

М. О. Сон



Моллюски-вселенцы
в пресных и солоноватых водах
Северного Причерноморья

Национальная академия наук Украины
Одесский филиал Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

М. О. Сон

Моллюски-вселенцы
в пресных и солоноватых водах
Северного Причерноморья



Одесса «Друк» 2007

ББК 28.691.9
С 620
УДК 594:616-036.4

Сон Михаил Олегович

С 620 Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья: Монография. — Одесса: Друк, 2007. — 132 с., ил.

ISBN 0000000000000

Рецензенты:

доктор биологических наук **Б. Г. Александров**
(Одесский филиал Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского НАН Украины);
доктор биологических наук **В. В. Анистратенко**
(Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины)

*Утверждено к печати ученым советом
Одесского филиала Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского НАН Украины*

В монографии впервые обобщены сведения об инвазиях моллюсков в пресные и солоноватые воды Северного Причерноморья. Рассмотрены вопросы видового состава, систематики, экологии и зоогеографии экзотических видов. Приведены данные о хронологии их экспансии. Впервые обозначено новое направление инвазий — Черноморский прибрежный инвазионный коридор (расселение вдоль побережий Азово-Черноморского бассейна по прерывистой цепочке прибрежных водоемов), позволяющее обмен экзотическими видами между нижними течениями крупных бассейнов региона. Рассмотрены причины отличий в характере инвазий азово-черноморских реликтов. Обоснована система прогнозирования инвазий на основании анализа потенциальных векторов вселения.

Работа автора частично поддержана международным проектом ALARM (European Commission 6th Framework Program Integrated Project ALARM).

Книга представляет интерес для широкого круга специалистов.

С 1907000000
2007

© М. О. Сон, 2007

Оглавление

Список сокращений	5
Введение	6
Материал и методика	10
<i>Глава 1. Экзотические моллюски в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья</i>	13
Инвазивные корбикулы.....	14
Китайская беззубка.....	20
Инвазивные <i>Potamopyrgus</i>	22
Аквариумные виды как источник инвазии	25
Аквариумные Physidae	25
Аквариумные Thiaridae.....	27
<i>Ampularia sp.</i>	28
<i>Biomphalaria glabrata</i> Say, 1818.....	28
<i>Helisoma duryi</i> (Wetherby, 1879)	28
Криптогенные виды.....	29
<i>Codiella leachi</i> (Sheppard, 1823).....	29
<i>Physa skinneri</i> (Taylor, 1954).....	29
Солоноватоводные двустворки.....	34
<i>Mytilopsis leucophaeta</i> (Conrad, 1831)	34
<i>Hypanis glabra</i> (Ostroumoff, 1905).....	35
Криптический вселенец <i>Ferrissia fragilis</i> (Tryon, 1863).....	35
Находки, требующие дальнейшего подтверждения и интерпретации	38
<i>Глава 2. Региональные особенности экспансии экзотических моллюсков в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья</i>	40
Механизмы расселения инвазивных моллюсков	42
Абортивный перенос.....	44
Перенос с закреплением в рефугиумах, но без выхода из них.....	44
Перенос с закреплением в рефугиумах, с выходом из них и с последующим расселением.....	44
Перенос и следующее непосредственно за ним расселение	45
Естественная дисперсия, носящая характер экспансии	45
Специфика экспансии моллюсков-вселенцев в различных речных бассейнах Северного Причерноморья.....	46
Дунай и придунайские водоемы.....	46
Днестровский бассейн и Нижнеднестровская оросительная система	49

Днепровско-Бугский бассейн.....	50
Малые реки Приазовья.....	51
Бассейн Сухого лимана.....	51
Внебассейновые водоемы.....	51
Глава 3. Автохтонные группы моллюсков Северного	
Причерноморья как доноры биологических инвазий.....	54
Причины различий в характере инвазий	
азово-черноморских реликтов.....	62
Региональные аспекты экспансии моллюсков — ближних	
вселенцев.....	65
Направления экспансии моллюсков — ближних вселенцев.....	65
Днестр и Нижнеднестровская оросительная система.....	66
Дунай и придунайские водоемы.....	68
Бассейн Сухого лимана.....	70
Крым и оросительная система Северо-Крымского канала.....	70
Глава 4. Ретроспективный зоогеографический анализ	
биологических инвазий в Северном Причерноморье.....	72
Глава 5. Проблемы прогнозирования экспансии чужеродных	
моллюсков в Северное Причерноморье.....	76
Возможности анализа инвазивности вида до вселения.....	76
Возможности анализа инвазивности региональной	
экосистемы.....	81
Система прогнозирования инвазий, построенная	
на основании анализа потенциальных векторов вселения.....	82
Прогнозирование первичных и вторичных биологических	
инвазий моллюсков в исследуемый регион.....	85
Прогнозирование вторичных биологических инвазий	
с привлечением систем быстрого реагирования.....	95
Оценка особенностей и возможностей предложенной	
системы прогнозирования.....	101
Благодарности.....	107
Аннотации.....	108
Приложение 1. Фотографии моллюсков.....	109
Приложение 2. Распространение экзотических моллюсков	
в Северном Причерноморье.....	113
Приложение 3. Важные находки, сделанные во время	
подготовки рукописи.....	117
Литература.....	118

