 и Н6 оказались две особи бычка из Одесского залива Черного

моря. Таким образом, выявленные гаплотипы бычка имеют четкую географическую приуроченность к вполне определенным водным бассейнам (рис. 8.13). Все гаплотипы, как наши, так и взятые из GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) распределились по двум группам А и В, структурированным в свою очередь на два подкластера (рис. 8.14). Группа (А) включает гаплотипы, обнаруженные нами у особей из Одесского залива Черного моря (Н5 и Н6). В эту же группу вошли варианты, описанные авторами работы (Neilson, Stepien, 2009b) для бычков из морских и солоноватоводных популяций северо-западной части Черного моря, а также ряд гаплотипов бычка побережья Крымского полуострова (подгруппа А2) (Sorokin et al., 2011).

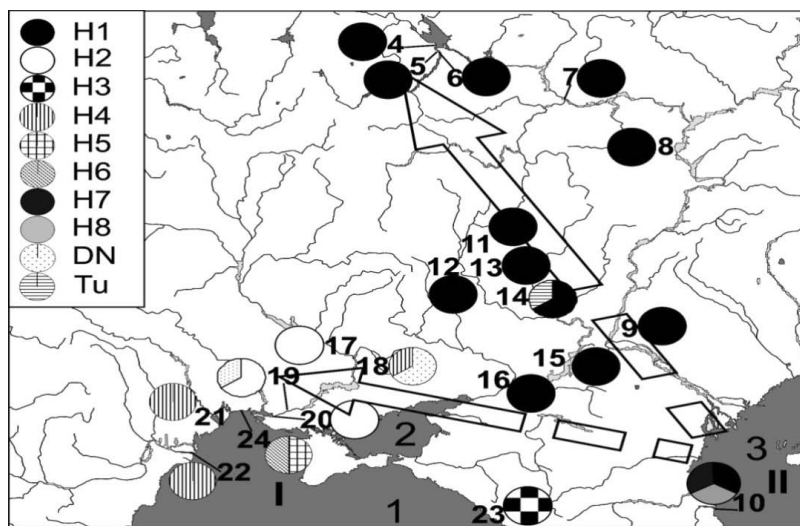


Рис. 8.13. Карта-схема с указанием мест взятия выборок трубконосых бычков (*Proterorhinus* sp.) и долей выявляемых гаплотипов. Цифрами обозначены: 1 — Черное море; 2 — Азовское море; 3 — Каспийское море. Исследованные выборки: **р. Волга и ее бассейн:** 4 — Рыбинское водохр., около пос. Брейтово; 5 — р. Шумаровка; 6 — р. Сутка; 7 — Чебоксарское водохр., устье р. Ока; 8 — Куйбышевское водохр., правый берег Ульяновского плеса, южная окраина г. Ульяновска; 9 — Волгоградское водохр., около с. Квасниковка; **Каспийское море:** 10 — устье р. Сулак; **р. Дон и его бассейн:** 11 — р. Усмань; 12 — р. Потудань; 13 — р. Игорец; 14 — р. Тулучеевка; 15 — Цимлянское водохр., устье р. Кумиак; 16 — р. Черная Калитва; **р. Днепр:** 17 — Днепровское водохранилище, верхний участок; 18 — Днепровское водохранилище, район г. Запорожье; 19 — р. Днепр, район г. Херсон; 20 — Днепровский лиман; **р. Днестр:** 21 — дельта, протока Турунчук, с. Беляевка (Одесская обл.); **р. Дунай:** 22 — 0 километр; **басс. р. Мзымта:** 23 — обводной канал ФГУП «Племенной форелеводческий завод «Адлер»; **Черное море:** 24 — Одесский залив, мыс Малый фонтан, р-н пляжа у Гидробиологической станции. Н1-Н8, TU, DN — гаплотипы, описанные в настоящей работе. Римскими цифрами I и II обозначены центры видообразования и расселения трубконосых бычков Понто-Каспийского бассейна. Стрелками показаны направления расселения бычков.

Вторая группа (В) объединила гаплотипы, обнаруженные у рыб в Каспийском море (устье р. Сулак), в бассейнах рр. Дон, Волга, Днестр, Днепр, Дунай, Мзымта. Внутри данной группы с высокой степенью достоверности выделяются два подкластера. В подкластер В1 вошли гаплотипы типичные для бассейнов Дона и Волги (в том числе и из новообразованной популяции Рыбинского водохранилища верхневолжского бассейна) — Н1 и ТУ. Сюда же были отнесены гаплотип Н8, обнаруженный у одной особи из устья р. Сулак и гаплотипы, выявленные другими исследователями в бассейне Азовского моря (Neilson, Stepien, 2009b; Sorokin et al., 2011) (**рис. 8.14**). Гаплотипы, характерные для рек Днепр, Дунай, Днестр кластеризуются вместе, образуя подгруппу В2. В эту же подгруппу входит гаплотип Н3 из бассейна р. Мзымта (ок. г. Адлер), а также гаплотип, обнаруженный у особи из Кумо-Манычской низменности (Neilson, Stepien, 2009b), и гаплотип Н7, выявленный у одной из особей устья р. Сулак. Как филогенетическое древо, так и медианная сеть гаплотипов иллюстрируют значительную обособленность гаплотипов из морских и солоноватоводных популяций северо-западной части Черного моря (группа А): расстояние между ними и остальными гаплотипами трубконосого бычка сравнимо с межвидовыми расстояниями. Рассчитанные индексы *p*-дистанции между группами гаплотипов, выделенных при кластеризации, подтверждают отличие вариантов первичных последовательностей бычка из морских и солоноватоводных популяций бассейна Черного моря: значения этого показателя между группой А и другими группами гаплотипов составляют 9,1–11,1% (**табл. 8.4**). Отметим, что дифференциация с такими видами, как бычок-кругляк и бычок-песочник составляет около 14–16%. Значительно ниже *p*-дистанции между гаплотипами в группе В — 2,5%; между гаплотипами подгрупп А1 и А2 *p*-дистанция также равна 2,4%. Между вариантами последовательностей, приуроченными к одному и тому же бассейну значения показателя *p*, как правило, не превышают 1%. Исключение составляет лишь выборка из устья р. Сулак, где внутривидовые оценки параметра составили 2%.

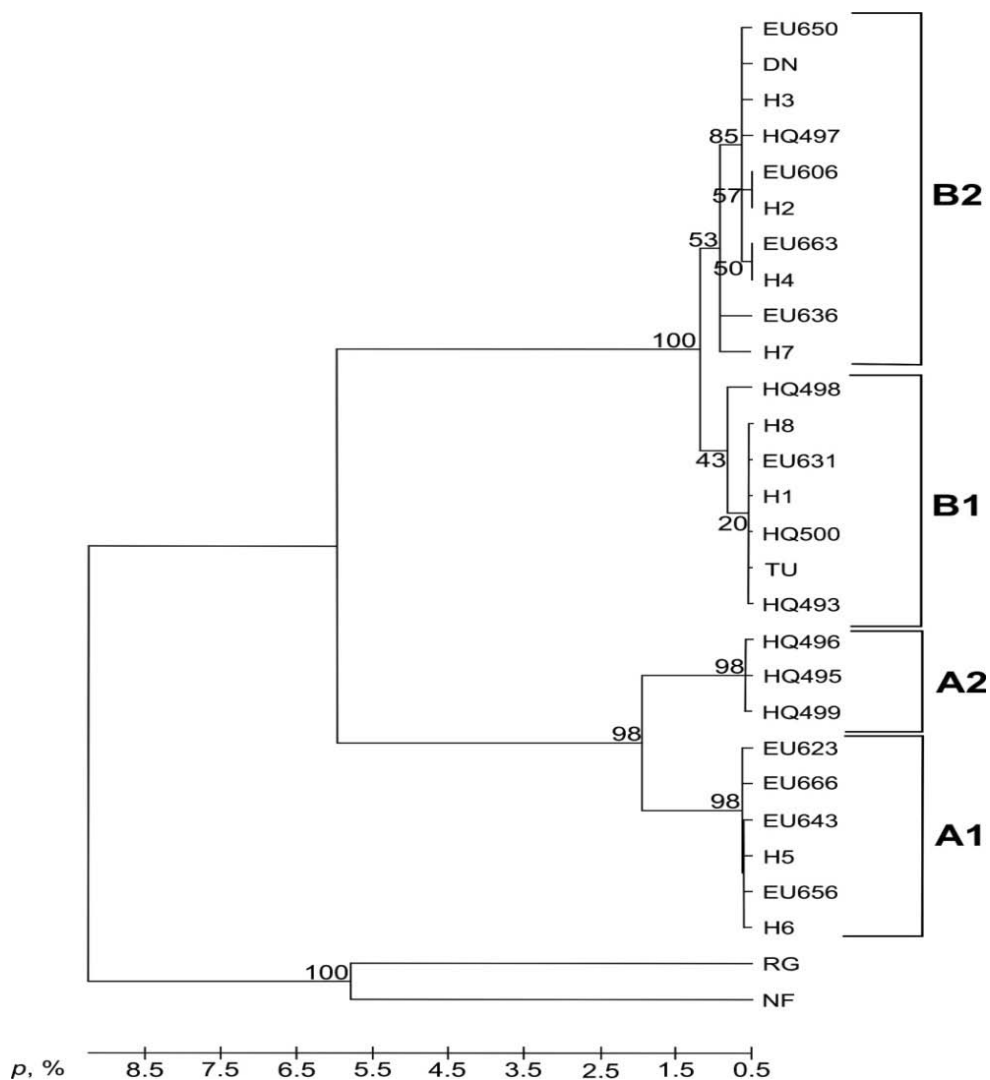


Рис. 8.14. Схема филогенетических взаимоотношений между выявленными гаплотипами цитохрома *b* мтДНК трубконосых бычков (*Proterorhinus* sp.). Древо построено с применением метода минимальной эволюции (*Minimum Evolution, ME*). В узлах ветвления указаны их бутстреп-поддержки. Вертикальная шкала отражает принадлежность гаплотипов к определенной группе. Шкала внизу рисунка — эволюционное расстояние, рассчитанное в количестве замен нуклеотидных оснований на сайт.

Таблица 8.4. *p*-Дистанции между группами гаплотипов бычков, выделенными при построении филогенетического древа (см. рис. 15); по диагонали указаны значения индекса и стандартные ошибки внутри каждой группы

Группы гаплотипов	RG	NF	Группа А		Группа В	
			A1	A2	B1	B2
RG	n/c	—	—	—	—	—
NF	0,106	n/c	—	—	—	—
A1	0,151	0,138	0,004±0,002	—	—	—
A2	0,160	0,152	0,024	0,002±0,002	—	—
B1	0,157	0,162	0,098	0,091	0,004±0,002	—
B2	0,161	0,165	0,111	0,104	0,025	0,014±0,004

n/c — значение не рассчитано, так как группа представлена только одной первичной последовательностью.

Особей из описанных кластеров A1, B1 и B2 сравнили по ряду морфологических признаков (табл. 8.5). Особи из кластера A1 характеризовались несколько большими размерами тела и головы. Из 29 индексов пластических признаков по 7 (pD_1 , ID_2 , IA , hV , hc , po , ho) отмечены достоверные различия кластера A1 от подкластеров группы В. Значимых различий между подкластерами B1 и B2 не обнаружено. Среди 5 меристических признаков достоверные отличия кластера A1 от обоих подкластеров В выявлены только по числу лучей во втором спинном (D_2) и анальном (A) плавниках. Особи из подкластеров В также не различались между собой.

Представленные результаты свидетельствуют о наличии только двух таксономически валидных филетических линий — 1) морских и солоноватоводных популяций Черного моря и 2) пресноводных популяций всего Понто-Каспийского бассейна совместно с солоноватоводной популяцией Каспийского моря. Значения *p*- дистанций позволяют их дефинировать в статусе самостоятельных видов, относящихся к одному роду. Поскольку вид *Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1814 первоначально описан как обитающий в морях, то за первой группой сохраняется данное видовое наименование. Вторая группа справедливо может именоваться видом *P. semilunaris* Heckel, 1837, поскольку ранее других авторов под этим названием Дж. Геккель описал бычка именно из пресноводных популяций Черноморского бассейна. Полученная молекулярная дифференциация видов подтверждается и на морфологическом уровне.

Таблица 8.5. Значения пластических и меристических признаков у трубконосых бычков из различных групп кластеров, выделяемых на основании изменчивости нуклеотидных последовательностей *сyt b*

Признак	Группа кластера А n=30		Группа кластера В			
			В1 n=190		В2 n=117	
	<i>M±m</i>	<i>lim</i>	<i>M±m</i>	<i>lim</i>	<i>M±m</i>	<i>lim</i>
Пластические признаки						
<i>L</i>	48,05±7,01	38,87-73,73	43,53±1,80	18,51-70,01	42,95±2,06	25,48-73,30
<i>l</i>	37,89±6,06	30,39-59,87	34,60±1,48	13,31-71,10	33,86±1,63	20,04-56,83
<i>c</i>	10,54±1,69	8,58-16,66	9,96±0,41	4,44-16,90	9,93±0,48	5,73-18,56
в % от длины тела (l)						
<i>H</i>	0,22±0,01	0,20-0,24	0,22±0,01	0,16-0,27	0,21±0,01	0,18-0,26
<i>h</i>	0,11±0,01	0,10-0,12	0,11±0,01	0,08-0,13	0,11±0,01	0,05-0,13
<i>iH</i>	0,14±0,01	0,11-0,17	0,13±0,01	0,08-0,21	0,13±0,01	0,09-0,22
<i>ih</i>	0,040±0,002	0,03-0,05	0,033±0,001	0,013-0,131	0,034±0,001	0,02-0,05
<i>aD₁</i>	0,35±0,01	0,33-0,36	0,36±0,01	0,31-0,41	0,36±0,01	0,32-0,42
<i>aD₂</i>	0,52±0,01	0,50-0,55	0,53±0,01	0,44-0,61	0,52±0,01	0,47-0,61
<i>*pD₁</i>	0,57±0,02	0,50-0,59	0,55±0,01	0,46-0,61	0,56±0,01	0,51-0,62
<i>pD₂</i>	0,12±0,01	0,10-0,14	0,13±0,01	0,06-0,18	0,14±0,01	0,09-0,19
<i>aA</i>	0,55±0,02	0,51-0,60	0,56±0,01	0,35-0,72	0,55±0,01	0,50-0,64
<i>pA</i>	0,14±0,01	0,12-0,18	0,15±0,01	0,09-0,20	0,16±0,01	0,11-0,22
<i>aP</i>	0,29±0,01	0,27-0,31	0,30±0,01	0,25-0,35	0,30±0,01	0,27-0,36
<i>aV</i>	0,30±0,01	0,28-0,31	0,30±0,01	0,25-0,38	0,30±0,01	0,18-0,36
<i>VA</i>	0,25±0,01	0,23-0,28	0,27±0,01	0,20-0,40	0,26±0,01	0,20-0,35
<i>ID₁</i>	0,14±0,01	0,10-0,16	0,14±0,01	0,09-0,22	0,13±0,01	0,10-0,18
<i>*ID₂</i>	0,41±0,01	0,40-0,43	0,37±0,01	0,27-0,43	0,38±0,01	0,33-0,43
<i>*IA</i>	0,33±0,01	0,31-0,37	0,31±0,01	0,25-0,38	0,30±0,01	0,25-0,35
<i>IV</i>	0,22±0,01	0,19-0,25	0,21±0,01	0,14-0,26	0,21±0,01	0,09-0,27
<i>*hV</i>	0,14±0,01	0,12-0,16	0,10±0,01	0,06-0,20	0,10±0,01	0,06-0,14
<i>IC</i>	0,28±0,02	0,24-0,33	0,27±0,01	0,17-0,37	0,27±0,01	0,21-0,34
<i>c</i>	0,28±0,01	0,26-0,29	0,29±0,01	0,25-0,37	0,29±0,01	0,27-0,37
в % от длины головы (с)						
<i>*hc</i>	0,69±0,02	0,66-0,77	0,66±0,01	0,50-0,81	0,66±0,02	0,54-0,79
<i>ic</i>	0,63±0,02	0,57-0,70	0,64±0,01	0,40-0,87	0,63±0,02	0,49-0,88
<i>r</i>	0,30±0,01	0,27-0,33	0,29±0,01	0,17-0,35	0,29±0,01	0,22-0,55
<i>ir</i>	0,32±0,02	0,28-0,37	0,33±0,01	0,18-0,46	0,32±0,01	0,25-0,49
<i>o</i>	0,24±0,01	0,20-0,27	0,23±0,01	0,16-0,31	0,25±0,01	0,17-0,32
<i>*po</i>	0,53±0,01	0,52-0,56	0,52±0,01	0,45-0,61	0,50±0,01	0,35-0,57
<i>or</i>	0,34±0,02	0,30-0,42	0,35±0,01	0,16-0,56	0,35±0,01	0,25-0,59
<i>op</i>	0,24±0,01	0,22-0,26	0,22±0,01	0,12-0,30	0,23±0,01	0,17-0,32
<i>*ho</i>	0,46±0,02	0,42-0,51	0,44±0,01	0,34-0,57	0,45±0,01	0,38-0,52
Меристические признаки						
<i>D₁</i>	5,9±0,2	V-VI	6,0±0,3	V-VII	6,0±0,3	V-VII
<i>*D₂</i>	16,2±0,3	16 – 17	15,4±0,1	12 – 17	15,5±0,2	13 – 17
<i>*A</i>	14,1±0,4	13 – 15	13,2±0,2	11 – 16	13,2±0,3	12 – 15
<i>P</i>	15,4±0,3	15 – 16	15,5±0,1	14 – 16	15,0±0,1	14 – 16
<i>V</i>	12±0	-	12±0	-	12±0	-

Условные обозначения:
Обозначения признаков см. в тексте в разделе «Материал и методика». *M±m* – среднее значение с ошибкой средней, *lim* – интервал колебаний значений признака. * - отмечены признаки по которым наблюдается достоверное отличие значений кластера А от подкластеров группы В по критерию Стьюдента (t) при $p < 0,05$.

Только особи из морских и солоноватоводных популяций Черного моря имели признаки, достоверно отличающие их от особей из пресноводных популяций Понто-Каспийского бассейна и солоноватоводной популяции Каспийского моря. Так же в нашем случае черноморские бычки характеризовались более крупными размерами, нежели остальные, включая каспийских, что полностью согласуется с данными Л.С. Берга (1949). При этом никаких значимых морфологических различий между особями из популяций пресноводной части ареала бассейнов Черного, Азовского морей, а также Каспийского моря и новых популяций Волжского бассейна не обнаружено. Причем, большинство из достоверно различающихся признаков традиционно используются в диагностике систематической принадлежности бычков рода *Proterorhinus* (Берг, 1949; Световидов, 1964 ; Казанчев, 1981). Независимость таксономического статуса трубконосых бычков из пресноводных водоемов Каспийского бассейна, равно как и существование особого вида в водоемах Кумо-Манычского прогиба, как предполагалось ранее (Neilson, Stepien, 2009b), не подтверждается. Последовательность кластеризации, а также родственные отношения и происхождение гаплотипов на медианной сети свидетельствуют, что филогенетически исходным видом является *P. marmoratus*, в то время как *P. semilunaris* — его дериват, что в принципе согласуется с выводами предшествующих исследователей. Следует заметить, однако, что гаплотипы отнесенные в работе (Sorokin et al., 2011) к видам *P. semilunaris* (HQ497) и *P. nasalis* (HQ493, HQ494 и HQ498), исходя из полученных филогенетических схем, приведенных в настоящей работе, показывают их таксономическую общность.

Дифференциации гаплотипов, выявленных в данной работе, позволяет высказать предположения об особенностях распространения бычка, как в пределах исторического ареала, так и за его пределами. Вероятнее всего, источником расселения трубконосых бычков по пресноводным и солоноватоводным водоемам Понто-Каспийского бассейна был бассейн древнего Каспия; расселению на запад в низовья рек Днепр, Дунай, Днестр способствовали периодические трансгрессии уровня моря (**рис. 8.13**) (Спиридонов, 1978; Брылёв, 1984; Cheralyga, 2007; Dolukhanov et al., 2009;). Последовательное расселение *P. semilunaris* именно из региона нынешнего бассейна Каспийского моря подтверждается характером филогенетического древа и медианной сети гаплотипов (**рис. 8.14, 8.15**). Так, подгруппа B1, объединяющая гаплотипы бычков Дона, Волги, Каспийского моря, выступает в качестве базальной, что позволяет предполагать бóльшую ее древность. Данное предположение подтверждает и медианная сеть (рис. 16): вариант H1 представляет собой гаплотип, от которого происходят гаплотипы бычка водоемов северной части бассейна Черного моря (H2-H4). В ходе последовательного расселения, в новых условиях доминирующим стал иной,

чем в бассейне Каспийского моря гаплотип – H2, что и обусловило некоторую дифференцированность черноморской пресноводной группы. Вместе с тем большая дифференциация группы А с группой В2, чем, например с группой В1, свидетельствует, что бычок, обитающий сейчас преимущественно в пресных водоемах черноморского бассейна, не связан в своем происхождении с морским черноморским бычком. Расселение бычка на север из бассейна Каспийского моря, вероятно, происходило значительно позднее продвижения его на запад.

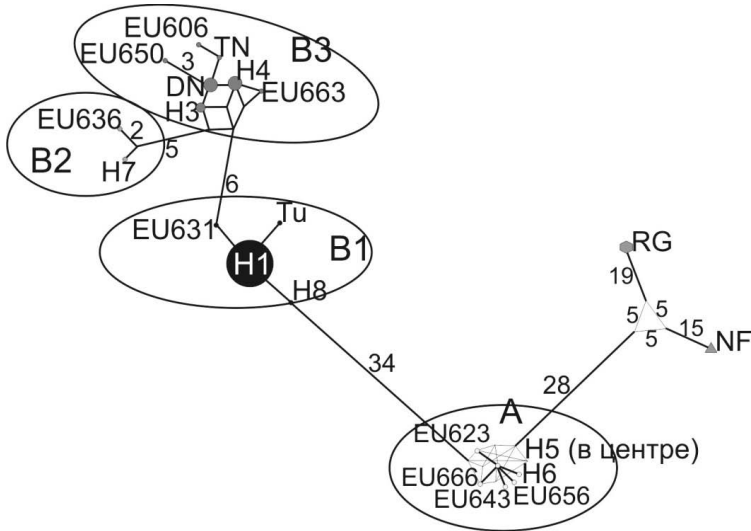


Рис. 8.15. Медианная сеть гаплотипов (MSN), выявленных в популяциях трубконосых бычков (*Proterorhinus* sp.). Диаметр круга соответствует частоте соответствующего гаплотипа. В случаях, когда число нуклеотидных замен, которыми различаются два гаплотипа, больше одного, их число указано рядом с отрезками, соединяющими гаплотипы. Эллипсы охватывают гаплотипы, объединенные в группы/подгруппы при кластеризации (см. рис. 8.14). При построении сети гаплотипов использованы данные GenBank. На рисунке гаплотипы HQ494 (=H1), HQ500 (=H5) и HQ495 (объединен с HQ499).

По-видимому, начало расселения в северном направлении можно приурочить к концу последнего ледникового периода (10-15 тыс.л.н.), когда центральная и северная части Русской равнины постепенно освобождались ото льда, и завершалось формирование современной гидрографической сети (Сhepalyga, 2007; Брылёв, 1984; Родзянко, 1984). Косвенно о сравнительной молодости популяций донского бассейна может свидетельствовать более низкий уровень их генетического разнообразия. В недавнем прошлом из верховьев Дона бычок проник и в верховья Волги, после чего с постройкой волжских водохранилищ и ее зарегулированием расселение бычка вверх и вниз по течению значительно облегчилось. Отметим, что появление бычка в верховьях Дона очевидно не связано с зарегулированием реки, на что обращено внимание и в работе (Naseka et al., 2005). Так, Л.С.

Бергом (1924) отмечены находки этой группы в р. Лукавка (приток второго порядка р. Воронеж) еще в начале прошлого столетия. В то же время, происхождение популяций Дона, а также популяций бассейна Азовского моря, где найден гаплотип EU631, близкий H1, скорее связано с популяциями Каспийского бассейна, чем Черноморского, как предполагают авторы работы (Naseka et al., 2005). Действительно, вплоть до окончания раннехвалынской трансгрессии Каспия – Пра-Дон впадал в Кумо-Манычский пролив, соединявший Хвалынское (Каспийское) и Эвксинско-Меотийское (Черное и Азовское) моря; связь эта прекратилась лишь приблизительно 15-14 тыс.л.н. (Dolukhanov et al., 2009). Вероятно, популяции бычка среднего Дона существуют уже достаточно продолжительное время и не выявлены лишь в связи с недостаточной изученностью фауны региона. Кроме того, в пользу древности популяций этого участка Дона свидетельствует и обнаружение уникального гаплотипа TU в одном из притоков Дона (**рис. 8.13**). В то же время, ни в одном водоеме бассейна Волги не выявлено гаплотипов, которые были бы уникальны. Гипотеза о проникновении в Волгу бычка из Дона по Волго-Донскому каналу основывалась на том, что в Волге за пределами дельты трубконосый бычок впервые обнаружен только в 1982 в нижней части Саратовского водохранилища (Евланов и др., 1998). Однако, сам канал начал функционировать уже в 1952 г., а создание Волгоградского и Саратовского водохранилищ приурочено к концу 1950-х - началу 1960-х годов. Поэтому не исключено, особенно с учетом разнообразия гаплотипов бычков из Каспийского моря и их несомненной близости к гаплотипам Волги, что расселение трубконосого бычка по водохранилищам Волги могло осуществляться из дельтовых популяций Волги или непосредственно из Каспийского моря. Происхождение популяций современной Кумо-Манычской низменности на настоящий момент определить достаточно сложно. С одной стороны можно предположить, что это популяции промежуточные на пути расселения бычка из бассейна Каспийского моря в Черноморский бассейн. Однако характер положения гаплотипа EU636 на древе, как и на медианной сети свидетельствуют, что он ближе группе гаплотипов B2, чем B1. Вероятно, в ходе ряда изменений направления стока в данном регионе то в бассейн Черного моря, то в бассейн Каспийского мог иметь место поток расселения бычка и в юго-восточном направлении. Высказывалось предположение (Sorokin et al., 2011), что недавнее происхождение (50-60 лет назад) популяций бычка Кумо-Манычской низменности в связи с масштабным гидростроительством в регионе. Однако, по крайней мере, носитель гаплотипа EU636 по-видимому не является недавним вселенцем в регион: дифференциация его с гаплотипами H2 и H4, распространенными сейчас в северо-западной части черноморского бассейна составляет 10 п.н. Интересно, что дифференциация с гаплотипом H3, обнаруженным в р.

Мзымта оказалась равна 8 п.н., а с гаплотипом H1 доминирующим в бассейнах Дона, Волги и выявленным у одной из особей реки Сулак — 15 п.н. Необходимо упомянуть, что в составе ихтиофаун рек Терек, Сулак, Самур ихтиологами прошлого столетия трубконосый бычок не выявлен (Naseka et al., 2005). Однако предполагать недавнее вселение бычка в эти водоемы в связи с постройкой каналов и водохранилищ кажется неправомерным, поскольку для выборки из данного региона характерно высокое генетическое разнообразие (табл. 8.4). Более того, если бы это были недавние вселенцы из Черноморского бассейна, то все гаплотипы, обнаруженные в р. Сулак должны были бы быть ближе гаплотипам группы B2. В то же время, согласно древу и медианной сети гаплотипы бычка р. Сулак имеют более древнее происхождение.

Таким образом, в Понто-Каспийском бассейне выделяются два центра видообразования и распространения трубконосых бычков: один из них связан с современной северо-западной частью Черного моря, второй же приурочен к Каспийскому морю. Современные черноморские популяции бычка могут быть отнесены к виду *P. marmoratus*, в то время как бычок, населяющий бассейн Каспия и пресноводные водоемы черноморского бассейна — виду *P. semilunaris*. *P. semilunaris*, сформировавшись в бассейне Каспия, широко распространился в западном и северном направлениях, причем расселение его на запад происходило намного раньше. Вероятно, его можно приурочить к одному из периодов трансгрессии Каспийского моря, а именно ко времени существования Апшеронского бассейна. Отметим, что при использовании оценки времени накопления нуклеотидных замен, рассчитанных для видов рода *Evorthodus* (Gobiidae) и равных 1,97-2,17% за миллион лет (Rocha et al., 2005), время обособления подгрупп внутри группы B, рассчитанное с использованием *p*-дистанций (табл. 5) будет равно 1,5 – 1,15 млн.л.н., что в целом совпадает со временем существования Апшеронского бассейна (1,7 – 1 млн.л.н.) (Cheralyga, 2007; Dolukhanov et al., 2009). Расселение же бычка в северном направлении вероятней всего может быть связано с началом отступления последнего ледника.

8.4.3. Солнечный окунь

Среди пресноводных североамериканских рыб по масштабу экспансии в Европе наиболее показателен представитель эндемичной группы центрарховых – синежаберный или солнечный окунь (*Lepomis gibbosus* Linnaeus 1758). Нативный ареал вида включал в себя бассейны Гудзонова залива, Великих

Озер, верховьев Миссисипи и Миссури и водоемы штатов Южная Каролина и северо-западной части Джорджии (Scott, Crossman, 1973). Начиная с 1940-х годов стала отмечаться экспансия солнечного окуня в водоемах Северной Америки. Пик расселения пришелся на 1980-90-е годы. К настоящему времени его ареал охватывает большую часть Канады, среднее течение Миссисипи, весь бассейн Миссури, почти все восточные и западные штаты США (Fuller et al., 1999). В Европу солнечный окунь завезен в целях декоративного прудового и аквариумного рыбоводства. Первые регистрации солнечного окуня в водоемах Европы относятся еще к концу 19 века (водоемы Франции 1877 год) (Banarescu, 1962; Arnold, 1990). Вспышка его численности и современной экспансии практически по всем европейским речным бассейнам пришлось на конец 20 – начало 21 веков (Welcomme, 1988; Copp, Fox, 2007). В Северном Причерноморье первые находки солнечного окуня относятся к низовьям Дуная в 1950-м гг. (Замбриборщ, Шумило, 1953), а за период 1980-2000 гг. отмечено расширение его ареала практически по всем пресноводным бассейнам Причерноморья, за исключением бассейна р. Северский Донец (Economidis et al., 1981; Пашков и др., 2004; Дерипаско и др., 2008; Болтачев и др., 2003; Мовчан, 2011).

Филогеографический анализ популяций Днепра, Днестра и Дуная, проведенный на основе анализа изменчивости локуса *cut b* мтДНК (Слынько и др., 2014), позволил установить, что во всех исследованных случаях он был представлен только одним оригинальным гаплотипом (регистрационный номер в GenBank, NCBI - KJ513207) (**рис. 8.16**). Данный гаплотип является новым, ранее он не описывался. Наиболее родственным ему оказался гаплотип из популяции солнечного окуня Новогерманского водохранилища бассейна р. Потомак, штат Мэриленд США (Harris et al., 2005; Near et al., 2005). Гаплотип из популяций Причерноморья отличался от него наличием транзиции (замена G на T) на концевом участке фрагмента в 1029 позиции. Учитывая, что гаплотипы из других североамериканских популяций отличаются по существенно большему количеству нуклеотидных замен, можно предположить, что вероятно именно популяция Новогерманского водохранилища наиболее родственна для популяций Причерноморья. По отношению к естественному ареалу солнечного окуня, популяция бассейна р. Потомак также является новообразованной (Fuller et al., 1999).

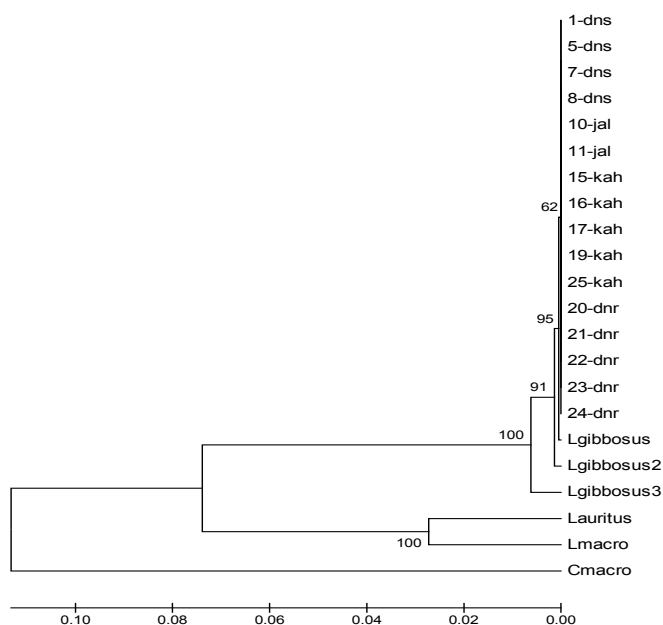


Рис. 8.16. Дендрограмма, отражающая филогенетические взаимоотношения между выявленными вариантами нуклеотидной последовательности (гаплотипами) цитохрома *b* солнечного окуня в популяциях Черноморского бассейна (1–24). В узлах ветвления указаны их бутстреп-поддержки. Внизу рисунка дистанция по Сайту и Неи (Saitou, Nei, 1987). При построении схемы использованы данные GenBank по солнечному окуню из бассейнов р. Потомак (*Lgibbosus*), р. Св. Лаврентия (*Lgibbosus2*) и верховья р. Миссисипи (*Lgibbosus3*), а также гаплотипы *Lepomis auritus* (*Lauritus*), *L. macrochirus* (*Lmacro*) и *Centrarchus macropterus* (*Cmacro*).

Таким образом, проникновение и расселение солнечного окуня в водоемах бассейна Днепра, Днестра и Дуная, вероятней всего, происходило из вторичного источника. Характерной чертой причерноморских популяций является полное отсутствие генетической изменчивости по данному локусу. Все проанализированные особи из Дунайского, Днестровского лиманов и Днепровского водохранилища р. Днепр идентичны и имели только гаплотип KJ513207.

8.5. Адаптивные способности расселяющихся видов

Обобщая представленные выше данные, следует признать некоторую противоречивость в попытках объяснить успех расселения видов с позиций экологического или же генетического преимущества. Приведенные примеры

указывают, что успешно расширяющие виды могут обладать, как широкими экологическими оптимумами (тюлька, амурский чебачок, понто-каспийские эстуарно-лиманские виды бычков), так и достаточно узкими (ряпушка, снеток, трубконосый бычок), или же как минимум специализированными по одному из факторов (головешка-ротан, пухлощекая рыба-игла). Также не возможны и объяснения с позиций учета северного или южного происхождения видов. Ограничения, накладываемые климатическими условиями северных широт для большинства южных по происхождению вселенцев, не отразились на тюльке и трубконосом бычке. А при продвижении на юг отмечен несомненный успех северного по происхождению солнечного окуня, при общей ареальной депрессии других северных вселенцев типа ряпушки и снетка. В генетическом отношении мы также наблюдаем, что успешная экспансия наблюдается, как у видов с высокими уровнями генетического разнообразия, которые не снижают его при освоении новых акваторий (тюлька), так и у видов с низкими уровнями генетического разнообразия, с падением практически до нуля на новых акваториях (солнечный окунь). Отчетливо выкристаллизовывается только закономерность, связывающая устойчивый успех вселения и натурализации со значительной по времени преадаптированности. А именно, длительный в геологическом масштабе период приспособления к обитания в условиях, которые во многом сходны с теми, к которым они должны приспособляться в ходе своей современной экспансии (тюлька, трубконосый бычок, солнечный окунь). Поскольку любой адаптивный успех в расширении ареала является эволюционным событием, мы предприняли попытку оценить успехи с эволюционной точки зрения. В этом смысле наиболее актуальными оказались подходы, развиваемые в рамках эпигенетической теории эволюции (ЭТЭ) (Шмальгаузен, 1982; Waddington, 1966; Шишкин, 2006; Расницын, 1987; 2005). По мнению М.А. Шишкина (2006), согласно этой концепции, непосредственным предметом эволюции являются не гены, а целостные системы развития, флуктуации которых стабилизируются в качестве необратимых изменений. На уровне особой материалом отбора служат носители разнонаправленных формообразовательных реакций (морфов), реализуемых системой при отклонении условий от нормальных. Отбор на осуществление предпочтительной аберрации, реализуемой неидентичными носителями, превращает ее в наследуемое изменение, постепенно замещающее прежнюю норму. Устойчивость (наследуемость) нормы зиждется здесь на регулятивных взаимодействиях внутри системы, создаваемых отбором и канализирующих определенную траекторию развития. Проще говоря, наиболее успешных вселенцев должен роднить такое качество, как способ-

ность к морфо-экологическому формообразованию. Более того, эта способность будет реализовываться независимо от наличия и степени генетического разнообразия, преадаптированности или климатической зональности происхождения. Эту проверку мы осуществили на примере тюльки и солнечного окуня.

Как было отмечено ранее, после зарегулирования двух самых крупных рек Понто-Каспийского стока Русской равнины – Днепра и Волги (в период 1930–1970-х гг.) черноморско-каспийская тюлька (*Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840) за сравнительно короткий период расселилась на всем протяжении каскадов водохранилищ обеих рек (Slynko, Kiyashko, 2012). Популяции с наибольшей численностью были сформированы в крупнейших водохранилищах каскадов – в Кременчугском водохранилище Днепра (Шевченко и др., 1994) и Куйбышевском водохранилище Волги (Козловский, 1984). Уже к середине 1980-х годов тюлька приобрела статус доминирующего вида в рыбном населении пелагиали этих водохранилищ. Численность тюльки достигала в Куйбышевском водохранилище 5 млн. экз., а в Кременчугском – 20 млн. экз.. Оба водохранилища характеризуются как наличием отчетливо выраженных значительных по размерам озерных и русловых плесов. Кроме того, они самые крупные в каскадах (Куйбышевское водохранилище, 1983; Филь, 1969). Черноморско-каспийская тюлька высоко экологически и морфологически пластичный вид (Владимиров, 1951; Световидов, 1952), что в значительной мере обусловило ее успех при освоении пресноводных экосистем водохранилищ Волги и Днепра (Шаронов, 1969; Сухойван, Вятчина, 1989). Предполагается, что при резких изменениях среды обитания и в ходе освоения новых местообитаний должны происходить направленные адаптивные изменения фенотипов (Майр, 1968; Fear and Price, 1998). При этом наиболее ярко эти изменения, влекущие за собой внутрипопуляционную дифференциацию, выражены на уровне пластических признаков тела (Price et al., 2003). Под влиянием экстремально измененных условий обитания наблюдается канализация развития по определенным группам фенотипических признаков (Waddington, 1959). Особенно отчетливо этот процесс выражен при расселении видов на новые территории (West-Eberhard, 1986; Williams et al., 1995). В ходе сравнительного анализа популяций тюльки из исходных и приобретенных частей ареалов ранее установлено, что тюлька, как в водохранилищах Днепра, так и Волги охарактеризовалась сокращением продолжительности жизни. Отмечено также более раннее ее созревание, уменьшение числа порций икры, увеличением темпа роста и размеров икринок, снижение жирности и изменение балансовых показателей липидного обмена, повышение

интенсивности водно-солевого обмена и концентрации основных ионов в тканях, изменениями спектра питания (Козловский, 1984; Шевченко и др., 1994; Кияшко, Осипов, 2006; Халько и др., 2009; Мартемьянов, Борисовская, 2010). Серьезным изменениям подверглись и морфологические признаки, в том числе диагностические (Шевченко и др., 1994; Касьянов, 2009; Степанов, 2011). Наиболее ярко эти изменения проявились по признакам экстерьера, непосредственно связанными с плавательными способностями, обусловленными приспособлениями к плаванию в среде с более низкой плотностью, а также по числу позвонков, как общему, так и по отделам, особенно хвостовому. Хотя, изменения по счетным признакам оказались не столь значительны, как по пластическим. Таким образом, накопленный материал свидетельствует, что наибольшее количество морфологических и биологических изменений у тюльки связано с признаками и структурами, имеющими низкую наследственную обусловленность, что определяется их большей зависимостью от условий существования (Кирпичников, 1987). Значимость и высокие скорости морфо-биологических преобразований объяснялись тезисом о морском-лиманном происхождении водохранилищных популяций тюльки и необходимостью ее адаптаций к пресноводному водохранилищному образу жизни. Также следует учитывать, что большинство сравнительных данных получены на материале тюльки из водохранилищ Волги. Однако ранее выполненные нами филогеографические исследования показали, что источником при формировании популяций тюльки волжских водохранилищ были не популяции Северного Каспия и дельты Волги, а реликтовые пресноводные популяции пресноводных Саратовских пойменных озер, тогда, как тюлька Днепровских водохранилищ сформировалась на базе тюльки Днепровско-Бугского лимана и дельты Днепра (Slynko et al., 2011). Таким образом, тюлька водохранилищ Волги в отличие от Днепра была преадаптирована к пресноводно-лимническому существованию. Соответственно не исключено, что морфологические изменения, прежде всего по комплексу пластических признаков, могут иметь различный характер и направленность в популяциях водохранилищ двух рассматриваемых бассейнов.

При сопоставлении морфологической изменчивости тюльки анализируемых волжских и днепровских водохранилищ (Слынько и др., 2014б) уровень значимости различий по большинству пластических признаков ниже в выборках Днепра, исключения составляют только индексы s , aD , PV , VA (табл. 8.6). По меристическим признакам PV , IP , ID и по cs .