Список сокращений

- ЗИН РАН** — Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург)
- ГПМ НАНУ** — Государственный природоведческий музей Национальной академии наук Украины (Львов)
- ДБЗ НАНУ** — Дунайский биосферный заповедник Национальной академии наук Украины (Вилково)
- ОНУ** — Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова
- ОФ ИнБЮМ** — Одесский филиал Института биологии южных морей Национальной академии наук Украины
- ИЗШК** — Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена Национальной академии наук Украины (Киев)
- ПКСО** — Понто-Каспийская солонатоводная область
- ПО** — Палеарктическая область
- СП** — Северное Причерноморье
- АЧБ** — Азово-Черноморский бассейн
- МКЗН** — Международный кодекс зоологической номенклатуры

Введение

К концу XX — началу XXI века биологические инвазии стали одной из наиболее значительных составляющих в эволюции биосферы. В числе их последствий можно назвать **десепаратизацию** биоты — стирание границ биогеографических областей, трансформацию природных экосистем и изменения в биоразнообразии отдельных регионов.

Влияние биологических инвазий на хозяйственную деятельность человека столь велико, что способно приводить к значительным для экономики потерям. Так, например, подсчет убытков от видов-вселенцев в Соединенных Штатах Америки за последние годы показал довольно значительную цифру — 120 млрд долларов в год [Pimentel et al., 2005].

Моллюски в связи с большим числом видов, разнообразием жизненных стратегий и важной ролью в экосистемах являются одной из ключевых групп организмов в процессах биологических инвазий. Экспансия многих видов моллюсков в водные экосистемы приводит к катастрофическим последствиям как для природных экосистем, так и для хозяйственной деятельности человека. Среди таких последствий можно назвать помехи для судоходства, распространение паразитических заболеваний, тотальное уничтожение прибрежно-водной растительности (в том числе рисовых плантаций), нарушение работы атомных электростанций.

Исследование биологических инвазий является относительно молодым направлением. Современные исследования в этой области показали существование крупных инвазионных коридоров — путей экспансии, общих для большого числа видов-вселенцев. Руслу Дуная, Днепра и Дона после строительства каналов связали Северное Причерноморье (СП) с большей частью крупных речных бассейнов Европы. Это привело к формированию нескольких крупных инвазионных коридоров, включающих в себя водные объекты СП, что выделило его как один из ключевых регионов в процессах биологических инвазий в мировом масштабе [Vaate, 2002; Биологические инвазии, 2004].

Поскольку направление науки, занимающееся специальным изучением биологических инвазий, начало формироваться лишь

во второй половине XX века, общие представления о процессах, связанных с ними, и специальная терминология только формируются [Falk-Petersen et al., 2006]. В связи с этим мы приводим обзор основных терминов и понятий, имеющих отношение к этому вопросу. При этом мы не будем касаться понятий и явлений, специфических для экологических и систематических групп, не имеющих отношения к предмету нашего исследования (растений, микроорганизмов, мигрирующих животных, наземных организмов).

Биологической инвазией называется расселение вида за пределы исторического ареала после неолита, прямо или косвенно вызванное деятельностью человека. Вид, в процессе биологической инвазии проникший за пределы своего исторического ареала, называется **видом-вселенцем (чужеродным, неэндемичным, неаборигенным, аллохтонным, адвентивным видом)**. Для удобства различают **ближних** и **дальних вселенцев**. Дальние вселенцы или **экзотические** виды — это чужеродные виды, появившиеся в фауне рассматриваемой страны (континента) из других стран (с других континентов) [Биологические инвазии, 2004].