**Таблица 8.6. Изменчивость морфологических признаков тольки водохранилищ
рр. Волга и Днепр, lim ($M \pm m$).**

		Куйбышевское в-ще, г. Тольяти, n=15	Куйбышевское в-ще, пос. Лаишево, n=15	Иваньковское в-ще, n=10	Кременчугское в-ще, русловая часть, n=15	Кременчугское в-ще, озерная часть, n=13	Днепродзержинское в-ще, n=17
Пластические признаки							
<i>l</i>	lim $M \pm m$ σ^2	50,0–64,0 (58,04±0,44) 5,29	50,0–60,0 (55,49±0,36) 5,29	45,0–86,0 (57,55±3,81) 59,67	46,0–67,0 (57,93±1,56) 24,78	48,0–73,0 (55,38±2,42) 76,08	50,0–68,0 (57,18±1,21) 24,78
<i>c</i>	lim $M \pm m$ σ^2	20,37–23,33 (21,87±0,11) 1,02	20–24,07 (21,99±0,13) 1,02	19,05–22,22 (20,72±0,37) 1,53	18,46–23,21 (20,69±0,37) 1,56	23,29–25 (24,22±0,18) 0,41	19,61–23,53 (20,95±0,30) 1,56
<i>do</i>	lim $M \pm m$ σ^2	25–33,33 (30,47±0,27) 4,73	25–33,33 (30,89±0,34) 4,73	25–33,33 (29,56±0,68) 5,09	38,46–50 (42,95±0,59) 17,10	25–38,46 (32,01±0,62) 16,30	36,36–50 (43,88±0,52) 17,11
<i>H</i>	lim $M \pm m$ σ^2	17,54–22,03 (19,36±0,43) 0,87	16,36–20,69 (18,54±0,34) 0,87	19,57–23,81 (20,98±0,38) 1,56	18,75–24,62 (21,86±0,45) 2,89	21,92–24,49 (23,41±0,22) 0,62	19,05–25,42 (21,69±0,41) 2,89
<i>h</i>	lim $M \pm m$ σ^2	6,14–8,77 (7,34±0,15) 0,25	6–8,77 (7,31±0,18) 0,25	6,12–9,38 (8,05±0,30) 0,96	7,27–9,23 (8,73±0,13) 0,50	7,27–8,93 (8,19±0,12) 0,19	7,69–10,17 (9,05±0,17) 0,50
<i>pl</i>	lim $M \pm m$ σ^2	5–8,20 (5,95±0,19) 0,39	5–7,41 (5,81±0,18) 0,39	3,17–4,69 (3,99±0,19) 0,42	8,93–10,91 (10,23±0,17) 0,61	7,27–8,93 (8,19±0,12) 0,19	8,77–11,86 (10,38±0,19) 0,61
<i>aD</i>	lim $M \pm m$ σ^2	37,70–43,64 (40,36±0,48) 2,14	37,93–44,64 (40,60±0,63) 1,95	37,21–44,60 (40,54±0,66) 4,79	40,30–50 (44,48±0,80) 19,68	29,41–36,36 (32,96±0,60) 4,67	33,82–48,08 (40,90±0,78) 19,68
<i>aA</i>	lim $M \pm m$ σ^2	59,26–64,81 (61,82±0,58) 2,44	58,93–64,41 (61,71±0,52) 2,44	58,70–65,96 (60,91±0,64) 4,51	62,69–72,92 (65,65±0,86) 4,54	59,72–67,86 (65,18±0,75) 7,26	58,82–68 (65,13±0,52) 4,54
<i>aV</i>	lim $M \pm m$ σ^2	43,55–49,06 (45,65±0,38) 2,29	42,31–49,15 (46,04±0,42) 2,29	42,86–48,44 (45,72±0,45) 2,27	50,75–58,18 (54,40±0,58) 8,81	47,22–53,06 (50,76±0,56) 4,05	48,53–58,93 (54,40±0,72) 8,82
<i>PV</i>	lim $M \pm m$ σ^2	22,58–27,78 (25,40±0,15) 1,84	23,08–28,57 (25,56±0,19) 1,84	24,42–28,57 (26,08±0,35) 1,33	21,43–23,91 (22,54±0,21) 0,54	25,45–28,57 (26,68±0,22) 0,63	20,63–23,21 (21,82±0,18) 0,54
<i>VA</i>	lim $M \pm m$ σ^2	14–18,52 (16,07±0,36) 0,65	11,86–17,54 (15,32±0,46) 0,65	13,30–16,33 (14,86±0,31) 1,08	13,56–19,57 (15,21±0,49) 2,26	17,46–20 (18,81±0,26) 0,89	13,24–18,18 (15,77±0,36) 2,26
<i>IP</i>	lim $M \pm m$ σ^2	13,79–18,64 (15,39±0,21) 0,87	12,73–17,31 (15,30±0,24) 0,87	11,11–17,19 (13,69±0,55) 3,27	15,38–20,34 (17,82±0,36) 0,47	15,07–20 (17,38±0,42) 2,29	16,18–19,23 (17,62±0,27) 0,47
<i>ID</i>	lim $M \pm m$ σ^2	10,17–13,46 (11,77±0,22) 1,80	10,17–15,79 (12,03±0,24) 1,80	8,80–13,11 (10,60±0,24) 1,98	10,77–13,04 (12,01±0,19) 0,50	12,00–14,29 (12,79±0,22) 0,62	10,29–13,46 (12,07±0,17) 0,50
Счетные признаки							
<i>D</i>	lim $M \pm m$ σ^2	11–12 (11,60±0,13) 0,26	11–12 (11,3±0,16) 0,24	10–12 (10,6±0,10) 0,53	10–12 (11,50±0,14) 0,28	10–11 (10,31±0,12) 0,22	10–12 (10,77±0,11) 0,28
<i>A</i>	lim $M \pm m$ σ^2	15–17 (15,33±0,16) 0,38	14–16 (15,4±0,11) 0,55	14–16 (15,1±0,10) 0,29	13–15 (14,50±0,14) 0,79	11–14 (13,50±0,22) 0,80	12–15 (14,14±0,19) 0,79
<i>cs</i>	lim $M \pm m$ σ^2	27–29 (28,20±0,31) 0,60	26–31 (28,0±0,46) 1,08	26–31 (27,6±0,23) 1,31	24–26 (25,20±0,39) 0,37	24–27 (25,75±0,31) 0,79	25–27 (25,71±0,16) 0,37
<i>vert. tr</i>	lim $M \pm m$ σ^2	16–18 (16,9±0,28) 0,55	15–18 (16,7±0,28) 0,60	16–19 (17,4±0,28) 0,61	14–18 (16,33±0,27) 2,27	15–20 (16,75±0,25) 3,36	15–19 (16,38±0,23) 2,27
<i>vert. int.</i>	lim $M \pm m$ σ^2	4–7 (5,3±0,29) 0,63	4–7 (5,7±0,21) 0,73	5–6 (5,4±0,27) 0,50	4–9 (5,87±0,32) 1,70	5–8 (6,88±0,30) 0,70	4–8 (6,38±0,46) 1,70
<i>vert. c.</i>	lim $M \pm m$ σ^2	19–22 (20,7±0,29) 0,61	20–22 (20,7±0,28) 0,58	19–22 (20,4±0,19) 0,66	18–20 (19,13±0,17) 3,55	16–20 (18±0,36) 1,71	15–21 (17,88±0,33) 3,55
<i>vert.</i>	lim $M \pm m$ σ^2	42–44 (42,9±0,29) 0,63	42–44 (43,1±0,19) 0,63	42–45 (43,3±0,16) 0,69	39–44 (41,33±0,33) 3,41	40–44 (41,63±0,22) 1,41	39–44 (40,63±0,25) 3,41

Условные обозначения: Обозначения признаков приведены в тексте раздела «Материал и методы», M – среднее значение, m – ошибка средней, lim – пределы колебаний, σ^2 – дисперсия.

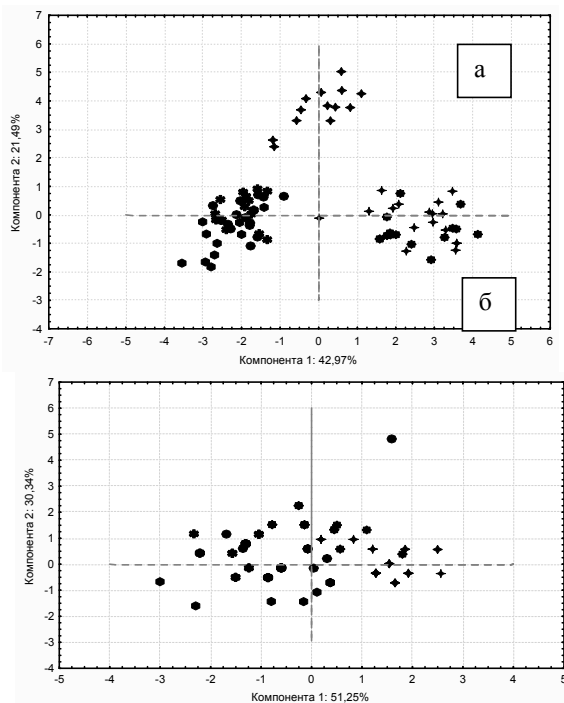


Рис. 8.17. Распределение особей тюльки в пространстве главных компонент по совокупности 12 пластических признаков (а) и 7 меристических признаков (б). Условные обозначения: ◆- Кременчугское в-ще, озерная часть; ●- Кременчугское в-ще, речная часть; ◆-Днепродзержинское в-ще; ●- Ивановское в-ще; ◆- Куйбышевское в-ще, речная часть; ●- Куйбышевское в-ще, озерная часть

Такие признаки, как с, h, pl и D не имеют сколь-либо отчетливых различий. Распределение исследованных особей тюльки в пространстве главных компонент с одной стороны продемонстрировало надежность дифференциации днепровских и волжских выборок по совокупности пластических признаков (рис. 8.17а), а с другой отсутствие таковой по комплексу меристических признаков (рис. 8.17б). Видно, что в пространстве главных компонент по комплексу индексов внешнеморфологических признаков формируются два отчетливых скаттера, дифференцированных по первой компоненте и не имеющих внутренней дифференциации. Один скаттер формируют особи из выборок волжских водохранилищ (Куйбышевского и Ивановского), а второй составили особи из днепровских водохранилищ (Днепродзержинского и речного участка Кременчугского водохранилищ). Отдельный третий скаттер сформировали особи из озерной части Кременчугского водохранилища. Группа этих рыб по первой компоненте заняла относительно промежуточное положение между остальными

ми днепровскими и волжскими выборками, с некоторым приближением к группе волжских выборок. По второй компоненте вся группа рыб из озерной части Кременчугского водохранилища надежно дифференцирована от обеих групп волжского и днепровского скаттера. Анализ собственных значений компонент (табл. 8.8) свидетельствует, что наибольший вклад в дифференциацию по первой компоненте имеют такие признаки внешней морфологии, как do, H, h, pl, aA, aV, PV, IP, а по второй компоненте основной вклад в наблюдаемую дифференциацию вносят различия по признакам с, H, aD, PV, VA, IP, ID. Различия по H, PV, IP значимы для дифференциации всех трех групп, внося существенные вклады по обоим первым компонентам.

Таблица 8.8. Собственные значения 1-й и 2-й главных компонент у индексов внешнеморфологических признаков тюльки днепровских и волжских водохранилищ

Признаки	1 Компонента	2 Компонента
c	-0,222993	0,783878
do	0,873717	-0,299951
H	0,466987	0,445903
h	0,721079	-0,027551
pl	0,918515	0,079987
aD	0,287470	-0,701363
aA	0,713743	0,319251
aV	0,911061	0,039598
PV	-0,726761	0,456597
VA	0,025047	0,753959
IP	0,818409	0,317489
ID	0,375222	0,441965

Таким образом, собственно межбассейновые различия определяются, прежде всего, различиями в размерах глаза, длине и высоте хвостового отдела и расположению вентральных и анального плавников. Вычленение скаттера озерной части Кременчугского водохранилища в основном обусловлено различиями в размерах головы, положении и размерах спинного плавника и расположению друг относительно друга брюшных и анального плавников. Анализ зависимости собственных значений главных компонент индексов внешнеморфологических признаков от длины тела предпринятый в отношении особей из Кременчугского водохранилища показал наличие двух скаттеров (рис. 8.18). Эта дифференция наблюдалась, как по первой главной компоненте, так и по второй. В обоих случаях независимый скаттер составляли особи, приуроченные к озерной части водохранилища, а второй – особи из речной части. Представленные данные засвидетельствовали, что морфологический облик тюльки в водохранилищных экосистемах двух крупнейших рек Понто-Каспийского стока

Днепра и Волги имеет ряд существенных различий. Наиболее ярко эти различия проявились в изменчивости внешних морфологических признаков. Дифференциация наблюдается не только по средним значениям индексов внешнеморфологических признаков, но и по их вариациям.

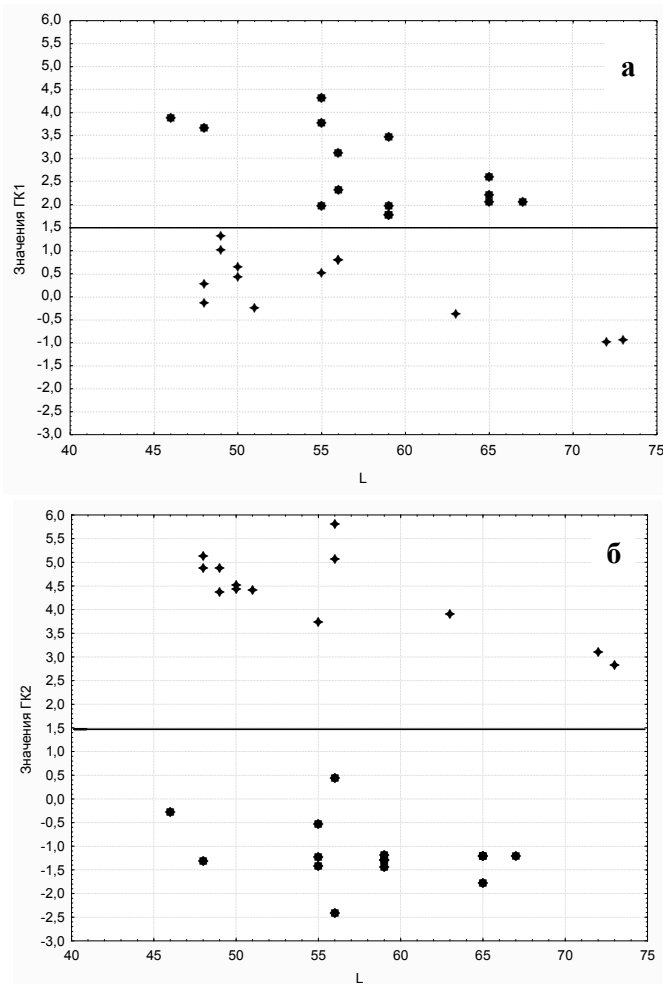


Рис. 8.18. Двумерное распределение особей тюльки Кременчугского водохранилища. По оси ось абсцисс – длина тела (l), мм; по оси ординат – значения ГК1 (а) и ГК2 (б) индексов остеологических признаков, (—) – граница онтогенетического канала; обозначения мест локализации особей в водоеме см. на рис. 8.17.

Тюлька из водохранилищ бассейна Волги характеризуется большей морфологической популяционной однородностью, нежели из водохранилищ бассейна Днепра. При этом наблюдается снижение средних значений индексов внешнеморфологических признаков в Волге по сравнению с Днепром и канализация интервалов изменчивости в Днепре. Популяционная дифференциация тюльки *Clupeonella*

delicatula (= *cultriventris*) Nordmann, 1840 Черноморского и Каспийского бассейна неоднократно подчеркивалась ранее (Бородин, 1896; Владимиров, 1950; Берг, 1948; Световидов, 1952). В частности, именно различия по комплексу, прежде всего, группы внешнеморфологических признаков нашли свое отражение в описании подвидов вида: черноморско-азовского – *Cl. delicatula delicatula* Nordmann, 1840, каспийского – *Cl. delicatula caspia* Svetovidov, 1941 и чархальского – *Cl. delicatula caspia m. tscharchalensis* Borodin, 1896. При этом отмечалось, что различия по меристическим признакам между подвидами не столь очевидны. Полученные нами результаты по различиям тюльки Волги и Днепра в целом соответствуют приводимым описаниям подвидов тюльки, приуроченным к Каспийскому и Черноморскому бассейнам. В Днепровских водохранилищах тюлька более большеглазая с несколько удлинённой задней частью тела. А характеристики внешнеморфологических признаков тюльки волжских водохранилищ в большей степени соответствуют описанию чархальской тюльки – пресноводной озерной формы тюльки (Бородин, 1896). Предполагалось, что формирование такого рода различий связано с особенностями обитания каспийских популяций тюльки в более опресненных лимновидных водоемах (Владимиров, 1950; Берг, 1948; Световидов, 1952). Следовательно, весь скаттер, образуемый особями из рассматриваемых волжских водохранилищ можно детерминировать как «озерную форму» тюльки. Не исключено, что наблюдаемая межбассейновая дифференциация обусловлена разными источниками происхождения водохранилищных популяций тюльки Волги и Днепра. Однако при анализе на внутриводоемном уровне ранее выявляли существенные различия как по комплексу меристических признаков (Касьянов, 2007), так и внешнеморфологических (Степанов, 2011) при сравнении популяций тюльки волжских водохранилищ и Северного Каспия. В то же время подобной достоверной дифференциации тюлек Днепровско-бужского лимана и водохранилищ Днепра ни по меристическим, ни по пластическим признакам не было выявлено (Шевченко и др., 1994). Более того, особи, составляющие скаттер, образуемый особями из Днепродзержинского водохранилища и речной части Кременчугского водохранилища характеризуются признаками, присущими по большей части особям, которые совершают активные миграции по течениям рек (Владимиров, 1951). достоверная Дифференциация по комплексу внешнеморфологических признаков речного и озерного стад тюльки Кременчугского водохранилища, наблюдаемая нами, согласуется с описанными в конце 1980-х годов различиями по многим исследуемым признакам тюлек озерной и речной части этого водохранилища (Шевченко и др., 1994). Справедливость предположения о разделении тюлек Кременчугского водохранилища на «озерную» и «речную» формы отчасти подтверждается сближением скаттера, образованного особями из озерной

части водохранилища с волжским «озерным» скаттером. Помимо этого, ранее установлено, что мигрирующая в пресные воды подвижная форма тюльки и более оседлая лиманная форма обладают различиями в диаметре икринок и плодовитости, обусловленных различиями в условиях размножения (Владимиров, 1950; Суховайн, Вятчина, 1989). У тюльки, размножающейся в пресных водах, больший диаметр оплодотворенных икринок и более низкая плодовитость. Эти особенности позволяют предполагать, что у тюльки вполне вероятно могут существовать как минимум два креода или алгоритма развития, или два онтогенетических канала (Шмальгаузен, 1982; Мина, 2001). Подтверждение этому мы обнаруживаем у тюльки Кременчугского водохранилища. Формирование независимых скаттеров с отчетливым хиатусом при анализе взаимосвязи как ГК1, так и ГК2 с длиной тела действительно свидетельствуют о реализации двух алгоритмов развития с четкой приуроченностью каждого из них к озерной или речной частям водохранилища. Наблюдается вычленивание «озерной» группы, как по размерам тела, так и по его пропорциям (Tissot, 1988). Подобной картины не отмечается в ситуации с тюлькой Куйбышевского водохранилища, которое во многом аналогично Кременчугскому водохранилищу и в котором также имеются развитые озерные и речные части. Следовательно, необходимо допустить, что различия каспийских и черноморских популяций гораздо глубже и основаны на существовании полиморфизма алгоритмов развития в Черноморском бассейне и отсутствии такового в Каспийском. Это маловероятно, учитывая принадлежность, как каспийской, так и черноморско-азовской тюлек к одному виду – *Cl. cultriventris* (Атлас..., 2002; Слынько и др., 2010). С другой стороны, если принять во внимание генетически и морфологически обоснованную гипотезу происхождения популяций тюльки волжских водохранилищ не из Каспийского моря Слынько и др., 2010; Касьянов, 2012), а из реликтовых пресноводных популяций пойменных озер времен Хвалынской трансгрессии, которые существовали до зарегулирования Волги вблизи г. Саратов (Шаронов, 1969). Догда тюлька волжских водохранилищ, пройдя длительный период преадаптации, представляет собой устоявшуюся «озерную» форму, что мы собственно и наблюдаем. Тюлька же днепровских водохранилищ проникла и натурализовалась в них непосредственно после зарегулирования Днепра из материнской популяции низовьев Днепра (Slynko et al., 2011). По видимому, заселение этих водохранилищ происходило, прежде всего, за счет активных полупроходных тюлек, поднимавшихся на нерест. И по мере натурализации тюльки в Кременчугском водохранилище с его обширной озеровидной частью начался процесс адаптации к пресноводным лимническим условиям обитания. В результате в водохранилище сформировались две пространственно разделенные группы тюлек с разными алгоритмами развития. Морфологическое сравнение

популяций черноморско-каспийской тюльки в крупнейших водохранилищах Волги и Днепра, особенно на уровне пластических признаков позволило обнаружить принципиальные различия в количестве реализуемых программ развития: две программы развития в Кременчугском водохранилище и только одна в Куйбышевском водохранилище. Выявленная направленность морфологических изменений вполне определенно свидетельствует о процессе пресноводной лимнизации тюльки, как в водохранилищах Днепра, так и Волги. Проведенное исследование показало, что реализация в Кременчугском водохранилище двух алгоритмов развития непосредственным образом связано с освоением тюлькой озеровидных расширений водохранилищной экосистемы. Подобный эффект в аналогичном по топографическим, гидрологическим и гидрохимическим параметрам Куйбышевском водохранилище отсутствует. При этом, значимых различий по пластике между рыбами Днепра и Волги не наблюдается. Это обусловлено тем, что в Волге, после ее зарегулирования по водохранилищам расселялась преадаптированная к пресноводным озерным условиям тюлька Саратовских пойменных озер, обитавшая там со времени Хвальнской трансгрессии Каспийского моря. А водохранилища Днепра осваивала проходная тюлька Днепро-Бугского лимана.

Не менее ярким примером фенотипической дивергенции, ведущей к внутривидовой диверсификации (Ward, McLennan, 2009; Berner et al. 2010) могут служить виды трансконтинентального переноса, в частности между Северной Америкой и Европой. Собственно говоря, современные представления о процессах и механизмах биоинвазий основаны преимущественно на анализе в первую очередь трансконтинентальных вселенцев (Элтон, 1960). При изучении морфологических особенностей солнечного окуня в водоемах североамериканского континента установлено, что данный вид образует симпатрические морфоэкологические формы – пелагическую и литоральную, обусловленных дифференциацией прежде всего пластических признаков тела, отражающих приспособления к различным плавательным способностям (Januszkiewicz, Robinson, 2007) и трофическим предпочтениям (Jastrebski, Robinson, 2004). Взаимосвязи филогеографических маркеров, а это преимущественно нейтральные по своему характеру локусы, как правило, митохондриального генома, отражающих историю происхождения популяций солнечного окуня с наблюдаемой морфоэкологической диверсификацией обнаружено не было. Однако, хотя и не во всех исследованных водоемах, прослеживалась положительная связь морфоэкологических форм с генетической изменчивостью по частотам микросателлитных локусов (Weese et al., 2012).

В популяциях солнечного окуня в Дунае (Дунайский лиман - оз. Ялпуг), Днестре (Днестровский лиман) и Днепре (Днепровское водохранилище) по сово-

купности 14 счетных признаков (число колючих и ветвистых лучей в спинном и анальном плавниках, число лучей в грудных и брюшных плавниках, числу чешуй в боковой линии, числу отверстий в ряде покровных костей черепа (parietale, dentale и праеорегсulum) и количеству позвонков по отделам осевого скелета никакой дифференциации не обнаружено. Все три популяции сходны и в высокой степени однородны. Это состояние можно отнести как на счет генетической однородности солнечного окуня в этих водоемах, так и в счет того обстоятельства, что и в своей исходной части ареала, а также в западноевропейских популяциях, не отмечено сколь-либо существенной дифференциации солнечного окуня по счетным признакам (Keith, Allardi, 2001). По пластическим же признакам, как тела, так и черепа обнаружена дифференциация выборки из популяции Днепровского водохранилища от популяций Дуная и Днестра (рис. 8.19) (Слытько и др., 2014).

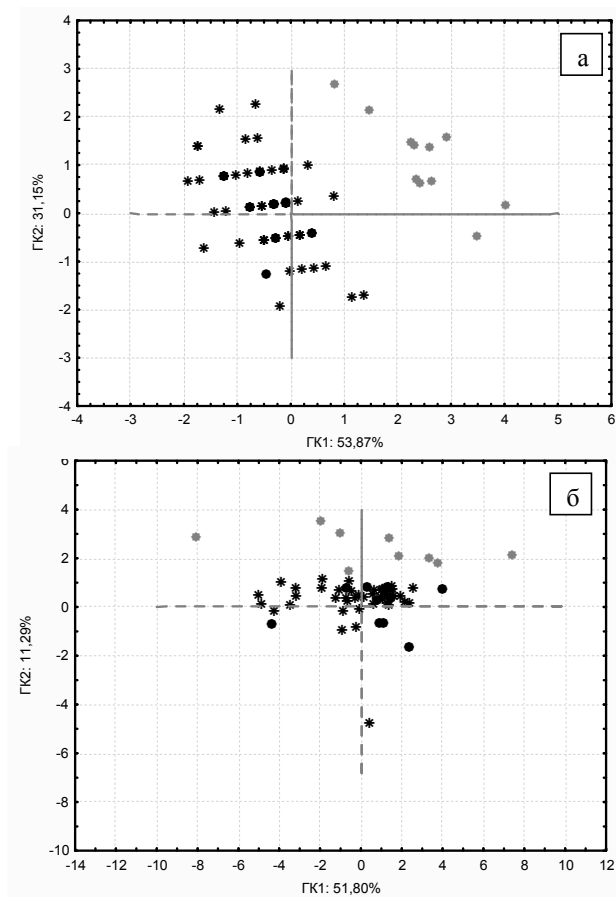


Рис. 8.19. Распределение особей солнечного окуня в пространстве главных компонент по совокупности 4 пластических признаков тела (а) и 9 пластических признаков черепа (б).
 Условные обозначения: ●- Днепровское водохранилище, * - Дунайский лиман (оз. Ялуг);
 ●- Днестровский лиман.

Анализ взаимосвязей собственных значений главных компонент с длиной тела (по пластическим признакам тела) (рис. 8.20) и с базальной длиной черепа (по совокупности пластических признаков черепа) (рис. 8.21) показывает, что во всех случаях наблюдается формирование независимого скаттера, состоящего из особей Днепровского водохранилища. Т.е. в Днепровском водохранилище, с одной стороны, и в лиманах Дуная и Днестра, с другой, реализуются два разных алгоритма развития, как по длинам и пропорциям тела, так и черепа. Эти алгоритмы развития соответствуют ранее выявленным в водоемах Северной Америки морфо-экологическим формам солнечного окуня, обозначенные авторами, как «пелагическая» и «литоральная» (Jastrebski, Robinson, 2004; Januszkiewicz, Robinson, 2007; Riopel et al., 2007). Соответственно, в лиманах была реализована т.н. «литоральная» форма, а в Днепре – «пелагическая».

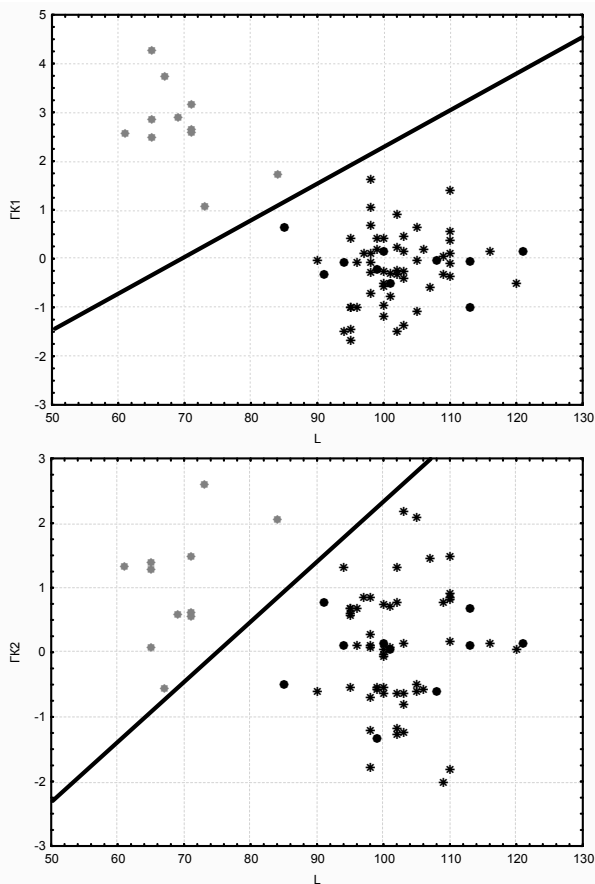


Рис. 8.20. Двумерное распределение особей солнечного окуня популяций Причерноморья. По оси ось абсцисс – длина тела (L), мм; по оси ординат – значения ГК пластических признаков тела, ———— – граница онтогенетического канала; обозначения мест локализации особей в водоеме см. на рис. 8.20.

Изложенные примеры наглядно иллюстрируют, что успех расселения может быть обеспечен, независимо от происхождения и уровней генетической изменчивости посредством реализации разных онтогенетических программ развития. При этом время, затрачиваемое на достижение успеха гораздо меньше, чем требуется при изменении генетической структуры популяций.

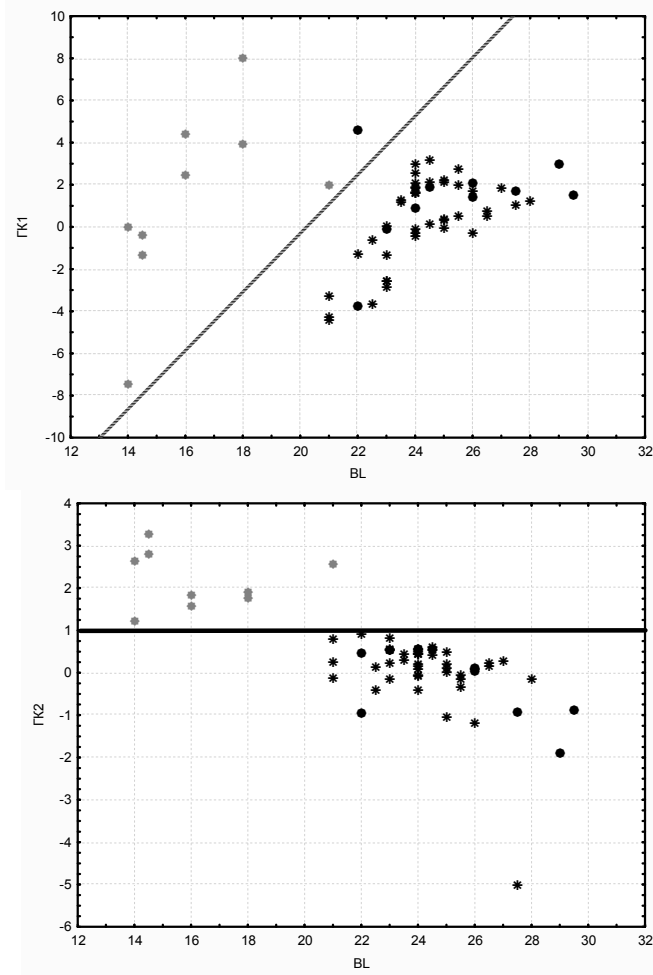


Рис. 8.21. Двумерное распределение особей солнечного окуня популяций Причерноморья. По оси абсцисс – базальная длина черепа (BL), мм; по оси ординат – значения ГК краниологических пластических признаков, ———— – граница онтогенетического канала; обозначения мест локализации особей в водоеме см. на рис. 20.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные сведения свидетельствуют, что колебания климата оказывали и продолжают оказывать наиболее значимое влияние на фаунистический состав, численности и структуру популяций рыб пресноводных экосистем Понто-Каспийского бассейна. Основной комплекс геологических факторов, будь то тектонические подвижки, покровные оледенения, колебания уровней морей реализуется в своем воздействии на экосистемы посредством или в силу климатических изменений. Непосредственно под действием климата происходят пульсации ареалов и колебания численности рыб. Было отмечено, что в современный период, в отличие от предшествующих эпох ощутимый вклад в изменение рыбного населения стали вносить антропогенные факторы, особенно те из них, которые приобретали черты глобальности – зарегулирование русел основных рек (строительство водохранилищ и межбассейновых каналов) и осуществляемые человеком направленные или же бракеражные интродукции новых видов. И если фактор зарегулирования *de facto* аналогичен естественным факторам периодов таяния ледников и трансгрессий морей, то фактор интродукции исключительное порождение именно человеческой эпохи в геологической истории Земли. На примере Волги, Дона и Днепра показано, что в современный период ихтиофауны подверглись не менее значительному изменению, чем в прошлые периоды неогена. Причем именно на рубеже веков доминирующее положение среди вселенцев заняли выходцы из солоноватых вод Понто-Каспия и интродуцированные виды. Отмечено, на примерах Волги и Днепра, что процессы расселения новых видов происходили с высокой степенью синхронности, а сами темпы расселения определялись локальными климатическими колебаниями. Изменения в видовых составах неизбежно повлекло за собой изменения в структуре рыбного населения и численностях популяций. Виды-вселенцы могут вызывать существенные структурные перестройки рыбного населения, и зачастую приводят к формированию иной рыбной части сообщества, уже не на основе аборигенных видов. При этом в формировании ихтиофауны появляется новый этап – "этап акклиматизантов". Предположительно он может отмечаться и в современных условиях при инвазии чужеродных видов рыб.

Результат взаимодействия вселенцев с аборигенными видами зависит от того относится ли они к мирным видам рыб или к хищным, происходит ли конкуренция мирных рыб по типу компрессии или замещения, обилия для них корма, насыщенности видами ихтиофауны и т.д. В большинстве водохранилищ Волжского и Днепровского каскадов кроме Днепродзержинского, Куйбышевского и Саратовского, с начала 1980-х годов отмечено уменьшение разнообразия их рыбного населения. В Куйбышевском водохранилище судя по динамическому фазовому портрету отмечено увеличение воздействия на его рыбное население, хотя устойчивое состояние не изменилось. На примере тюльки показано, что в зависимости от условий водоема может различаться динамика численности популяции вселенца. Так, в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах динамика численности популяции соответствовала классической схеме (Одум, 1975). На третьей фазе натурализации численность нарастала до максимальной, а затем на фазах 4а и 4б отмечался процесс стабилизации. При этом средняя удельная скорость изменения численности популяции была в обоих водохранилищах максимальной на третьей фазе натурализации тюльки, а в дальнейшем уменьшалась. Однако, как для популяции тюльки, так и для снетка Рыбинского водохранилища после кратковременной стабилизации численности на третьей фазе натурализации рост численности продолжился. Вместе с тем возросли и межгодовые колебания численности. В результате средняя удельная скорость изменения численности популяции обоих видов были максимальными на фазе натурализации 4б.

Несомненно, что направленность и степень происходящих изменений в структуре рыбного населения непосредственно определяется успешностью вселения и натурализации новых видов рыб. Детальный анализ наиболее успешных вселенцев в бассейнах Волги и Днепра – сформировавших на новых местообитаниях многочисленные популяции, нередко в статусе доминирующих или субдоминирующих видов позволил прийти к ряду важных заключений. Способность к быстрому завоеванию и освоению новых акваторий продемонстрировали, прежде всего, виды, имевших со времени постледниковья пресноводные лимнические популяции. За время существования в них они прошли длительный период преадаптации, и после создания водохранилищ именно эти виды быстрее и шире других раздвинули свои ареалы в бассейнах рек Понто-Каспийского стока. Установлено, что ни генетическое, ни морфологическое разнообразие, ни экологическая пластичность, ни источник происхождения не играют столь значимой роли в определении способностей к успешному расселению. Также не столь важными оказались факторы насыщенности экосистем, их экологическая емкость, гидрологические и трофические

свойства водоема. Оказалось, что, помимо рефугиальной природы, успешно расселяющиеся виды имели еще одну важную характеристику, а именно, способность к быстрому морфо-экологическому формообразованию, т.е. они реализовывали имеющиеся у них дискретные онтогенетические программы. Именно эти качества и определили их выдающийся успех и силу влияния на аборигенную ихтиофауну, вызывая нередко весьма заметные преобразования всей экосистемы. Но даже значительный адаптивный потенциал, обеспечивающий несомненное преимущество при расселениях не позволяет видам преодолеть климатические ограничения. Тюлька, равно как и трубконосый бычок смогли продолжить свою экспансию только после наступления выраженной фазы потепления. Ряпушка и снеток после столь успешного завоевания Волги не менее «успешно» отступили, когда температурная кривая пошла вверх. Солнечный окунь «отсиживался» в дунайских лиманах много десятилетий, пока глобальное потепление не привело к росту трофности водохранилищ. Только после этого он продемонстрировал всю мощь своего адаптивного потенциала, осуществив эксплозивное расширение ареала в Причерноморье и дойдя практически до середины Днепра. Сколько бы мы не прилагали усилий по вселению и акклиматизации новых видов рыб, но все они были малоуспешны в смысле натурализаций, пока не вступала в действие климатическая составляющая.

Мир постоянно меняется, но отнюдь не по нашей прихоти. Как бы нам (человечеству) не хотелось, но наш выраженный антропоцентризм оказывается малосостоятельным при объяснении явлений и процессов, происходящих в биосфере планеты. Наше влияние, в любой форме его проявления, способно только усиливать, поддерживать или ослаблять эти процессы, но не в состоянии их изменить по сути или же повернуть в ином направлении. Создается ощущение, что мы пребываем в перманентном заблуждении, что поскольку наше присутствие и деятельность на планете так заметны нам самим, то мы в состоянии управлять и регулировать биосферой планеты. На самом деле, только познав природу вещей, мы сможем приспособиться и, ориентируясь на миллионолетний опыт выработанных и накопленных природой механизмов адаптации, научиться выживать в этом вечно меняющемся мире.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян А.Б., Шаранов В.А.* Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.: Энергия, 1977. 399 с.
- Авакян А.Б., Широков В.М.* Рациональное использование и охрана водных ресурсов. Екатеринбург: Изд-во «Виктор». 1994. 320 с.
- Абдурахманов Ю.А.* Мингечаурское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. Т.50. 1961. С. 183-197.
- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.* Экологические и генетические закономерности существования и конвергенции видов. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние. 1988. - 333 с.
- Айламазян А.К., Стась Е.В.* Информатика и теория развития. М.: Наука, 1989. 174 с.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Алимов А.Ф., Казанцева Т.И.* Рост животных и время // Доклады РАН. 2004. Т. 396, № 4. С. 561–563.
- Алимов А.Ф., Левченко В. Ф., Старобогатов Я.И.* Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М. 1997. С. 16-25.
- Алисов Б.П.* Климат СССР. М. 1956. 128 с.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 2003. 431с.
- Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э.* Теория колебаний. М.: Физматиздат, 1959.
- Андронов А.А., Леонтович Е.А., Гордон И.И., Майер А.Г.* Качественная теория динамических систем второго порядка. М.: Наука, 1966.
- Андронов А.А., Леонтович Е.А., Гордон И.И., Майер А.Г.* Теория бифуркаций динамических систем на плоскости. - М.: Наука. 1967.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России* (Под ред. Ю.С. Решетникова). М.: Наука, 1998. 220 с.
- Антипова О.П.* Рыбинское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд.ГосНИОРХ, 1961. С. 31-50.
- Антомонов Ю.Г.* Моделирование биологических систем. Киев: Наукова думка, 1977. 248 с.
- Асейнова А.А.* Экология, воспроизводство и запасы рыб и нерыбных объектов промысла. Обыкновенная килька // Каспийское море. Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. 1989. С. 77–81.
- Астраханский заповедник.* М: ВО Агропромиздат, 1991. 190 с.
- Атлас пресноводных рыб России:* в 2 т. Т. 1. /Под ред. Ю.С. Решетникова. М. Наука. 2002. 379 с.

- Атлас пресноводных рыб России*: в 2 т. Т. 2. /Под ред. Ю.С. Решетникова. М. Наука. 2003. 253 с.
- Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Терешина Т.В., Шеремет Б.В.* Почвы СССР. М.: Мысль, 1979. 380 с.
- Бабкин В.И., Плотников А.Н.* О генезисе изменений водных ресурсов на территории Российской Федерации. // Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия. /Отв. ред. Н.И. Коронкевич, И.С. Зайцева. М. Наука. 2003. С. 169-178.
- Бабуева Р.В., Изотов Г.П., Кривошеков Г.М.* 1982. Верховка *Leucaspius delineatus* (Неск) в бассейне реки Карасук // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск: Наука. С. 207-213.
- Байдин С.С. Скриптунов Н.А.* 1986. Каспийское море. Гидрология и гидрохимия. М.: изд-во Наука. 261 с.
- Бандура В.* Прожорливый ротан // Рыбное хозяйство. 1979. № 11. с.40.
- Баранов И.В.* Гидрохимические режимы водохранилищ Волго-Камского каскада // Известия ГосНИОРХ. 1978. Т. 138. С. 5-29.
- Баранов И.В.* Лимнологические типы озер СССР. Л., 1961. 276 с.
- Баранов Ф.И.* Избранные труды. Т. 3. М.: Пищевая промышленность, 1971. – 304 с.
- Баранов Ф.И.* Избранные труды. М.: Пищ.пром. 1971.Т.3. 365 с..
- Батоян В.Г., Сорокин В.Н.* Микроэлементы в рыбах Куйбышевского водохранилища. // Экология 1989 № 6. С.81-94.
- Башунова Н.Н.* Состояние и перспективы развития рыбного хозяйства Алакольских озер // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе: Илим, 1981. С. 34-36.
- Берг Л.С.* О нахождении *Proterorhinus marmoratus* в Тамбовской губернии // Бюлл. Всеукраинск. гос. Черноморско-Азовской научн.-промысловой опытной станции “ВУГЧАНПОС”. 1924. № 12. С. 9.
- Берг Л.С.* Недавние климатические колебания и их влияние на миграцию рыб // Проблемы физ. географии. 1935. № 2. С. 73-84.
- Берг Л.С.* Обзор распространения пресноводных рыб в Европе // Ак. Л.С. Берг. Избранные труды. М.-Л.: Изд. АН СССР. 1962. Т.5. С. 238-319.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1948. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. – 468 с.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949а, т.2, с. 469-925.
- Берг Л.С.* Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949б, т.3, с. 930-1370.
- Берг Л.С.* Разделение территории Палеоарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.-Л.: АН СССР. 1962/ Т.5. С. 320-363.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах. М.: Мир, 1989. Т.І. 667 с. Т.ІІ. 477 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М.* Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2004. 389 с.