Принято рассматривать три основных составляющих феномена биологической инвазии: изменение границ ареалов отдельных таксонов, освоение видами новых для них биотопов, изменение экосистем под влиянием вида-вселенца.

Так как ареал любого вида в ходе эволюции непрерывно изменяется, следует со всей возможной точностью различать расширение ареала вследствие человеческой деятельности и расширение ареала в рамках эволюционных или исторических преобразований. Распространенным критерием в решении данной проблемы является понятие **первичного ареала (нативного, анцестрального, исторического)**, то есть ареала вида до неолитической революции второй половины голоцена — того периода, когда хозяйственная деятельность человека начала приобретать масштабы, приведшие к преобразованию ландшафтов и формированию транспортных путей [Биологические инвазии, 2004]. Зоны расселения вида за пределами первичного ареала называются **приобретенным ареалом**.

Процесс освоения видами новых биотопов напрямую связан с сохранением или изменением чужеродным видом при инвазии своих морфологических, генетических и экологических особенностей.

С одной стороны, совокупность индивидов, изначально участвующих в процессе биологической инвазии, как правило, не представляет собой всего генетико-морфологического разнообразия вида в анцестральном ареале, что делает вид в приобретенном ареале генетически обедненным [Биологические инвазии, 2004]. Однако в случае неоднократно повторяющихся инвазий в один регион могут вселяться организмы из разобщенных частей анцестрального ареала, что приводит к появлению новых рекомбинаций генов. Тот же процесс возможен в случае объединения в результате инвазии дизъюнктивного (разорванного) ареала. При инвазии также возможна гибридизация с близкородственными видами (местными или заносными при одновременном вселении), что может приводить к образованию новых рас и видов.

При попадании в новые условия темпы эволюции вида могут ускоряться, что также может приводить к ускоренному формообразованию.

Изучение проблемы биологических инвазий неразрывно связано с изучением возможностей их прогнозирования, что делает крайне важным рассмотрение таких понятий как **потенциально инвазивный вид** и **инвазибельность** (потенциальная емкость экосистемы).

Инвазибельность экосистемы — это восприимчивость потенциальной экосистемы-реципиента к инвазиям, определяющаяся множеством факторов и быстро изменяющаяся. Общепринятым является мнение, что наиболее подвержены инвазиям нарушенные, обедненные и эволюционно молодые экосистемы [Биологические инвазии, 2004]. Таковыми являются, например, антропогенные биотопы (агроценозы, водохранилища, городские биотопы) [Сверлова, Сон, 2006], эстуарии, молодые моря (Белое, Балтийское) и островные экосистемы (в широком смысле — включая, например, изолированные водоемы).

Потенциально инвазивными являются виды, обладающие особенностями, обеспечивающими успех расселения за пределы исторического ареала [Биологические инвазии, 2004] при благоприятном стечении обстоятельств. Вопрос о возможности выделения таких видов рассмотрен нами в завершающем разделе монографии.

Остается открытым вопрос о том, существуют ли свойства вида (генетические, морфологические и т. д.), которые предопределяют

его превращение в инвазивный [Kolar, Lodge, 2001]. Если некоторые авторы пытаются сформулировать универсальные свойства успешного «инвазивного вида» [Stohlgren, Schnase, 2006], то другие полностью отрицают возможность выявления будущего инвазивного вида [Миркин, Наумова, 2001] до инвазии.

С большей уверенностью можно говорить о потенциальной инвазивности какого-либо экологического комплекса видов при наличии сформировавшегося пути (**коридора инвазии**), по которому одновременно происходят инвазии разных видов. Явление облегчения интеграции видов, экологически сопряженных друг с другом, было хорошо изучено в таких водоемах как Великие озера [Ricciardi, MacIsaac, 2000], Балтийское [Leppäkoski, Olenin, 2001] и Каспийское [Орлова, 2000] моря и получило название **растворение вселенцев** или **сопряженная инвазия** [Simberloff, Von Holle, 1994].

Материал и методика

За период исследований, проводившихся на протяжении 2002–2007 гг., был исследован весь спектр водных биотопов СП. Депозитарием наших сборов являются фонды отдела проблем качества водной среды Одесского филиала Института биологии южных морей (ОФ ИнБЮМ) Национальной Академии наук Украины. Сбор материала производился по традиционным при изучении водных моллюсков методикам [Жадин, 1952].

Изучено более 5 тысяч экземпляров моллюсков.

В вопросах номенклатуры мы руководствовались четвертым изданием Международного кодекса зоологической номенклатуры [International code, 1999].

Для камеральной обработки использовались оптический стереомикроскоп МБС-9 и микроскоп для морфологических исследований Микромед-1 с бинокулярной насадкой. Измерение крупных экземпляров производилось с помощью штангенциркуля, а мелких — с помощью окуляр-микрометра.

Макросъемка производилась с помощью стереомикроскопа DM-143 со встроенной цифровой камерой.

Исследования моллюсков-вселенцев СП проводились в рамках тотальных исследований малакофауны данного региона. Сборыв проводились в следующих бассейнах: Дуная и придунайских водоемов (2002–2006), Днестра, Днестровского и Кучурганского лиманов (1999–2007), Южного Буга, Бугского лимана (2001–2007), Днепра, реки Ингулец, Днепровского лимана (2003–2007), Тилигульского лимана, рек Тилигул и Балай (2000–2006), Березанского лимана, рек Березань и Сосик (2003–2005), озера Аджигол (2003), реки Каланчак (2005), Аджалыкской группы лиманов (2001–2006), малых водоемов (поды, саги, верховодки) Нижнего Поднепровья, Приазовья, Кинбурнской и Тендровской кос (2004–2005), реки Барабой (2003–2006), Хаджибейского лимана (1999–2006), Куяльницкого лимана (1999–2004), малых рек Приазовья (Домузла, Корсак, Обиточная, Берда, Кальмиус, Грузкий Еланчик, Малый Утлюг), Дона и Молочного лимана (2004), малых реках (Салгир, Черная) и родников Крыма (2003–2005), Сухого лимана (2003–2006) (см. рис. 1).

Пробы моллюсков были переданы нам Е. С. Дятловой (ОНУ) — Днестр, Сухой лиман; В. Г. Дядичко (ОНУ) — восточная часть Кинбурнской косы; В. А. Трачом (ОНУ) — озеро Ялпуг, водораздел Ингула и Ингульца; С. А. Скупым (ОНУ) — река Большой Куяльник, Котовское водохранилище (бассейн реки Тилигул); А. В. Кошелевым (ОФ ИнБЮМ) — бассейн Тилигульского лимана; И. А. Синегубом (ОФ ИнБЮМ) — Дунай и Днепр.

Были также исследованы музейные коллекции Зоологического музея ОНУ (пресные воды Крыма, лиманы Предкавказья, Румыния, украинские участки Днестра и Дуная), ЗИН РАН (пресные и солоноватые воды украинского и российского секторов СП), ДБЗ НАНУ (дельта Дуная).

Поскольку определители по инвазивным видам отсутствуют, при идентификации видов-вселенцев мы опирались в первую очередь на сравнительный материал. Для этого мы проводили отбор сравнительного материала за пределами исследуемого региона, а также обработку музейных коллекций.

Самостоятельный отбор проб проводился нами в среднем течении Днепра и Южного Буга (2001–2006), водохранилищах Волги (2002 и 2005), бассейне Невы (2005), молдавском участке Среднего Днестра (2005–2006), на побережье полуострова Ханко в Финском заливе (Финляндия, 2006), бассейне реки Иордан и озера Кинерет (Израиль, 2006), а также в опресненных участках Черного и Азовского морей (в том числе в Одесском, Ягорлыцком и Тендровском заливах и побережье острова Змеиный) на протяжении всего периода исследований.

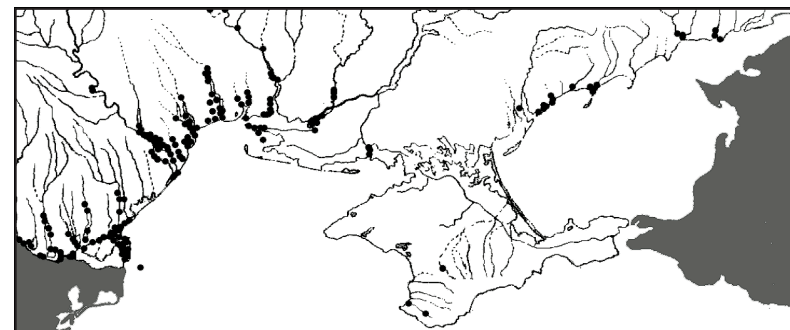


Рис. 1. Район исследований

Различный вспомогательный материал был передан нам следующими лицами: А. В. Корнюшиным (ИЗШК) — река Рейн; М. В. Винарским и С. И. Андреевой (Омский государственный педагогический университет) — Западная Сибирь и Северный Казахстан; М. В. Набоженко (Южный научный центр РАН) — озеро Абрау; Е. С. Дятловой (ОНУ) — озера в окрестностях города Юваскюля (Финляндия), карпатская часть бассейна Дуная, река Дон (Россия).