- Болтачев А.Р., Данилюк О.Н., Пахоруков Н.П.* О вселении солнечной рыбы *Lepomis macrochirus* (Perciformes, Centrarchidae) во внутренние водоемы Крыма // *Вопр. ихт.* 2003. Т. 43 (6) С. 853–856.
- Бородин И.П.* По озерам Валдайского и Крестецкого уездов Новгородской губернии // *Тр. С.-Петерб. об-ва естество испыт.* 1896. Т. 27. Вып. 1. С. 226–227.
- Брылёв В.А.* Палеогеоморфология речных долин юго-востока Русской равнины // *Геоморфология.* 1984. №3. С. 21-31.
- Булахов В.П., Мельников Г.Б.* Об условиях развития тюльки [*Clupeonella delicatula* (Nordmann)] в Ленинском водохранилище. *Вопр. ихтиологии.* 1965. Т. 5. № 3. С. 560-563.
- Бурмакин Е.В.* Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // *Изв. ГосНИОРХ.* 1963. Т. 53. 317 с.
- Бутковский А.Г.* Фазовые портреты управляемых динамических систем. М.: Наука, 1985. 139 с.
- Буторин Н.В., Гордеев Н.А., Ильина Л.К.* Рыбинское водохранилище. Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. 1975. Л. Изд-во ГосНИОРХ. С. 39-68.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А.* Глава IV. Гидрохимический режим : Солевой состав. Кислородный режим. Биогенные элементы. В кн. *Волга и ее жизнь.* Л.: Наука, 1978. С. 55-92.
- Вавилов Н. И.* Проблема новых культур // *Соц. растениеводство. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции.* Серия А. 1932. № 1. С. 23-47.
- Васильев Л.И.* О сетке Рыбинского водохранилища // *Зоологический журнал.* 1951. Т. XXX. Вып. 6. С. 590-593.
- Васильев Л.И.* Особенности формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища в период 1941–1952 гг. *Тр. Биологической станции Борок. М.-Л. Наука,* 1955. С. 142–168.
- Васильев Л.И.* Некоторые особенности формирования промысловой ихтиофауны Рыбинского водохранилища за период 1941-1952 гг. // *Тр. биол. станции Борок.* 1956. Вып.2. М.-Л.: Изд. АН СССР. С. 142-168.
- Васильченко О.Н.* Воспроизводство полупроходных рыб в дельте Волги // *Рыбное хозяйство.* 1982. № 11. С. 43-44.
- Ващенко Д.М.* 1973а. Видовой состав, распределение и численность молоди рыб в Каховском водохранилище // *Рыбное хозяйство: Киев.* Вып. 16. С. 97-100.
- Ващенко А.Н.* 1973б. Судак Каховского водохранилища // *Рыбное хозяйство: Киев.* Вып. 16. С. 105-111.
- Вербицкий В.Б., Клерман А.К., Коренева Е.А.* Воздействие тяжелых металлов и закисления воды на сообщества зоопланктона в проточных мезокосмах // *Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.,* 1990. N 91.
- Вербицкий В.Б., Мяжкова Г.Н., Пущина Л.И.* Гидробиологический режим выростных прудов в первый год залития // *Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья.* Казань, 1980.
- Визер А.М.* Влияние акклиматизации кормовых беспозвоночных на питание и темп роста молоди судака в Новосибирском водохранилище // *Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы.* Новосибирск: Наука, 1990. С. 110-112.
- Вернадский В.И.* Труды по всеобщей истории науки // *АН СССР. Комис. по разраб. Науч. наследия акад. В.И. Вернадского. Ин-т истории естествознания и техники. Архив; / Сост.: Бастракова М.С., Мочалов И.И., Неаполитанская В.С., Филиппова*

- Н.В., Шаховская А.Д.; Общ. ред. и вступ. ст. Микулинского С.Р. 2-е изд. М.: Наука. 1988. 334 с.
- Визер А.М. Влияние акклиматизации кормовых беспозвоночных на питание и темп роста молоди судака в Новосибирском водохранилище // Ресурсы животного мира Сибири. Рыбы. Новосибирск: Наука, 1990. С. 110-112.
- Владимиров В.И. О систематическом положении азовской и черноморской тюльки *Clupeonella delicatula* (Nordmann) // ДАН СССР. 1950. Т.70. №1. С. 125–128.
- Владимиров В.И. Дивергенция тюльки [*Clupeonella delicatula delicatula* (Nordm.)] бассейна Днестра и её причины // Зоол. журн. 1951. Т.30. №6. С. 578–585.
- Владимиров В.В., Сухойван П.Г., Бугай К.С. 1963. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки. Киев: АН УССР. 394 с.
- Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Под ред. Б.А. Флерова. Рыбинск, 1990. 156 с.
- Вовк Ф.И., Делицин В.В. Развитие рыбоводства на Волго-Ахтубинской пойме в Ленинском районе // Труды волгоградского отделения ГосНИОРХ. Волгоград: Нижне-волжское книжное издательство, 1971. С.173-192.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. 350 с.
- Володин В.М. Плодовитость леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 2. С. 246-253.
- 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.
- Володин В.М. Состояние воспроизводительной системы и плодовитость рыб в Северо-Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 101-123.
- Волькенштейн М.В. Общая биофизика. М.: Наука, 1978. 592 с.
- Воронов Д.А. Расчет удельной скорости роста популяции: сопоставление определения и модели // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 5. С. 425-430.
- Гаджиева С.Б. Биохимическая характеристика кормовой ценности планктона и бентоса Мингечаурского и Варваринского водохранилищ. Автореф. дис.канд. биол. наук. Баку, 1974. 27 с.
- Герасимов Ю.В. 2005. Динамика распределения рыб в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск. С. 46-58.
- Гераскин П.П., Алтуфьев Ю.В., Металлов Г. Ф., Шелухин Г.К., Романов А.А., Переварюха Ю.Н., Аксенов В.П., Шевелева Н.Г. (1993): Физиологическое состояние каспийских осетровых при недавних экологических изменениях в море и Волге и влияние на их репродуктивные способности // Биологические ресурсы Каспийского моря и пути их рациональной эксплуатации. 1993. Астрахань. С. 51-55.
- Глазовский Н.Ф., Касперсон Р., Сдасюк Г.В., Тернер Б. Критические экологические районы Мира: принципы выделения и методология изучения (подходы советских и американских географов). // Глобальные изменения и региональные взаимосвязи. Географический анализ. М. Ин-т географии АН СССР. 1992. С. 33-64.

- Гиляров А.М.* Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. совр. биол. 1996. Т. 116, вып. 4. С. 493–506.
- Гиляров А.М.* Связь биоразнообразия с продуктивностью. Наука и политика // Природа. 2001. № 2. С. 29–34.
- Гордеев Н.А.* Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга-1: Тез. докл. Куйбышев: Куйбыш. книж. из-во. 1971. С. 244-254.
- Гордеев Н.А.* Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2: Тез. докл. Борок, 1974. С. 65-69.
- Гордеев Н.А., Ильина Л.К.* Особенности естественного воспроизводства популяций рыб в водохранилищах Волжско-Камского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С.8-21.
- Гончаренко Р.И.* Гидрология, морфометрия и химический состав вод Куйбышевского водохранилища // Распределение и запасы хозяйственно ценных рыб Куйбышевского водохранилища и факторы их определяющие. 1972. Казань. С. 5-9.
- Горецкий Г.И.* Аллювиальная летопись великого Пра-Днепра. М. Наука. 1970. 492 с.
- Груза Г.В. и др.* Обзор состояния и тенденций изменения климата России 2000 г. Бюллетень изменения климата. 2000. (http://climate.mecom.ru/bulletins/2000/index_full.html).
- Гусынская С.Л.* 1969. Зоопланктон Кременчугского водохранилища в 1966-1967 гг. // Рыбное хозяйство: Киев. Вып. 8. С. 18-24.
- Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов. М. Гос. Изд-во Сельскохозяйственной лит. 1952. 483 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю.* Экология инвазий и популяционные контакты животных: общие подходы. Инвазионные виды в Европейских морях России. Апатиты. 2000. С. 35–50.
- Делицын В.В.* Новый список ихтиофауны водоемов бассейна р. Дон (Воронежская область). Ихтиологические и рыбохозяйственные исследования на реках и водохранилищах. Воронеж. Воронежский гос. университет. 2001. С. 20-26.
- Дементьева Т.Ф.* Биологические обоснования промысловых прогнозов. М.: Пищев. пром., 1976. 240 с.
- Денисов Л.И., Мейсмер Е.В.* Ивановское водохранилище // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд.ГосНИОРХ, 1961. С. 19-30.
- Денисов Л.И.* 1973. Организация рыболовства на водохранилищах Днепра // Рыбное хозяйство: Киев. Вып. 16. С. 132-138.
- Денисов Л.И.* 1978. Рыболовства на водохранилищах. М: Пищ. пром. 286 с.
- Денисова А.И.* Формирование гидрохимических показателей Днепровских водохранилищ и методы их оценки. Киев: Наукова Думка, 1979. 292 с.
- Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 188 с.
- Диканский В.Я.* Роль питания в процессе акклиматизации судака в оз. Балхаш // Рыбные ресурсы водоемов Казахстана и их использование. Вып. 8. Алма-Ата, 1974. С. 108-111.
- Диканский В. Я.* Формирование запасов рыб, акклиматизированных в озерах Алакольской системы // Биологические основы рыбного хоз-ва водоемов Средней Азии и Казахстана. Ташкент: Изд-во “ФАН”, 1983. С. 181-183.
- Диканский В.Я.* Возможности и пути повышения рыбопродуктивности Алакольских озер // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад: Ылым, 1986. С. 201-203.

- Диканский В.Я., Стрельников А.С. Об относительной численности судака в оз. Балхаш // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 105. С. 180-184.
- Дирипаско О.А., Демченко Н.А., Кулик П.В., Заброда Т.А. Расширение ареала солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes), на восток Украины // Вест. зоол. 2008. Т. 42, №3. С. 269–273.
- Дмитриев М. Осторожно ротан // Рыбоводство и рыболовство. 1971. № 1. С. 26-27.
- 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 инвазивных видов. Рыбинск; Борок. 2005. С. 187–188.
- Дрягин П.А. Порционное икротетание у карповых рыб // Известия ВНИОРХ. 1939. Т. XXI. С. 81-120.
- Дрягин П.А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1953. Т. 32. С. 10-98.
- Дрягин П.А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд. ГосНИОРХ, 1961. С. 382-395.
- Дрягин П.А. Экологическая классификация рыб по температурному фактору // Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин, 1973. Т.1. С. 167-171.
- 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.
- Евсеева Л.С., Кузнецова Л.П. Климатическая характеристика // Каспийское море: Гидрология и гидрохимия. М.: Наука. 1986. С. 19-28.
- Еловенко В.Н. Непрошенный гость // Рыбоводство и рыболовство. 1979. № 4. С. 39.
- 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.
- Еловенко В.Н. Морфо-экологическая характеристика ротана *Percocottus glehni* Dyb. в границах естественного ареала и за его пределами // Автореф. диссерт. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 1985. 24 с.
- Ерисковский А.П., Махниборода Э.И. Оценка влияния изменения уровня режима озера Балхаш и стока реки Или на запасы и уловы основных промысловых видов рыб // Вод. ресурсы. 1983. № 4. С. 160-164.
- Ермолин В.А. Рыбы-вселенцы в ихтиофауне Саратовского водохранилища // Тез. докл. 2-го международного симпозиума «Чужеродные виды в Голарктике». Борок. 2005. С. 144-145.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
- Залозных Д.В. Некоторые аспекты биологии ротана в водоемах Горьковской области // Межвузовский сб. «Наземные и водные экосистемы». Горький: Изд-во Горьковского университета. 1982. Вып.5. С. 44-47.
- Залозных Д.В. Ротан в выростных прудах Горьковской области и борьба с ним // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1984. № 217. С. 95-102.
- Замбриборц Ф.С., Шумило Р.П. Солнечная рыба в Днестре // Природа 1953. № 10. С. 119.

- Застрожнов А.С.* Неоген Палео-Дона: Стратиграфия и история геологического развития. Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. С.-Пб.. 2009. 145 с.
- Захарова Л.К.* Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. // Тр. биол. ст."Борок". М.-Л.: АН СССР. 1958. Вып. 3. С. 304–320.
- Иванов В.П.* Биологические ресурсы Каспийского моря. Астрахань: КаспНИРХ. 2000. С. 1-96.
- Иванов В.П., Мажник А.Ю.* Рыбное хозяйство Каспийского бассейна (Белая Книга). Москва. 1997. С. 1-40.
- Иванова М. Н.* Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск.: ИБВВ АН СССР. 1982. 143 с.
- Иванова М.Н., Половкова С.Н., Кияшко В.И., Баканов А.И.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб в водохранилищах Волжского каскада // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л.: Наука, 1978. С. 55-78.
- Иванова М.Н., Касьянов А.Н.* О находке бычка-кругляка в пище налима Рыбинского водохранилища. // Биология внутренних вод. 2011. №3. с.88-91.
- Иванчева Е.Ю.* Сравнительный анализ видовой структуры рыбного населения малых рек Рязанской области. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Борок. 2008. 174 с.
- Ильина Л.К., Поддубный А.Г.* Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства // Рыбное хозяйство внутренних водоемов СССР. М., 1963. С. 47-56.
- Иоганзен Б.Г.* Рыбохозяйственные районы Западной Сибири и их биолого-промысловая характеристика // Тр. Томского гос. ун-та. 1953. Т. 125. С. 7-44.
- Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. М. Агропромиздат. 1980. 304 с.
- Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. М. Пищев. пром. 1989. 255 с.
- Казанчеев Е.Н.* Рыбы Каспийского моря. Определитель. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. 167 с.
- Карабанов Д.П.* Генетико-биохимические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при расширении ареала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: 2009. ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Каревич А.Ф.* Теория и практика акклиматизаций водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 342 с.
- Каревич 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.
- Картавец Ю.Ф., Ли Ж.-С.* Анализ нуклеотидного разнообразия по генам цитохрома *b* и цитохромоксидазы 1 на популяционном, видовом и родовом уровнях // Генетика. 2006. Т. 42. № 4. С. 437–461.
- Каспийское море:* Гидрология и гидрохимия. / Ред. Г.В. Воропаев. М. Наука. 1986. 261 с.
- Каспийское море.* Ихтиофауна и промысловые ресурсы. М.: Наука. 1989. 235 с.
- Касымов А.Г.* Животный мир Каспийского моря. Баку.: Элм, 1987. 155 с.
- Касьянов А.Н.* Изучение некоторых меристических признаков у черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (*Clupeidae*), вселившейся в Рыбинское водохранилище // Вопр. ихтиол. 2009. Т.49. №5. С. 661–668. *Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г.* Изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище //

- Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль. 1997. С. 132-152.
- Касьянов А.Н., Горошкова Т.В. Изучение морфологических признаков у ротана *Percottus glenii* (*Perciformes, Eleotrididae*), интродуцированного в водоемы европейской части России. // Сибирский экологич. журн. 2012. Том. 19. № 1. С. 81–96.
- Касьянов А.Н., Клевакин А.А., Слынько Ю.В. Ротан-головешка *Percottus glenii* (Dybowski, 1877) Чебоксарского водохранилища. / Вопросы рыболовства. 2011. Т. 12. № 1. С. 55-65.
- Катунин Д.Н., Беспорточный Н.Н., Хрипунов И.А. Особенности гидролого-гидрохимического режима Каспийского моря. // Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. М. 1998. С. 9-25.
- Квасов Д.Д. Постчетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Кизина Л.П. Зависимость распределения рыб в низовьях дельты Волги от уровня режима Каспия (ретроспектива и прогноз) // Первый конгресс ихтиологов России. Тезисы докладов. (Астрахань, сентябрь, 1997). М.: Изд. ВНИРО, 1997. 154 с.
- Кирпичников В.С. Биология *Percottus glenii* Dybowski 1877 (Eleotridae) и перспективы его использования в борьбе против японского энцефалита и малярии // Бюл. Моск. общества испыт. природы (МОИП). 1945. Т. 50. Вып. 5-6. С. 14-26.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 1987. 520 с.
- Кияшко В.И. Трофозоологическая 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., 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. Ярославль. 2003. С. 247 – 259.
- 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., Карabanов Д.П., Яковлев В.Н. Слынько Ю. В. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище. // Вопр. ихтиологии. 2012, том 52, № 5, с. 571–580.
- Клевакин А.А., Минин А.Е., Блинов Ю.В. Аннотированный каталог рыб водоемов Нижегородской области. Н. Новгород: Изд-во Нижегородского гос. ун-та. 2003. 36 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.
- Коблицкая А.Ф., Кизина Л.П., Алентьева Л.Е. Рыбы // Астраханский заповедник. М.: Агропромиздат. 1991. С. 91-112.
- Ковалева М.П. Уловы и рыбопродуктивность водохранилищ СССР // Рыбохоз. изучение внутр. водоемов. Вып. 11. Л: ГосНИОРХ, 1972. С. 38-68.

- Козловская В.И., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М., Халько В.В. Влияние загрязняющих веществ на состояние рыбы в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: 1990. С. 123-143.
- Коган А.В., Зайцева Е.М. Питание тюльки *CLUPEONELLA DELICATULA CASPIA* MORPHA *TSCHARCHALENSIS* (BORODIN) Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 3 (86). С. 477-482.
- 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.
- Кожевников Г.П. Оценка рыбных запасов Волго-Камских водохранилищ и их использование. Л. Научные тр. ГосНИОРХ. 1984. Вып. 210. С. 47-54.
- Кожевников Г.П., Лесникова Т.В. Горьковское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Известия ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С.87-105.
- Козлов В.И. Экологическое прогнозирование ихтиофауны пресных вод (на примере Понто-Каспийского региона).М. 1993. 251 с.
- Козлов Л.Н., Беляков А.А. Транспортно-энергетическая водная система Евразии // Логинфо. 2008. № 4. (<http://loginfo.ru/issue/111/959>).
- Козловский, С.В. Экология тюльки *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) и ее роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища: Автореф. дисс канд. наук. Л. 1987. – 24 с.
- Козловский С.В. О распределении тюльки *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) Куйбышевского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20. Вып. 3(122). С. 561-566.
- Козловский С.В.. Особенности естественного воспроизводства тюльки в Куйбышевском водохранилище // В кн.: Биол. продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. 1984а. М.: Наука, С. 227-229.
- Козловский С.В. О размножении тюльки в Куйбышевском водохранилище // Инф. бюлл. «Биол. внутр. вод». 1984б. № 62. С. 37-40.
- Козловский С.В. Рыбы. Самара. Самарское книжное изд-во, 2001. 224 с.
- Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М. Наука. 2003. 371 с.
- Коломыц Э.Г. Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М. Наука. 2008. 427 с.
- Коновалов А.Ф. Роль судака в экосистемах крупных озер Вологодской области. Автореф. дис.канд. биол. наук. Петрозаводск. 2004. 28 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометиздат, 1993. С. 50-113.
- 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.
- Крыжановский С.Г., Смирнов А.И., Соин С.Г. Материалы по разведению рыб р. Амура // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции 1945-1949 гг. Т. 2 (Материалы к познанию фауны и флоры СССР, изд. МОИП Отд. зоол. Вып. 24). 1951. С. 5-222.
- Кудерский Л.А. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах //Рыбохозяйственный фонд внутренних водоемов (озера, реки, водохранилища) и

- перспективы повышения их рыбопродуктивности. 1974. Л.:Изв. ГосНИОРХ. Т. 87. С. 94-102.
- Кудерский Л.А. Ротан в прудах Горьковской области // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1980. Вып. 25. С. 28-33.
- Кудерский Л.А. Ротан в прудах Ленинградской области // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 191. С. 70-75.
- 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.
- Кудерский Л.А., Печников А.С. Динамика рыбного населения озера // Ладожское озеро: прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 224–237.
- Кудерский Л.А., Федорова Г.В. Снижение запасов снетка в больших водоемах в Северо-Европейской части СССР в 1973-1975 гг. // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. № 20. . 1977. Л.: ГосНИОРХ. С. 3-8.
- Кузнецов В.А. Лещ Свияжского залива // Рыбы Свияжского залива Куйбышевского водохранилища и их кормовые ресурсы. Казань: Изд-во Каз. гос. ун-та. 1969. Вып.2. С. 24-36.
- Кузнецов В.А. Особенности размножения и роста тюльки – нового компонента ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // Научн. Докл. Высш. Школы. Биол. Науки. 1973. № 6. С. 23-25.
- Кузнецов В.А. Изменения экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе его формирования // Вод. ресурсы. 1997. Т.24, № 2. С. 228-233.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука. 1983. 214 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2010. 183 с.
- 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.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 1978. 352 с.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичном периоде. Л. Наука, 1972. 548 с.
- Литвинов А.С. Энерго- и масс-водообмены в каскаде Волжских водохранилищ. Ярославль: Тип. ЯрГТУ. 2000. 83 с.
- Личков Б. Л. Геосинклинали и великие наземные аллювиальные равнины. Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук. 1932. № 7. С. 997–1027.
- Лишев М.Н. Питание и пищевые отношения хищных рыб бассейна Амура Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг., 1950. Т.1. С. 19–146.
- Ловецкая А.А. Локальные стада каспийской обыкновенной кильки (*Clupeonella delicatula caspia* Svetowidov) // Тр. Касп. бас. фил. ВНИРО. 1952. Т. XII. С. 21–34.
- Локшина А.Б. Генетические исследования белкового полиморфизма пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и некоторых сиговых рода *Coregonus*// Автореф. канд. дисс. Л. 1983. 16 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.

- Лузанская Д.И.* Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР (справочник). М.: Пищев. пром., 1965. 600 с.
- Лузанская Д.И.* Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР // Вопросы экономики государственного и колхозного рыболовства. Л.: ГосНИОРХ, 1970. С. 3-137.
- Лузанская Д.И., Савина Н.О.* Рыбохозяйственный водный фонд и уловы рыбы во внутренних водоемах СССР (справочник). М.-Л.: ВНИОРХ, 1956. 514с.
- Лукин А.В.* Основные закономерности формирования рыбных запасов Куйбышевского водохранилища и пути их рационального использования // Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1964. Вып.10. С. 3-26.
- Лукин А.В.* Куйбышевское водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Известия ГосНИОРХ. 1975. Т.102. С.105-118.
- Лукин А.В., Кузнецов В.А., Смирнов Г.М.* Рыбы среднего Поволжья и методы их изучения. Казань.: Изд-во Казанского университета. 1981. 100 с.
- Луц Г.И., Рогов С.Ф.* Динамика жирности и формирование запасов тюльки и хамсы в Азовском море в зависимости от термического режима зимы // Гидробиол. журн. 1978. Т. XIV. № 2. С. 31-35.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 1968. 598 с.
- Малинин В.Н.* Влагообмен в системе океан-атмосфера. С.-Пб. Гидрометеиздат. 1994. 197 с.
- Малинин Л.К., Стрельников А.С.* Состояние ихтиофауны Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1987-1988 гг. в связи с его загрязнением // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 89-101.
- Малкин Е.М.* Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиол. 1995 - Т.35. - Вып.4. - С. 537-540.
- Марков К.К.* Очерки по географии четвертичного периода. М. Географгиз. 1955. 348 с.
- Марковский Н.И.* Палеогеографические условия размещения крупных залежей нефти. М. Недра. 1965. 399 с.
- Махотин Ю.М.* Условия нереста и распределение молоди рыб в Куйбышевском водохранилище // Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып. 12. С. 46-67
- Мельников Г.Б.* Состав ихтиофауны и пути рыбохозяйственного освоения озера Лена и малых водохранилищ Украины // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 32-49.
- Мецгеряков Ю.А.* О происхождении крупных форм рельефа Русской равнины. Изв. АН СССР. Сер. географ. 1953. № 5. С. 455-458.
- Микряков В.Р., Андреева А.М., Латирова Т.Б., Силкина Н.И.* Реакция иммунной системы рыб Шекснинского плеса после аварии на промышленных предприятиях г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 144-154.
- Мина М.В.* Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий. // Онтогенез. 2001. Т. 32. №6. С. 471-476.
- Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф.* и др. Рыбы Казахстана. Т. 5. Алмата: Гылым, 1992. 464 с.
- Михайлов В.Н.* Загадки Каспийского моря. Соросовский образовательный журнал. 2000. Т.6. № 4. С. 63-70.