Вспомогательный материал из недоступных нам регионов использовался при помощи обработки фондов ряда учреждений: ЗИН РАН (Санкт-Петербург) — Болгария, Польша, Греция, Азербайджан, среднеазиатские республики б. СССР, Иран, Египет, США, Корея, Китай, Япония, Россия (Кавказ, Каспийское море, Алтай, Республика Коми); ГПМ НАНУ (Львов) — Западная Украина и Польша; Зоологического музея ОНУ — Дальний Восток России.

Глава 1

Экзотические моллюски в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья

Моллюски — одна из наиболее активно расселяющихся за пределы нативных ареалов групп гидробионтов. На нынешний момент в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья зарегистрировано большое число видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков-вселенцев.

В пресных и солоноватых водах СП отмечено 18 экзотических и криптогенных видов моллюсков (28 % двустворчатых и 72 % брюхоногих). В статистике по регионам происхождения и степени акклиматизации криптогенные виды не учитываются.

Большинство из них (10 видов) сформировали устойчивые поселения в природных экосистемах; для 3 видов были отмечены лишь единичные встречи в природных экосистемах, а 4 вида обитают исключительно в искусственных биотопах с температурным режимом, отличающимся от такового в природных экосистемах.

По регионам происхождения их можно разделить следующим образом: Северная Америка (33 %), Южная и Восточная Азия (28 %), Африка (10 %), Новая Зеландия (10 %), Северная Европа (5 %), Каспий (5 %).

Все виды относятся к обитателям бентоса и зарослей, однако большинство брюхоногих часть жизни проводят у пленки поверхностного натяжения воды (в нейстоне). Для части двустворчатых моллюсков характерны планктонные либо паразитические личинки.

Среди отмеченных видов большинство являются строго пресноводными (67 %), остальные эвригалинны (22 %) или солоноватоводны (11 %).

Для них отмечено высокое разнообразие жизненных циклов. Весьма разнообразны стратегии размножения: виды с нормальным половым размножением — раздельнополые рекомбинирующие организмы не составляют большинства (28 %), высока доля

гермафродитов (34 %) и нерекombинирующих форм (28 % партеногенетических и 10 % андрогенетических моллюсков).

Доля клональных видов среди вселенцев значительно превышает таковую среди живых существ в целом. Это явление объясняется различной эволюционной стратегией рекомбинирующих видов и клональных линий. Если у рекомбинирующих видов из-за полиморфизма всегда лишь небольшая часть вида полноценно приспособлена к условиям окружающей среды, то удачный клон целиком состоит из элитных особей [Гребельный, 2006]. Кроме того, для клонального организма больше вероятность дать потомство при вселении, так как у него нет потребности в поиске полового партнера, весьма проблематичной на первых этапах экспансии.

Нельзя забывать о том, что для видов без полового размножения любая мутация, приводящая к серьезному морфологическому изменению, даст новую чистую линию, которая в дальнейшем будет развиваться без связи с исходной и будет являться отдельным видом-неоэндемиком, и такой тип внезапного видообразования для вселенца-партеногенетика вполне осуществим.

По типу развития виды разделяются следующим образом: прямое развитие из одиночной кладки или яйцевой капсулы (61 %), живорождение (11 %), яйцеживорождение (11 %), развитие со стадией планктонной личинки (11 %), развитие со специфической паразитической личинкой глохидием (6 %).

Большинство экзотических видов объединены близким родством друг с другом либо с «ближними» видами-вселенцами в несколько групп со сходными жизненными формами. Среди них присутствуют виды, приспособленные ко всем основным типам водных биотопов: реофилы, стагнофилы и обитатели пересыхающих водоемов.

Инвазивные корбикулы

После десятков аварий на американских атомных электростанциях, вызванных всплесками численности корбикул в прудах-охладителях, эти своеобразные моллюски стали одной из наиболее привлекающих внимание исследователей групп вселенцев.