- Михеев П.В., Прохорова К.П.* Рыбное население водохранилищ и его формирование. М.: Пищепромиздат, 1952. 86 с.
- Михман А.С.* Влияние естественных факторов на численность азовской тюльки // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 71. Вып. 2. С. 177-179.
- Михман А.С.* Закономерности колебаний численности азовской тюльки // Тр. ВНИРО. 1972. Т. LXXXIII. С. 235-247.
- Мовчан Ю.В.* До характеристики різноманіття іхтіофауни 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.
- Мовчан Ю. В.* Риби України. К.: Золоті ворота, 2011. 444 с.
- Моисеенко Т.И.* Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы субарктики. Апатиты: Кольск. научн. центр РАН, 1997. 261 с.
- Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Лукин А.А. и др.* Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. М.: Наука, 2002. 403 с.
- Молчанов А.М.* Время и эволюция. Системные исследования. 1970. М.:Наука. С. 69-79.
- Монастырский Г.И.* Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. – М.: ВНИРО, 1952. - Т.21. - С.3-155.
- 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.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Небольсина Т.С.* Волгоградское водохранилище. Известия ГосНИОРХ. 1975. Вып. 102. С. 130–148.
- Некрашевич Н.Г.* К систематике и экологии сазана Алакульских озер // Тр. института ихтиологии и рыбного хозяйства. Т. 4. Алма-Ата: АН КазССР, 1963. С.98-123.
- Никаноров И.В.* Экология и рыбоводство. М.: Экспедитор. 1996. 254 с.
- Никаноров Ю.И.* Ихтиофауна и рыбное хозяйство Ивановского водохранилища // Влияние Ивановского водохранилища на природу и хозяйство прибрежных территорий. Калинин, 1973. С 95-113.
- Никаноров Ю.И.* О некоторых закономерностях формирования ихтиофауны в водоемах под режим водоемов-охладителей ТЭЦ влияние сбросных вод тепловых электростанций // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974. С. 112-115.
- Никаноров Ю.И.* Ивановское 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.* О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. XXVI, № 3. С. 221–231.
- Никольский Г.В.* Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР. 1956. 551 с.
- Никольский Г. В.* Экология рыб. М. Изд-во 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.
- Никольский Г.В.* Структура видов и закономерности изменчивости рыб. М. Пищевая пром-сть. 1980. 184 с.
- Николюкин Н.И.* Межвидовая гибридизация рыб. Саратов: Саратовское областное государственное издательство. 1952. 312 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.
- Новоселов А.П.* К вопросу о появлении чужеродных видов рыб в бассейне Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. 2003. Тезисы докладов. Савтыркар. С. 61.
- Обедиентова Г.Ф.* Формирование речных систем Русской равнины. М. Недра. 1975. 173 с.
- Обедиентова Г.В.* Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М. Наука. 1977. 240 с.
- Обедиентова Г. В.* Века и реки. М. Недра. 1983. 120 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М. Изд-во Мир. 1975. 740 с.
- Озинковская С.П.* Распределение личинок рыб Кременчугского водохранилища // Рыбное хозяйство: Киев. 1973. Вып. 16. С. 53-57.
- Осепян К.Г.* Причины колебаний численности обыкновенной кильки Северного Каспия // Тр. ВНИРО. 1972. Т. LXXXIII. С. 194-202.
- Осипов В.В., Кияшко В.И.* Метод определения возраста понто-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeoidei) по чешуе и отолитам // Вопросы ихтиологии. 2008. V. 48. № 5. С. 668–674.
- Остроумова В.И.* Динамика популяций и современное состояние запасов налима в Горьковском водохранилище. Биология рыб волжских водохранилищ. Л. Наука. 1966. С. 192-195.
- Отчет по НИР.* Исследование ихтиофауны Каховского водохранилища в связи с осуществлением рыбохозяйственных мероприятий по направленному формированию его рыбных запасов. 1960. К.: УкрНИИРХ. 83 с.
- Отчет по НИР.* Рыбохозяйственное освоение Каховского водохранилища. 1965. Киев: УкрНИИРХ., 1965.- 89 с.
- Отчет по НИР.* Разработать научные основы рационального использования запасов рыб Кременчугского водохранилища, 1980. К.: УкрНИИРХ., С. 5–150.
- Отчет по НИР* (заключительный 1986–1990 гг.). Разработать методы повышения рыбопродуктивности днепровских водохранилищ и водоемов нижнего Днепра / 01.84.0074859; № ГР 87056478; Инв. № 03484578511. 1990. К. УкрНИИРХ. 249 с.

- Отчет по НИР* (заключительный 1996–2000 гг.). Розробити науково обґрунтовану систему раціонального ведення рибного господарства на дніпровських водосховищах та Дніпровсько-Бузькому лимані /04.01; № ДР 0196V023118. 2000. К. ІРГ УААН. 259 с.
- Оценка рыбных запасов* Алакольских озер, пути улучшения их воспроизводства и эксплуатации в условиях ухудшения водного режима в результате зарегулирования стока рек: Отчет о НИР. КазНИИРХ. Балхаш, 1980. 112 с.
- Павельева Л.Г., Зимакова И.Е., Комарова А.В., Голик Е.М.* Некоторые аспекты влияния антропогенных загрязнений на осетровых Волго-Каспийского бассейна // Физиолого-биохимическое состояние Волго-Каспийских осетровых в норме и при синдроме разложения мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). Рыбинск. 1990. С. 45-50.
- Павлов Д.С. и др.* (1989): Рыбопромысловые требования к объемам паводковых вод в дельте Волги // Рыбное хозяйство. 1989. № 9. С. 29-31.
- Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В.* Современное состояние Каспийского моря. М.: Наука, 2005. 356 с.
- Пастухова Е.В., Соловьева А.А., Волкова Л.Д.* Антропогенный фактор как ускоритель биотического и геохимического циклов лимнических систем // V Съезд гидробиол. общ-ва. Ч. II. Куйбышев, 1986. С. 280-281.
- Паишков А.Н., Плотников Г.К., Шутлов 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.
- 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.
- Пермитин И.Е., Половкова С.Н.* Динамика видового состава скоплений пелагических рыб в нагульный период// Инф. бюлл. «Биол. внутр. вод». 1983. № 60. С. 47-50.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Песенко Ю.А., Семкин Б.И.* Измерение видового разнообразия сообществ и ширины экологических ниш видов: индуктивный плюралистический подход // Экосистемные исследования: историко-методологические аспекты. Владивосток, 1989. С. 133-159.
- Петкевич А.Н.* Новосибирское водохранилище // Водоохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: ГосНИОРХ, 1961а. С. 197-212.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 399 с.
- Пилипенко Ю.В.* Особливості становлення і функціонування іхтіофауни малих водосховищ Півдня України // Таврійський науковий вісник. 2006. Вип. 43. Херсон: Айлант. С. 190–197.
- Пинус Г.Н.* О причинах колебания численности азовской тюльки // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 71. С. 180-192.
- Пиху Э.Р.* Преобразование рыбного хозяйства и сукцессии ихтиоценоза в оз. Выртсьярв (Эстонская ССР) // Вопр. ихтиологии. 1982. Т.22, вып.6. С 937-941.
- Поддубный А.Г.* О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Тр. ин-та биол. внутр. вод. Вып. 6(9). М.-Л.: Изд. Акад. наук СССР, 1963. С.178-183.

- Поддубный А.Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука. 1971. 312 с.
- Поддубный А.Г.* Ихтиофауна. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. Наука. 1972. С. 217-249.
- Поддубный А.Г.* Ихтиофауна. В кн. Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С. 228-245.
- Поддубный А.Г.* Значение работ по оценке точности результатов биологических исследований // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982. С. 3-8.
- Поддубный А.Г., Юданов К.И., Малинин Л.К., Стрельников А.С., Лапицкий И.И.* Плотность рыбного населения открытых плесов водохранилищ Волги и Дона // теория формирования и рационального использования стад промысловых рыб. М.: Наука. 1985. С. 129-137.
- Поддубный А.Г., Слынько Ю.В., Кияшко В.И.* Структура и состояние популяции леща Ивановского водохранилища // Пространственная структура и динамика распределения рыб во внутренних водоемах. Ярославль: ЯрГТУ. 1998. С. 61-70.
- Поддубный С.А.* Комплексный метод верификации гидродинамических моделей // Формирование и динамика полей гидрологических, гидрохимических и антропогенных факторов во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат. 1993. С. 47-65.
- Пидопличко И.Г., Макеев П.С.* Климат и ландшафты в прошлом. Киев. Изд-во Укр. АН. 1952. Ч. 1. С. 1-88.
- Попов П.А., Визер А.М., Упадышев Е.Э.* Рыбы Новосибирского водохранилища // Сибирский экол. ж. 2000. N 2. С. 177-186.
- Попова О.А.* Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С.13-47.
- Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г.* Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 269-277.
- Пробатов С.Н.* Каховское водохранилище как рыбохозяйственный водоем // Рыбное хозяйство (Киев). 1973. Вып. 16. С. 92-97.
- Проблема территориального перераспределения водных ресурсов.* / Ред. Г.В. Воропаев, Д.Ю. Раткович и др. М. Институт водных проблем АН СССР. 1985. 504 с.
- Пуанкаре А.* О кривых, определяемых дифференциальными уравнениями. М.-Л.: Гостехтеориздат. 1947. 72 с.
- Пушкин Ю.А., Антонова Е.Л.* Тюлька *Clupeonella delicatula caspia* morpha *tscharcha-lensis* как новый компонент ихтиофауны камских водохранилищ // Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ. 1977. Т. 1. С. 30-47.
- Работнов Т. А.* Фитоценология. М. Изд-во МГУ. 1992. 352 с.
- Расницын А.П.* Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. 1987. С.46-64.
- Расницын А.П.* Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 347 с.
- Решетников Ю.С.* Метод экспертной оценки состояния особей и популяций сиговых рыб // Биология и биотехника разведения сиговых рыб. Материалы 5 Всерос. Совещ. Сп.Б.: ГосНИОРХ, 1994. - С. 115 – 118.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Кацулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А., Сталдвик Ф.* Оценка благополучия рыбной части водного сообщества по результатам мор-

- фопатологического анализа рыб // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119, № 2. С. 165-177.
- Решетников Ю.С.* Проблема ре-олиготрофирования водоемов // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 6.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П.* и др. Изменение рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Решетников Ю.С., Терещенко В.Г., Лукин А.А.* Динамика рыбной части сообщества в изменяющихся условиях среды обитания (на примере озера Имандра). //Рыбное хозяйство. 2011. № 6. с. 48-52.
- Ривьер И.К., Баканов А.И.* Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100-132.
- Ривьер И.К., Дзюбан И.А.* Зоопланктон // Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С. 153-174.
- Рикер У.Е.* Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая пром-сть. 1979. 408 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424с.
- Родзянко Г.Н.* Возраст и генезис переуглублений на шельфах и история речных долин. М.: Наука, 1984. С. 64-76.
- Романенко В.И.* Микрофлора // Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С. 105-121.
- Романенко В.И.* Биопродукционные возможности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 41-89.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 344 с.
- Русаков Г.В.* Физико-географические условия // Астраханский заповедник. М.: Агропромиздат. 1991. С. 8-19.
- Рыбинское водохранилище.* Л.: Наука. 1972. 359 с.
- Рыбы СССР.* М.: Мысль. 1969. 446 с.
- Савкин В.М.* Эколого-географические изменения в бассейнах рек Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 2000.153 с.
- Салманов М.А., Манафова А.А.* Эвтрофирование и соотношение первичной продукции и деструкции органического вещества Мингечаурского водохранилища // 5 Съезд ВГБО. Тез. докл. Куйбышев, 1986. С. 209-210.
- Сальников Н.Е., Сухойван П.Г.* Тюлька в Каховском водохранилище // Зоол. ж. 1959. Т. 38. № 9. С. 1375-1382.
- Сальников В.Б., Решетников Ю.С.* Формирование рыбного населения искусственных водоемов Туркменистана // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып.4. С. 565-575.
- Сарычев В.С.* Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж. Воронежский государственный университет. 2007. 115 с.
- Световидов А.Н.* Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae). 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.
- Световидов А.Н.* Рыбы Черного моря. М.-Л.: Наука, 1964. 550 с.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

- Серов Н.П. Итоги акклиматизации рыб в озере Балхаш // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. М.: Наука, 1968. С. 237-242.
- Серов Н.П. Акклиматизация рыб в бассейне озера Балхаш // Изв.ГосНИОРХ. 1975. Т. 105. С. 72-74.
- Сецко Р.И. Рыбное хозяйство Новосибирского водохранилища и перспективы его развития // Биологич. режим и рыбохоз. использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1976. С. 153-165.
- Сецко Р.И. Изменение численности рыб Новосибирского водохранилища за 36 лет его существования // Биологич. продуктивность водоемов Западной Сибири и их рацион. использование. Новосибирск, 1997. С. 100-103.
- Сигиневич Г.П. Оценка запасов тюльки и степени использования ею зоопланктона Каховского водохранилища. Гидробиол. ж. 1968. № 5. С. 46-54.
- Скопинцев Б.А. Гидрохимический режим: Органическое вещество // Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С.92 - 105.
- Слынько Ю.В. Генетическая структура и состояние рыб Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль. 1997. С. 153-175.
- Слынько Е. Е., Новицкий Р. А., Бэнс М. Р., Дуглас М. Р., Дуглас М. Э., Христенко Д.С., Касьянов А. Н., Слынько Ю. В. Филогеография и фенотипическое разнообразие солнечного окуня *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) Северного Причерноморья. Генетика. 2014. Т. 50. № 12. С. 1-10.
- 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.
- Слынько Ю.В. Натурализация бычка-цуцика, *Proterorhinus marmoratus* (Pallas,1814) (Pisces: Perciformes: Gobiidae) в Рыбинском водохранилище // Рос. журн. биол. инвазий. 2008. № 1. С. 1-8.
- Слынько Ю.В., Дзедубадзе Ю.Ю. Рыбное население волжских водохранилищ в связи с инвазиями чужеродных видов // Доклад на Всероссийской конф. «Актуальные проблемы водохранилищ» (Борок, 2002), 2002. 19 сл.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Роль рыбных сообществ озерных экосистем в формировании и поддержании биоразнообразия промысловых видов рыб бассейна Верхней Волги // Материалы Международной конференции «Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии». М.: Отпечатано в ИПП «Гриф и К^о», г. Тула. 2000. С 279-282.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Ихтиофауна малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья /отв. ред. Папченков В.Г. М.: Наука. 2003. С. 134-175.
- Слынько Ю.В., Лапушкина Е.Е. Генетические стратегии ареальной экспансии пелагических видов рыб в речной экосистеме // Мат-лы Американско-Российского симпозиума «Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: ИБВВ-ИПЭЭ РАН. 2003. С. 281-288.
- Слынько Ю.В., Тютин А.В. Расширение ареала малой южной колюшки (*Pungitius platygaster* (Kessler, 1859): Gasterosteidae, Osteichthyes) в бассейне р. Дон. Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 45-49.

- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А., Гуровский А.Н. Филогеография и происхождение пресноводных популяций трубконосых бычков рода *Proterorhinus* (Gobiidae: Pisces) Понто-Каспийского бассейна // Генетика. 2013. Т.49. № 11. С. 1311-1321.
- Слынько Ю.В., Карабанов Д.П., Столбунова В.В. Генетический анализ внутривидовой структуры черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) // Доклады Академии наук. 2010. Т. 433. № 2. С. 283–285.
- 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.
- Слынько Ю.В., Христенко Д.С., Степанов М.В. Морфологическая изменчивость тюльки *Clupeonella cultriventris* Nordmann, 1840 (Actinopterygii: Clupeidae) крупнейших водохранилищ Волги и Днепра // Вода, химия и экология. 2015 (в печ.).
- Слынько Ю. В., Столбунова В. В., Чеботарь С. В., Заморев В. В., Гуровский А. Н. Разнообразии гаплотипов по локусу *cyt b* мтДНК бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* (Pallas)) в северо-западной части черноморского бассейна // Генетика. 2014. Т. 50. № 3. с. 314–320.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1983. Т.23, вып.4. - С. 531-537.
- Смірнов А.І. Фауна України. Риби. 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.
- Соколов В.Е., Решетников Ю.С. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 8-15.
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р. Обзор ихтиофауны водоемов Алакольской впадины. Сообщение 1. Аборигены // Известия Министерства Образования и Науки Респ. Казахстан, Национальной Академии Наук Респ. Казахстан. Серия биологическая и медицинская. 2002а. № 4. С.30-43.
- Соколовский В.Р., Тимирханов С.Р. Обзор ихтиофауны водоемов Алакольской впадины. Сообщение 2. Интродуценты // Изв. Министерства Образования и Науки Респ. Казахстан, Национальной Академии Наук Респ. Казахстан. Серия биологическая и медицинская. 2002б. № 5. С. 15-25.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная экология и эволюция. 1982. М.: Мир. 488 с.
- Соловов В.П. Современное состояние популяции сибирского осетра *Acipenser baeri* верхнего течения Оби // Вопр. ихтиологии. 1997. Т.37, № 1. С.47-53.
- Спановская В. Д., Савваитова К.А., Попова Т.Л. Об изменчивости ротана *Percottus glehni* Dyb. Fam. Eleotridae, при акклиматизации // Вопросы ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 4. С. 632-643.
- Спирidonов А.И. Геоморфология европейской части СССР. М.: Высшая школа, 1978. С. 335.
- Степанов М.В. Морфо-биологическая характеристика черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок. 2011. 23 с.
- 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.

- Стерлигова О.П.* Динамика рыбного населения водоемов Фенноскандии // Автореф. дис. на соиск. ученой степени докт. биол. наук. 2000. М. 49 с.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А.* Экосистема Сязозера (биологический режим, использование). Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 2002. 119 с.
- Стрельников А.С.* Акклиматизация рыб в Алакольских озерах. // Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Душанбе: ДОНИШ. 1976. С. 361-363.
- Стрельников А.С.* Влияние акклиматизантов на пространственное распределение местных рыб // Экологич. факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб: Гидрометеоздат, 1993. С. 280-296.
- Стрельников А.С.* Состояние популяции судака *Stizostedion lucioperca* (L) Рыбинского водохранилища в условиях новых коммерческих отношений // Вопросы ихтиологии. - 1996. Т.36. – Вып. 4. С. 481 - 487.
- 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. 1997. С. 178-204.
- Сухойван П.Г. Вятчанина Л.И.* Рыбное население и его продуктивность // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / [Под ред. Л.Н. Зимбалева, П.Г. Сухойвана, М.И. Черногоренко и др.; отв. ред. Г.И. Щербак. К.: Наук. думка. 1989. С. 136–173.
- Тайсин А.С.* Поверхностные воды Раифского участка Волжско-Камского заповедника. Вопросы географии и геологии. Сб. 4. Казань, 1967. С. 89-96.
- Танасийчук Л.Н.* Тюлька Кременчугского водохранилища и возможность прогнозирования её запасов. Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 126. С. 134-137.
- Терещенко В.Г.* Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран. 2005. Автореф. дис. докт. биол. наук. СПб: Ин-т озераведения РАН. 49 с.
- Терещенко В.Г.* Функциональные основы формирования и поддержания устойчивых уровней разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 314-316.
- Терещенко Л.И., Терещенко В.Г.* О точности информационных характеристик видовой структуры ихтиоценоза // Вопр. ихтиологии. Т.27, 1987. вып.6.- С.919-923.
- Терещенко В.Г., Вербичкий В.Б.* Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутренних вод. 1997. № 1. С. 23-31.
- Терещенко В.Г., Мострюков А.О.* Алгоритм выявления критической точки в функционировании реальных сообществ гидробионтов // Сб. научн. трудов конференции. «Математика, компьютер, образование». Вып. 6. Часть 2. Москва, 1999. С. 521-535.
- Терещенко В.Г., Надиров С.Н.* Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1996. Т.36, вып. 2. С. 169 -178.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С.* Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т.35, вып. 1. С. 71-77.

- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономич. изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С.86-98.
- Терещенко В.Г., Трифонова О.В., Терещенко Л.И. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, №5. С. 619-634.
- Терещенко В.Г., Стерлигова О.П., Павлов В.Т., Ильмаст Н.В.. Многолетняя динамика структурных и системных характеристик рыбного населения эвтрофируемого Сямозера // Биология внутренних вод. 2004. № 3. С. 93 - 102.
- Терещенко В.Г., Зуянова О.В. Метод оценки относительной численности поколений основных промысловых видов рыб при не полной исходной информации // Биология внутр. Вод. 2006. № 1. с. 93-98.
- Терещенко, В.Г., Кузнецов В.А., Козловский С.В. Шакирова Ф. М. Оценка состояния экосистем внутренних водоемов на основе анализа структурного фазового портрета рыбной части сообщества // Ж "Ученые записки Казанского государственного университета", серия: естественные науки, 2006, т.148, кн.1, с.35-44.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Мострюков А.О. Многолетняя динамика разнообразия рыбного населения крупных водохранилищ России и стран СНГ//Атлас временных вариация природных, антропогенных и социальных процессов. Т.5. Человек и три окружающие среды. М.:Янус – С. 377-386.
- Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Терещенко Л.И., Назаров А.Б. Периодизация процесса натурализации тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Днепродзержинском и Кременчугском водохранилищах. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. Дніпропетровськ. 2013. Т.1. Вип. 21. С. 9-14.
- Терещенко В.Г., Бузевич И.Ю., Христенко Д.С., Терещенко Л.И. Удельная скорость роста численности популяции тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ на разных фазах ее натурализации//Биология внутренних вод. (в печати).
- Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Котовская А.А., Терещенко Л.И., а. Динамика плотности и удельная скорость роста численности популяции пухлячков рыбы-иглы Днепродзержинского и Кременчугского водохранилищ на разных фазах ее натурализации//Биология внутренних вод. (в печати).
- Терещенко В.Г., Христенко Д.С., Котовская А.А., Терещенко Л.И., б. Динамические показатели популяции амурского чебачка в озеровидном и русловом водохранилищах Днепра//Экология. (в печати).
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1977. 303 с.
- Тишков А.А. Дискуссия о внутреннем влагообороте: дополнительные штрихи к истории отечественной географии XX века. Изв. РАН. Сер. Геогр. 2008. № 5. С. 132-141.
- Трифонов В.Г., Тюняков В.М., Дронов В.Г. и др. Биология и состояние запасов тюльки в Цимлянском водохранилище // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1986. Вып. 247. С. 87-93.
- Тряпичина Л.Н., Кизина Л.П. Динамика ихтиофауны низовьев дельты Волги при зарегулированном стоке // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука. 1986. С. 176-163.
- Тюрин П.В. Биологическое обоснование регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М.: Пищевая промышленность, 1963. – 200 с.

- Тюрюканов А.Н., Федоров В.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосферные раздумья. М. Изд-во РАЕН. 1996. 368 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Устарбеков А.К. Морфо-экологическая изменчивость основных промысловых видов карповых рыб в Каспийском бассейне // Автореферат дисс. д.б.н. М.: ИПЭЭ РАН. 2000. 53 с.
- Фауна Украины в 40 т. Т. 8. Рыбы. Вып. 3. / Мовчан Ю.В. 1988. К.: Наук. Думка. 368 с. (ISBN 5-12-000852-6)
- Федоров А.В. Ихтиофауна бассейна Дона в Воронежской области. Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской области. Воронеж. Изд-во Воронежского университета, 1960. С. 149-248.
- Федоров А.В. Современный состав и краткая характеристика ихтиофауны бассейна Верхнего Дона. Вопросы зоологии, физиологии и биофизики. Труды ВГУ. т. 79. Воронеж. Изд-во ВГУ. 1970. С. 27-37.
- Физико-географическое районирование СССР. / Ред. Н.А. Гвоздецкий. М. Изд-во МГУ. 1968. 576 с.
- Филь С.А. Морфометрия и уровненный режим Кременчугского водохранилища // Рыбн. хоз-во. Вып. 8. К.: Урожай. 1969. С. 3–10.
- Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 3-12.
- Филлимонова З.И. О фауне коловраток (Rotatoria) // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного исследования. Петрозаводск, 1977. С.83-93.
- Фортунатов М.А. Физико-географическая характеристика бассейна Волги. // Волга и ее жизнь. / Ред. Н.В. Буторин. Л. Наука. 1978. С. 7–31.
- Фортунатов М.А. Народохозяйственное использование Волги и водохранилищ Волжско-Камского каскада // Волга и ее жизнь. Л.: Наука. 1978. С. 265-270.
- Халько В.В., Кияшко В.И., Халько Н.А. Циркадноритмические изменения липидного состава мышц у тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae, Clupeiformes) при естественной периодичности питания в нагульный и нерестовый периоды в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, №4, с. 541-553.
- Цинзерлинг В.В. Климаты Северного полушария в четвертичный период. 1952. 23 с. (рукопись; поступила в редакцию Изв. АН СССР. Сер. геогр. в мае 1952 г.).
- Цыплаков Э.П. Лещ // Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып.12. С. 68-113.
- Черное море. / Ред. А. Вилканов, Х. Данов и др. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 407 с.
- Шаронов И.В. Расширение северных границ ареала тюльки // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1969. С. 15–19.
- Шаронов И.В. Расширение ареалов некоторых видов рыб в связи с зарегулированием Волги. Волга-I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Куйбышев. Куйбышевское книжное изд-во. 1971. С. 226–233.
- Шаронов И.В., Лукин А.В., Махотин Ю.М. Состояние рыбных запасов Куйбышевского водохранилища // Волга-1. Куйбышев: Куйбыш. книж. изд-во, 1971. С. 262-267.
- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Московской области. М.: Наука, 1988. 143 с.
- Шашуловский В.А., Ермолин В.А. Инвазионные виды в ихтиофауне Волгоградского водохранилища // Тез. докл. 2-го международного симпозиума «Чужеродные виды в Голарктике». Борк. 2005. С. 184-185.

- 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.
- Шевченко П.Г.* Эколоморфологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris cultriventris* (Nordmann) и ее роль в экосистеме днепровских водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Инт гидробиол. НАН Украины. 1991. 18 с.
- Шевченко П.Г., Щербуха А.Я., Коваль В.Н., Колесников Н.В.* Морфобиологическая изменчивость азово-черноморской тюльки при ее натурализации в днепровских водоемах // Вестн. зоол. 1994. № 2. С. 59–64.
- Шеннон К.* Работы по теории информации и кибернетике: Пер. с англ М.: Иностран. литература, 1963. 830 с.
- Шимановская Л.Н., Чистобаева Р.Я., Танасийчук Л.Н., Новикова Г.А.* Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971-1975 гг. Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л. ГосНИОРХ, 1977. С. 3-62.
- Широков В.М.* Баланс наносов и донные отложения Куйбышевского водохранилища // Тез. докл. Совещ. по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. (Вопросы биотического, химического, теплового и водного балансов озерных водоемов). Листвиничное на Байкале. 1964. С. 29-31.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179-198.
- Шмальгаузен И.И.* Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. С.157-183.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избран. тр. М.: Наука. 1982. 383 с.
- Щербуха А.Ю.* Фауна Украины. Рыбы. Киев: Наукова Думка, 1982. Т. 8.4. 384 с.
- Щетинина Л.А.* Акклиматизация рыб в оз. Врево // Научно-техн. бюл. ВНИОРХ. 1959. № 8.
- Эколого-географические районы Воронежской области / Ф.Н. Мильков, В.Б. Михно, В.И. Федотов и др. / под ред. Ф.Н. Милькова.* Воронеж. изд-во Воронеж. гос. ун-та. 1996. 216 с.
- Элтон Ч.* Экология нашествий животных и растений. М. Изд-во Иностран. лит-ра. 1960. 230 с.
- Яковлев В.Н.* Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. Вопросы ихтиологии. 1961. Т. 1. Вып. 2. С. 209-220.
- Яковлев В.Н.* История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 1. С. 10-22.
- 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.
- Arnold A.* Eingebürgerte Fischarten // Die Neue Brehm-Büch. Band. 1990. V. 602. 144 p.
- Avice J.C.* Conservation genetics in the marine realm // J. Hered. 1998. V. 89. P. 377–382.
- Ayala F.J.* Genetic differentiation during the speciation process // *Evol. Biol.* 1975. V. 8. P. 1–78.

- Baker H.G., Stebbins G.L.* The genetics of colonizing species. Academic Press, New York. 1965.
- Banarescu P. M.* *Lepomis gibbosus* (Lin.) studiu entozologic, zoogeografic si morfologic // Memor. Sect. Stiin. 1962. Ser. III. V. 17. P. 547–560.
- Bariche M., Letourneur Y., Harmelin & Vivien M.* Temporal fluctuations and settlement patterns of native and Lessepsian herbivorous fishes on the Lebanese coast (eastern Mediterranean) // Environ. Biol. Fish. 2004. V. 70. P. 81–90.
- Beck W.M.* Suggested method for reporting biotik data // Sew. Ind. Wastes. 1955. Vol. 27, № 10. P.
- Beeton A.M., Edmondson W.T.* The eutrophication problem // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. Vol. 29, № 6. P. 673–682.
- Behning A.* Das Leben der Volga. Die Binnengewässer. Stuttgart, 1928. Bd.5. 162 s.
- Berg L.S.* The review of distribution of fresh-water fishes of Europe. Zoogeographica. 1932. 1, 2, P. 236–319
- Berner D., Stutz W. E., Bolnick D. I.* Foraging trait (co)variances in stickleback evolve deterministically and do not predict trajectories of adaptive diversification // Evolution 2010. V. 64. P. 2265–2277.
- Bialozyt R., Ziegenhagen B., Petit R. J.* Contrasting effects of long distance seed dispersal on genetic diversity during range expansion // *J. Evol. Biol.* 2006. V.19. P. 12 – 20.
- Birch L.C.* The intrinsic rate of natural increase of an insect population // *J. Anim. Ecol.* 1948. Vol. 17. P. 15–26.
- Blossey B., Nötzold R.* Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants – a hypothesis. // *J. Ecol.* 1995. V. 83. P. 887–889.
- Bond, G. et al.* A Pervasive Millennial-Scale Cycle in North Atlantic Holocene and Glacial Climates. *Science*. 1997. 278 (5341). P. 1257–1266.
- Boubou A., Migeon A., Roderick G.K., Navajas M.* Recent emergence and worldwide spread of the red tomato spider mite, *Tetranychus evansi*: genetic variation and multiple cryptic invasions // *Biol. Invasions*. 2011. V. 13. P. 81–92.
- Brohan, P., et al., 2006:* Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new dataset from 1850. *J. Geophys. Res.*, 111, D12106, doi:10.1029/2005JD006548
Brohan, P. et al. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new dataset from 1850. *J. Geophys. Res.*, 2006, 111, D12106.
- Brown J.E., Stepien C.A.* Ancient divisions, recent expansions: phylogeography and population genetics of the round goby *Apollonia melanostoma* // *Mol. Ecol.* 2008. V. 17. P. 2598–2615.
- Cairns I., Dickson K.L. et al.* The sequential comparison index - a simplified method for non-biological to estimate relative differences in biological diversity in stream pollution studies // *J. Water Pollut. Control Fed.* 1968. Vol. 40. P. 1607–1613.
- Cammaerts R., Spikmans F., van Kessel N. et al.* Colonization of the Border Meuse area (the Netherlands and Belgium) by the non-native western tubenose goby *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (Teleostei, Gobiidae) // *Aquatic Invasions*. 2012. V. 7. Iss. 2. P. 251–258.
- Carson H.L.* Genetic conditions which promote or retard the formation of species // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. V. 24. P. 87–105.
- Chepalyga A.L.* The late glacial Great Flood in the Ponto-Caspian basin / The Black Sea Flood Question. V. Yanko-Hombach et al. (eds.). 2007. P. 119–148.

- Chutter F.M. An empirical biotic index of the quality of water in South African Stream and rivers // *Water Res.* 1972. Vol. 6, № 1. P. 19-30.
- Clarke K. R. & R. M. Warwick. Quantifying structural redundancy in ecological communities // *Oecologia.* 1998. Vol. 113, Is. 2. P. 278-289.
- Colautti R.I., Grigorovich I.A., MacIssac H.J. Propagule pressure: a null model for invasions // *Biol. Invasion.* 2006. V. 8. P. 1023–1037.
- Copp G.H., Fox M.G. Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to its potential invasiveness // *Biol. Invas.* in *Inl. Wat.: Profiles, distrib. and threats. Invas. Nature – Springer Ser. In Invas. Ecol.* 2007. V. 2. P. 289–306.
- Corkum L. D., Sapota M. R., Skora K. E. The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean // *Biological Invasions.* 2004. V. 6. P. 173–181.
- Dobzhansky Th. *Genetics and the Origin of Species*, 3d ed. New York: Columbia University Press. 1951. 364 p.
- Dolukhanov P.M., Chepalyga A.L., Shkatova V.K. et al. Late Quaternary Caspian: sea-levels, environments and human settlement. *The Open Geography Journal.* 2009. V. 2. P. 1-15.
- Dougherty J.D., Moore W.S., Ram J.L. Mitochondrial DNA analysis of round goby (*Neogobius melanostomus*) and tubenose goby (*Proterorhinus marmoratus*) in the Great Lakes basin // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. P. 474-480.
- Economidis P. S., Kattoulas M. Stephanidis. E. Fish fauna of the Aliakmon River and the adjacent waters (Macedonia, Greece). // *Cybium.* 1981. V. 5. P. 89–95.
- Eyles N., N. Januszczak N. ‘Zipper-rift’: A tectonic model for Neoproterozoic glaciations during the breakup of Rodinia after 750 Ma. *Earth Science Reviews*, 2004. V. 65. P. 1-73.
- Fausch K.D., Lyons J., Karr J.R., Angermeier P.L. Fish communities as Indicators of Environmental Degradation // *Biological Indicators of Stress in Fish.* 1990. Bethesda. P. 123–144.
- Fear K.K., Price T. 1998. The adaptive surface in ecology. *Oikos.* Vol.82. P. 440–448.
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evol.* 1985. V. 39 (4), 783–791.
- Freyhof J., Naseka A.M. *Proterorhinus tataricus*, a new tubenose goby from Crimea, Ukraine (Teleostei: Gobiidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwaters.* 2007. V. 18. № 4. P. 325-334.
- Fuller P.L., Nico L.G. Williams J.D. Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States. // *Amer. Fish. Soc. Spec. Pub.* 1999. V. 27. 613 p.
- GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>)
- Gilpin, M., Case, T., and Bender, E.A. Counterintuitive oscillations in systems of competition and mutualism. // *Am. Nat.* 1982. 119: P. 584-588.
- Grabowska J., Pietraszewski D., Ondraukov M. Tubenose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland) // *Aquatic Invasions.* 2008. V. 3. Iss. 2. P. 261-265.
- Hansen J. et al. A closer look at United States and global surface temperature change. *J. Geophys. Res.* 2001. 106, P. 23947–23963.
- Hansen J.R., Sato R.M., Lo K. Global surface temperature change // *Reviews of Geophysics.* 2010. V. 48, RG 4004. P. 1-29.

- Harris P.M., Roe K.J., Mayden R.L.* A Mitochondrial DNA Perspective on the Molecular Systematics of the Sunfish Genus *Lepomis* (Actinopterygii: Centrarchidae). // *Copeia*. 2005. V.2. P. 340–346.
- Harvey P.H., Pagel M.D.* The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, 1998. 239 p.
- Havens K.E.* Comparative analysis of lake plankton structure vs. Function. *Aquatic Sciences*. 1999. Vol. 61, Iss. 2. P. 150-167.
- Hartman W.L.* Lake Erie: Effect of exploitation, environmental changes and new species on the fishery resources// *J. Fish. Res. Board Canada*. 1972. Vol. 29, № 6. P. 899-912.
- Hartman W.L., Numann W.* Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1977. Vol. 34, № 10. P. 1670-1677.
- Heger T, Trepl L.* Predicting biological invasions. // *Biol. Invasions*. 2003. No. 5. P. 313–321.
- Hewitt G.M.* Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. V. 58. P. 247–276.
- Hilselhoff W.L.* An improved biotic index on organic stream pollution. *Great Lakes Entomologist*. 1987. 20 : 9–13.
- Holling C. S.* Resilience and stability of ecological systems // *Annu. Rev. Ecol. And Sys.*. 1973. Vol. 4. P. 1–23.
- http://big-archive.ru/geography/physical_geography_of_the_USSR/index.php
- <http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/temp/html>
- http://www.wrsc.org/sites/default/files/images/2012/a-2.earth_temperature_record.png
- Hufbauer R.A.* Biological Invasions: Paradox Lost and Paradise Gained // *Current Biology*. 2008. V. 18. N. 6. P. 246-247.
- 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.
- Januszkiewicz A., Robinson B.W.* Divergent walleye (*Sander vitreus*) – mediated inducible defenses in the Centrarchid pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). // *Biol. J. of the Linnean Soc.* 2007. V.90. P. 25–36.
- Jastrebski C.J., Robinson B.W.* Natural selection and the evolution of replicated trophic polymorphisms in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). // *Evol. Ecol. Res.* 2004. V. 6. P. 285–305.
- Joe R., Darling J. A.* Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions // *Trends in Ecology and Evolution*. 2007. V. 22. N. 9. P. 454-464.
- Jude D.J., Reider R.H., Smith G.R.* Establishment of Gobiidae in the Great Lakes Basin // *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* 1992. V. 49. P. 416-421.
- 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.
- Karr J.R.* Assessment of biotic integrity using fish communities // *Fisheries (Betheda)*. 1981. 6 (6). P. 21–27.
- Karr J.R.* Biological monitoring environmental assessment: a conceptual framework // *Environmental Management*. 1987. 11. P. 249–256.
- Karr J.R., R.C. Heidinger, E.H. Heimer.* Effect of chlorine and ammonia from wastewater treatment facilities on biotic integrity // *Journal of Water Pollution Control Federation*. 1985. 57: 912–915.
- Keane R.M., Crawley M.J.* Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. // *Trends Ecol. Evol.* 2002. No. 17. P.164–170.

- Keith, P. and J. Allardi* (coords.), Atlas des poissons d'eau douce de France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 2001. Patrimoines naturels, 47:1-387.
- Knut L.* Defining and measuring species interactions in aquatic ecosystems // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. Vol. 54. P. 1513–1519.
- Konishi M., Hosoya K., Takata K.* Natural Hybridization Between Endangered and Introduced Species of *Pseudorasbora*, with Their Genetic Relationships and Characteristics Inferred from Allozyme Analyses // *J. of Fish Biol.* 2003. V. 63. P. 213–231.
- Korneva L.G., Solovyova V.V.* Spatial Organization of Phytoplankton in Reservoirs of the Volga River // *Internat. Rev. Hydrobiol. Special Issue.* 1998. V. 83. P. 163-166.
- Kottelat M.* European freshwater fishes // *Biologia.* 1997. V. 52. suppl. 5. P. 1–271.
- Langerhans R.B., DeWitt T.J.* Shared and unique features of evolutionary diversification. // *American Naturalist.* 2004. V. 164(3). P. 335–349.
- Lavoie D.M., Smith L.D., Ruiz. G.M.* The potential for intracoastal transfer of nonindigenous species in the ballast water of ships. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* 1999. 48. P. 551–564.
- Law R., Morton R. D.* Permanence and the assembly of ecological communities. // *Ecology.* 1996. V. 77. P. 762–775.
- Lee C.E.* Evolutionary genetics of invasive species // *Trends Ecol. Evol.* 2002. V. 17. P. 386–391.
- Lehtonen H.* Alien freshwater fishes of Europe // *Invasive aquatic species of Europe.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. P. 153–161.
- 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.
- Lonhart S.I.* Natural and climate change mediated invasions // *Biological invasions in marine ecosystems.* Berlin; Heidelberg: SpringerVerlag. 2009. P. 57–69.
- Lougheed V. L. and P. Chow-Fraser.* Factors that regulate the zooplankton community structure of a turbid, hypereutrophic Great Lakes wetland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. Vol. 55. P. 150–161.
- Lugina, K.M. et al.* Monthly surface air temperature time series area-averaged over the 30-degree latitudinal belts of the globe, 1881–2004. In: *Trends: A Compendium of Data on Global Change.* Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, Oak Ridge, TN, 2005. (<http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/temp/lugina/lugina.html>).
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of bird species // *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 1957. **43**: 293-295.
- MacArthur R.H.* On the relative abundance of species // *Amer. Nat.* 1960. **94**: 25-36.
- Marco D. E., P'aez S.A., Cannas S.A.* Species invasiveness in biological invasions: a modeling approach. // *Biological Invasions.* 2002. № 4. P. 193–205.
- Margalef D.R.* Information theory in ecology // *General Systems.* 1958. **3**: 36-71
- Marsh-Matthews E., Matthews W.J.* Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence the structure of stream fish assemblages in the Midwestern United States? // *Ecology of Freshwater Fish.* 2000. **9**: 9–21.
- Martem'yanov V.I., Borisovskaya E.A.* Indices of Hydromineral Metabolism in Tyulka (*Clupeonella cultriventris*; Clupeiformes, Clupeidae) Introduced in the Rybinsk Reservoir in Comparison to Aboriginal and Marine Fish Species // *RJBI.* 2010. V. 1. No. 3. P. 187–193.

- May R.M. Will a large complex system be stable? // Nature. 1972. Vol. 238, № 5364. P. 413–414.
- 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.
- Miller P.J., Vasil'eva E.D. *Perccottus glenii* Dubowsky, 1877 // The freshwater fishes of Europe. AULA-Verlag. 2003. V. 8/1. Pp. 134-156.
- Mineeva N.M. Some ecological aspects of phytoplankton productivity in the Volga River reservoirs // Internat. Rev. Hydrobiol. 1998. V. 83. P. 455-462.
- Moyle P.B., Light T.L. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory // Biol. Conservat. 1996. V. 78. P. 149–161.
- Müller J. Invasion history and genetic population structure of riverrine macroinvertebrates // Zoology. 2001. V.104. P. 1-10.
- 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.
- Naseka A.M., Boldyrev V.S., Bogutskaya N.G. et al. New data on the historical and expanded range of *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) (Teleostei: Gobiidae) in eastern Europe // J. Appl. Ichthyol. 2005. V. 21. P. 300-305.
- Near T.J., Bolnick D.I., Wainwright P.C. Fossil calibrations and molecular divergence time estimates in Centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae) // Evol. 2005. V. 59 (8). P. 1768–1782.
- Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1987. P. 512.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Escape from the Ponto-Caspian: Evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei). Mol. Phyl. Evol. 2009a. 52(1): 84-102.
- Neilson M.E., Stepien C.A. Evolution and phylogeography of the tubenose goby genus *Proterorhinus* (Gobiidae: Teleostei): evidence for new cryptic species // Biological Journal of the Linnean Society. 2009b. V. 96 (3). P. 664-684.
- Nevo E., Biales A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity. Haifa. 1984. 213 p.
- Odum E. P. Trends expected in stressed ecosystems // Bio - Science. 1985. Vol. 35. №. 7. P. 419–422.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und Darstellung der Ergebnisse // Gas-und Wasserfach. 1955. Vol. 96. № 18. P.17–21.
- Patrick R., Strawbridge D. Methods of studying diatom populations // Water Pollut. Control. Fed. 1963. Vol. 35. P. 151–161.
- Pavlov D.S., Vilenkin V.Y. Present state of the environment, biota and fisheries of the Volga river // Proc. Internat. Large River Symp. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. 1989. V. 106. P. 504-513.
- Pearman P.B. et al. Prediction of plant species distributions across six millennia // Ecol. Lett. 2008. V. 11. P. 357–369.
- Petit R.J. et al. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity // Science. 2003. V. 300. P. 1563–1565.
- Pielou E.C. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse // The American Naturalist. 1966. Vol.100, n. 914. P. 463–465.

- Pielou E.C.* Mathematical Ecology. New York: 1977. 385 p.
- Poddubny A.G., Galat D.L.* Habitat associations of Upper Volga river fishes: effects of reservoirs // Regulated rivers: research & management. 1995. V. 11. P. 67-84.
- Portrait V., S. Gendron-Gaillard, G. Cottenceau, and A.M. Pons.* Inhibition of pathogenic Salmonella enteritidis growth mediated by Escherichia coli microcin J25 producing strains PDF. // Can. J. Microbio. 1999. Vol. 45. P. 988–994.
- Price T.D., Qvarnstrom A., Irwin D.E.* The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. // Proc. R. Soc. B. 2003. V. 270. P.1433–1440.
- Reshetnikov A.N.* The current non-native range of the fish rotan *Perccottus glenii* Dubowsky, 1877 in Eurasia. // Book of abstr. Second International Symposium “Alien species in Holarctic”. 2005. Pp. 206-207.
- Ricciardi A.* Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? // Conserv. Biol. 2007. V. 21. P. 329–336.
- Riopel C., Robinson B.W., Parsons K.J.* Analyzing nested variation in the body form of Lepomid sunfishes // Envir. boil. of fish., 2007. V. 82 (4). P. 409–420.
- Rocha L.A., Robertson D.R., Rocha C.R. et al.* Recent invasion of the tropical Atlantic by an Indo-Pacific coral reef fish // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 3921-3928.
- Routledge R.D.* Diversity Indices: Which Ones are Admissible? // J.Theor.Biol. 1979. Vol.76. № 4. P. 503–515.
- Sax D.F. et al.* Ecological and evolutionary insights from species invasions // TRENDS in Ecology and Evolution. 2007. V.22. No.9. P. 465-471.
- Scott W. B. and Grossman E. J.* Freshwater Fishes of Canada. // Fish. Res. Bd. Canada Bull. 1973. V.184. P. 1–966.
- Semenchenko V., Grabowska J., Grabowski M., Rizevsky V., Pluta M.* Non-native fish in Belarusian and Polish areas of the European central invasion corridor. International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2011. V. 40, Is. 1. P. 57-67.
- Shea K., Chesson P.* Community ecology theory as a framework for biological invasions. / Trends Ecol. Evol. 2002. V. 17. P. 170–176.
- Shön I.* Did Pleistocene glaciations shape genetic patterns of European ostracods? A phylogeographic analysis of two species with asexual reproduction // Hydrobiologia. 2007. V. 575. P. 33–50.
- Skora K.E., Stolarski J.* Round goby – a fishy invader // WWF Baltic Bulletin. 1995/95: 46–47.
- Sladeczek V.* Water quality system // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. 1966. Bd.16. P.809-816.
- Sheldon A.L.* Species diversity and longitudinal succession in stream fishes // Ecology. 1968. 49: 193–198.
- Slynko Yu.V., Kijashko V.I.* The analysis of Effectiveness invasions of pelagic species of fishes in Volga river reservoirs. // RJBI. 2012. V. 3. No. 2. P.129–138.
- 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.
- Slynko Yu. V., Karabanov D. P., Stolbunova V. V.* Genetic Analysis of the Intraspecific Structure of Kilka *Clupeonella cultiventris* (Nordmann, 1840) (Actinoptergii: Clupeidae). / Doklady Biological Sciences. 2010. V. 433. P. 261–263.

- Slyngo 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. // *RJBI*. 2011. V. 2. No. 1. P. 49–59.
- Smith L. D.* Chapter 10. The Role of Phenotypic Plasticity in Marine Biological Invasions // *G. Rilov, J.A. Crooks (eds.) Biological Invasions in Marine Ecosystems*. Ecological Studies. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2009. P. 177- 202.
- Smith T. M., Reynolds R. W.* A global merged land air and sea surface temperature reconstruction based on historical observations (1880– 1997). *J. Clim.*, 2005. 18. P. 2021–2036.
- Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M., Miller H.L. (eds.)*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007 Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. P. 996.
- Sorokin P.A., Medvedev D.A., Vasil'ev V.P. et al.* Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // *Acta Ichthyol. et Piscat.* 2011. V. 41 (2). P. 95-104.
- Stepien C. A., Brown J. E., Neilson M. E., Tumeo M. A.* Genetic diversity of invasive species in the Great Lakes versus their Eurasian source populations: insights for risk analysis // *Risk Analysis*. 2005. V. 25. P. 1043–1060.
- Svetovidov A.N.* Clupeidae // Check-List of the Fishes of the North-Eastern Atlantic and of the Mediterranean. Paris: UNESCO. 1973. V. 1. P. 99–109.
- Tereshchenko V.G., Kapusta A., WilkonskaH., Strelnikova A., P.* Long-term changes in 0+ fish assemblages in the littoral zone of heated lakes. I. Using phase diagrams to evaluate changes in ichthyofauna // *Archives of Polish Fisheries*. Vol. 15, Fasc. 4. 2007. p. 415 – 430.
- Tereshchenko V.G., Kapusta A., WilkonskaH., Strelnikova A., P.* Long-term changes in 0+ fish assemblages in the littoral zone of heated lakes. II. Biodiversity of ichthyofauna structure // *Archives of Polish Fisheries*. Vol. 15, Fasc. 4. 2007. p. 431-443.
- Tissot B.N.* Geographic variation and heterochrony in two species of cowries (genus *Cypraea*). // *Evolution*. 1988. V. 42. No. 1. P. 103–117.
- Tyutin V., Slyngo Yu. V.* The First Finding of the Black Sea Snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and Its Associated Species-Specific Trematoda in the Upper Volga Basin. / , *Russian Journal of Biological Invasions*, 2010, Vol. 1, No. 1, pp. 45–49.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kuyper-Kollenaar M., de Vaate A. Bij, Thieltges D.W., MacIsaac H.J.* Biological invasions: concepts to understand and predict a global threat // *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration*. Eds.: Bobbink R., Verhoeven J.T.A., Whigham D.F. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. 2006. P.61-90.
- Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G.* Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions. // *Hydrobiologia*. 1996. 322: 277-282.
- Vermeij G.J.* Invasion as expectation: a historical fact of life // In *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sax, D.F. et al., eds). 2005. P. 315–339.
- Von Landwüst Ch.* Expansion of *Proterorhinus marmoratus* (Teleostei, Gobiidae) into the River Moselle (Germany) // *Folia Zool.* 2006. V. 55(1). P. 107-111.
- Vuorinen J., Himberg M.K., Lankinen P.* Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (Salmonidae) populations in Finland // *Hereditas*. 1981. V. 94. No. 1. P. 113-121.
- Waddington C.H.* Canalization of Development and Genetic Assimilation of Acquired Characters // *Nature*. 1959. V. 183. P. 1654–1655.

- Waddington C. H.* Principles of development and differentiation. New York: Macmillan Company. 1966. 115 p.
- Wang Q., Jin Sh., Ruan X.* Ecological explanations for successful invasion of exotic plants. / *Front. Biol. China.* 2009. V. 4. № 3. P. 271–281.
- Ward J.L., McLennan D.A.* Historical and ecological correlates of body shape in the brook stickleback, *Culaea inconstans* // *Biol. J. of the Linnean Soc.* 2009 V. 96 (4), P 769–783.
- Washington H.G.* Diversity, biotic and similarity indices: a review with special relevance to aquatic ecosystems // *Water Research.* 1984. Vol. 18. P. 653–694.
- Weese D., Holtgrewe M. Reinert K.* 2012 RazerS 3: Faster, fully sensitive read mapping. // *Bioinform.* V. 28 (20). P. 2592–2599.
- Weinig C., Brock M. T., Dechaine J. A., Welch S. M.* Resolving the genetic basis of invasiveness and predicting invasions // *Genetica.* 2007. V. 129. P. 205–216.
- Welcomme R.L.* International introductions on inland aquatic species. *FAO Fish. Tech.* 1988. P. 294. 318 p.
- West-Eberhard M. J.* Alternative adaptations, speciation, and phylogeny: a review. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1986. V. 83. P. 1388–1392.
- Westphal M.I. et al.* The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biol. Invasions.* 2008. V. 10. P. 391–398
- Williams J.R.* The biological control of weeds. // *Rep. 6th Commonwealth Entomology Congr. London.* 1954. P. 95–98.
- Williams D.G., Mack R.N., Black R.A.* Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. // *Ecology.* 1995. V.76. P.1569–1580.
- Williamson M.W.* Biological invasions. UK: Chapman and Hall, London. 1996.
- Wilson J. R.U., Dormontt E. E., Prentis P. J., Lowe A. J., Richardson D. M.* Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success // *Trends in Ecology and Evolution.* 2009. V.24. N.3. P. 136-144.
- Whittaker R.H.* Dominance and diversity in land plant communities // *Science.* 1965. 147: 250-260.
- Whittaker R.H.* Communities and Ecosystems. New York: Macmillan Company, 1970. 158 pp.
- Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity. 1972 // *Taxon.* 21: 213-251.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K.* Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science.* 2001. 292. P. 686-693.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА I. ИСТОРИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАСЕЙНА НА ПРОТЯЖЕНИИ НЕОГЕНА.....	7
1.1. История формирования гидросети Понто-Каспийского стока.....	7
1.2. Климатические и гидрологические колебания в регионе.....	17
1.3. Исторические колебания биоразнообразия рыбного населения в водоемах Понто-Каспийского стока.....	23
ГЛАВА II. РАССЕЛЕНИЕ РЫБ В БАСЕЙНАХ РЕК РУССКОЙ РАВНИНЫ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО СТОКА.....	26
2.1. Векторы и направления (коридоры инвазий) вселений новых видов рыб.....	26
2.2. Масштабы и темпы вселений новых видов рыб.....	30
ГЛАВА III. Таксономическое разнообразие рыбного населения в современных условиях.....	47
3.1. Состояние и динамика биоразнообразия рыбного населения в бассейне р. Волга.....	47
3.1.1. Верхняя Волга.....	48
3.1.2. Средняя Волга.....	59
3.1.3. Нижняя Волга.....	70
3.2. Основные факторы регулирования биоразнообразия в условиях водохранилищных экосистем.....	83
3.3. Тренды изменений видового богатства.....	92
ГЛАВА IV. МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ.....	99
4.1. Количественное описание структуры рыбного населения.....	99
4.2. Принципы организации материала.....	105
4.3. Метод динамического фазового портрета структуры сообщества.....	108
4.4. Выявление критических ситуаций в состоянии экосистемы водохранилищ.....	115
4.5. Принципы анализа влияния промысла на динамику разнообразия рыбного населения.....	118

4.6. Методы и подходы к изучению скорости изменения численности популяций вселенцев	131
ГЛАВА V. ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВЫХ СТРУКТУР РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ	136
5.1. Общие закономерности изменения в видовой структуре рыбного населения водохранилищ в процессе их формирования	138
5.1.1. Ивановское водохранилище	140
5.1.2. Рыбинское водохранилище.....	143
5.1.3. Куйбышевское водохранилище.....	150
5.1.4. Мингечаурское водохранилище.....	155
5.2. Динамика разнообразия рыбного населения в процессе формирования водохранилища	161
5.2.1. Влияние свойств водоема на динамику разнообразия рыбного населения	163
5.2.2. Стационарные состояния рыбного населения водохранилищ.....	169
ГЛАВА VI. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ВСЕЛЕНИЙ И РАСШИРЕНИЙ АРЕАЛОВ.....	173
6.1. Экологические парадоксы вселений	173
6.2. Особенности структуры и состояния новых популяций	175
6.2.1. Тюлька	175
6.2.1.1. Численность и видовая структура скоплений тюльки	176
6.2.1.2. Размерно-возрастная структура и темп роста тюльки	179
6.2.1.3. Состав пищи тюльки и ее сходство с другими видами.....	182
6.2.2. Головешка-ротан	186
6.2.3. Трубноносый бычок	192
6.3. Эффективность вселений и натурализаций	196
6.3.1. Освоение каскада волжских водохранилищ	197
6.3.2. Прохождение фаз натурализации и динамика численностей популяций снетка и тюльки в Рыбинском водохранилище	199
6.3.3. Анализ видового разнообразия пелагических уловов в периоды доминирования снетка и тюльки.....	201
6.3.4. Оценка эффективности вселений.....	204
ГЛАВА VII. СКОРОСТИ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ВСЕЛЕНЦЕВ	210
7.1. Потенциальная скорость естественного роста численности популяции ...	210
7.1.1. Удельная скорость роста численности популяции тюльки.....	211
7.1.2. Связь удельной скорости роста популяции тюльки с факторами среды	214
7.2. Изменение удельной скорости роста численности популяции на разных фазах натурализации вселенца	216
7.2.1. Снеток	216
7.2.2. Тюлька.....	220

7.2.2.1. Рыбинское водохранилище	220
7.2.2.2. Днепродзержинское водохранилище	222
7.2.2.3. Кременчугское водохранилище	226
7.2.3. Пухлощская рыба-игла	228
7.2.3.1. Кременчугское водохранилище	228
7.2.3.2. Днепродзержинское водохранилище	232
7.2.4. Амурский чебачек	233
7.2.4.1. Динамика обилия амурского чебачка	234
7.2.4.2. Потенциальная скорость роста и тенденции изменения удельных скоростей роста численности популяций на разных фазах натурализации	237
7.3. Сравнительный анализ удельной скорости роста численности у видов- вселенцев	238
ГЛАВА VIII. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РАССЕЛЯЮЩИХСЯ ВИДОВ	241
8.1. Генетическое разнообразие у расселяющихся в Понто-Каспийском бассейне видов	241
8.2. Генетическая изменчивость в материнском ареале	244
8.3. Генетическая изменчивость при расселениях	249
8.3.1. Внутривидовая дифференциация	249
8.3.2. Моделирование динамики генных частот в популяциях тюльки под влиянием факторов естественного отбора	253
8.4. Происхождение популяций расселяющихся видов	259
8.4.1. Черноморско-каспийская тюлька	259
8.4.2. Трубноносый бычок	263
8.4.3. Солнечный окунь	273
8.5. Адаптивные способности расселяющихся видов	275
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	289
ЛИТЕРАТУРА	292

CONTENTS

INTRODUCTION.....	3
CHAPTER I. HISTORY OF FISH POPULATION IN THE PONTO-CASPIAN BASIN FRESHWATER ECOSYSTEMS DURING THE NEOGENE.....	7
1.1. The history of hydrographic network formation in the Ponto-Caspian flowoff.....	7
1.2. Climatic and hydrological fluctuations in the region.....	17
1.3. Historical fluctuations in the fish population biodiversity in the Ponto- Caspian flowoff water bodies.....	23
CHAPTER II. FISHES RESETTLEMENT IN THE RUSSIAN PLAIN'S RIVER BASINS OF THE PONTO-CASPIAN FLOWOFF	26
2.1. Vectors and directions (invasion corridors) of new fish species introductions.....	26
2.2. Scales and rates of new fish species introductions.....	30
CHAPTER III. FISH POPULATION TAXONOMIC DIVERSITY IN MODERN CONDITIONS	47
3.1. State and dynamics of the fish population biodiversity in Volga river basin ...	47
3.1.1. Upper Volga.....	48
3.1.2. Middle Volga.....	59
3.1.3. Lower Volga.....	70
3.2. The main regulating factors of biodiversity in conditions of reservoirs ecosystems.....	83
3.3. Change trends in species abundance.....	92
CHAPTER IV. METHODS AND APPROACHES TO BIODIVERSITY ASSESSMENT OF FISH POPULATION IN FRESHWATER ECOSYSTEMS	99
4.1. Quantitative description of the fish population structure.....	99
4.2. Organization principles of material.....	105
4.3. Dynamic phase portrait method of the community structure.....	108
4.4. Critical situations identification in the state of reservoirs ecosystems.....	115
4.5. Analysis principles of the fishing impact on the fish population diversity dynamics.....	118
4.6. Methods and approaches of studying change rate in invaders populations	131

CHAPTER V. FISH POPULATION SPECIES STRUCTURE CHANGES IN RESERVOIRS ECOSYSTEMS	136
5.1. General regularities of the fish population species structure changes in reservoirs during their formation.....	138
5.1.1. Ivankovsk reservoir	140
5.1.2. Rybinsk reservoir.....	143
5.1.3. Kuibyshev reservoir.....	150
5.1.4. Minchegaur reservoir.....	155
5.2. Fish population diversity dynamics during reservoir formation process	161
5.2.1. Influence of the water body properties on the fish population diversity dynamics	163
5.2.2. Stationary state of the reservoirs fish population	169
CHAPTER VI. INTRODUCTION EFFICIENCY AND RANGES SPREAD	173
6.1. Environmental paradoxes of introductions.....	173
6.2. Features of new populations structure and status	175
6.2.1. Kilka.....	175
6.2.1.1. Abundance and species structure of Kilka accumulations.....	176
6.2.1.2. Size-age structure and growth rate of Kilka	179
6.2.1.3. Diet composition of Kilka and its similarities with other species	182
6.2.2. Amur sleeper.....	186
6.2.3. Tubenose goby.....	192
6.3. Introduction and naturalization effectiveness.....	196
6.3.1. Volga reservoirs cascade exploitation	197
6.3.2. Naturalization phases passing and population dynamics of European smelt and Kilka in the Rybinsk Reservoir	199
6.3.3. Species diversity analysis of pelagic catches in periods of European smelt and Kilka domination.....	201
6.3.4. Introductions effectiveness evaluation	204
CHAPTER VII. RATE OF ABUNDANCE CHANGES IN INVADER POPULATIONS	210
7.1. Potential natural population growth rate	210
7.1.1. Kilka population Specific growth rate.....	211
7.1.2. Connection of Kilka population specific growth rate with environmental factors	214
7.2. Population specific growth rate changing at different naturalization stages of invader	216
7.2.1. European smelt	216
7.2.2. Kilka.....	220
7.2.2.1. Rybinsk reservoir	220
7.2.2.2. Dneprodzerzhinsk reservoir	222

7.2.2.3. Kremenchuk reservoir	226
7.2.3. Black-striped pipefish	228
7.2.3.1. Kremenchuk reservoir	228
7.2.3.2. Dneprodzerzhinsk reservoir	232
7.2.4. Stone moroko	233
7.2.4.1. Stone moroko abundance dynamics.....	234
7.2.4.2. The potential growth rate and trends in specific growth rates in populations at different naturalization stages	237
7.3. Comparative analysis of invasive species abundance specific growth rates.....	238
CHAPTER VIII. ECOLOGICAL AND GENETIC MECHANISMS OF SETTLED SPECIES	241
8.1. Genetic diversity of species that are settling in the Ponto-Caspian basin	241
8.2. Genetic variation in maternal habitat	244
8.3. Genetic variation in the settlement	249
8.3.1. Intraspecies differentiation	249
8.3.2. Gene frequencies dynamics modeling in Kilka populations under natural selection factors influence	253
8.4. Origin of settling species populations	259
8.4.1. Black Sea-Caspian kilka	259
8.4.2. Tubenose goby	263
8.4.3. Pumpkinseed sunfish	273
8.5. Adaptive abilities of settling species	275
CONCLUSION	289
REFERENCES	292

Научное издание

Слынько Юрий Владиславович

Терещенко Владимир Григорьевич

**Рыбы пресных вод Понто-Каспийского бассейна
(Разнообразие, фауногенез, динамика популяций,
механизмы адаптации)**

Книга печатается по решению Ученого совета Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН), протокол № 10 от 09.09.2014 г.

Научно-техническое редактирование: Слынько Е.Е., Терещенко Л.И.

ОКП 953330

Подписано к печати 7.11.2014 г.

Формат 100 x 70 /16. Бумага офсетная. Усл. печ. л. 26,65.

Тираж 400 экз. Заказ № 716.

Издательство: ООО «ПОЛИГРАФ-ПЛЮС»

125438, ул. Автомоторная, дом 7, офис 312

тел.: +7 (499) 408-01-16

E-mail: rostest-iv@inbox.ru

www.poligraf-plus.ru

Отпечатано в ООО «Костромской печатный дом»,
156000, г. Кострома, ул. Мясницкая, 43-а, корп. Б