После первой отмеченной экспансии в Северную Америку в 1938 г. корбикулы широко расселились по Северной и Южной

Америке [Lee et al., 2005]. С 80-х годов прошлого века начинается их экспансия в Европу. Здесь они были отмечены в Австрии [Rabitsch, Essl, 2006], Бельгии [Swinnen et al., 1998], Болгарии [Hubenov, 2001], Великобритании [Anderson, 2005], Венгрии [Csanyi, 1998–1999], Германии [Haesloop, 1992; Hartog et al., 1992; Tittizer, Taxacher, 1997; Rajagopal et al., 2000], Италии [Fabbri, Landi, 1999], Нидерландах [Vaate, Greijdanus-Klaas, 1990], Польше [Domagala et al., 2004; Łabęcka et al., 2005], Франции [Renard et al., 2000; Vincent, Brancotte, 2002], Чехии [Šefrová, Laštůvka, 2005] и Словакии [Vrabec et al., 2003].

В Причерноморье корбикулы были отмечены в Румынии [Skolka, 1998; Gomoiu et al., 2004] и в Украине [Волошкевич, Сон, 2002; Сон, 2006d].

Идентификация видов-вселенцев, представленных в новом регионе чистыми линиями, представляет серьезную проблему для исследователя. Такими вселенцами являются андрогенетические виды рода *Corbicula*.

Первоначально среди *Corbicula*, вселившихся в Европу, были выделены два вида — *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) и *Corbicula fluviatilis* (O. F. Müller, 1774) [Kinzelbach, 1991]. Затем оба вида стали рассматриваться как формы *C. fluminea*, но помимо них в низовьях рек были отмечены моллюски с высокой треугольной раковиной, идентифицированные как *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) [Swinnen et al., 1998; Rajagopal et al., 2000; Renard et al., 2000]. Идентификация инвазивных европейских корбикул как *C. fluminea* и *C. fluminalis* базировалась на ревизии семейства Corbiculidae, изложенной в работах Б. Мортон [Morton, 1979, 1986]. Если при первоописании *C. fluminea* и *C. fluminalis* трактовались как викариантные виды — соответственно «восточный» из Китая и «западный» из бассейна реки Евфрат, то Б. Мортон рассматривает их как широко распространенные виды, различающиеся по экологии. К *C. fluminalis* он относит всех эстуарных *Corbicula*, включая африканские виды и эстуарных *Corbicula* Восточной Азии. К этому же виду он относит эстуарных корбикул из Китая и японских *Corbicula japonica* (Prime, 1864), *Corbicula leana* Prime, 1864 и *Corbicula sandai* Reinhardt, 1878, которых японские систематики [Harada, Nishino, 1995; Komaru et al., 1998] признают валидными видами. К *C. fluminea* по этой ревизии относятся все пресноводные корбикулы.

Однако материалы, накопленные по инвазивным *Corbicula* (в частности, молекулярные исследования), показали наличие в европейских водах как минимум трех форм (линий) *Corbicula*. При этом интерпретация данного факта различна. Одни авторы [Renard et al., 2000] выделяют криптоическую линию, не выходящую фенетически за рамки морфотипа *C. fluminea*. Другие [Pfenninger et al., 2002] предполагают наличие двух линий (*C. fluminea* и *C. fluminalis*) и стерильных межклоновых гибридов (имеющих гаплотипы обеих отцовских линий) в местах совместного обитания. При этом гибриды крайне редко проявляются морфологически, обычно показывая в фенотипе одну из отцовских линий. Эти данные показывают не отмечавшуюся ранее возможность функционирования диплоидных гермафродитных андрогенетиков в качестве самок.

В результате наших исследований помимо *C. fluminea* в дельте Дуная были обнаружены моллюски с высокой вытянутой раковиной (признак, определяющий *C. fluminalis* sensu Morton, 1986). Первоначально данные моллюски были соответственно определены с использованием вышеупомянутой ревизии [Сон, 2005г, 2006д].

В настоящей работе это определение переосмыслено в свете новых данных, полученных А. В. Корнюшиным в результате ревизии *C. fluminalis* и морфологически сходных форм [Korniushin, 2004]. В этой работе подробно рассмотрен комплекс признаков, надежно разделяющих «западных» и «восточных» корбикул. Показана вариабельность анатомических и биологических признаков обеих групп, в результате чего получен неожиданный результат: наиболее надежным и стабильным признаком является характер концентрической скульптуры раковины. «Западные» корбикулы обладают широкими и грубыми концентрическими ребрами, тогда как «восточные» — тонкими и очень близко расположенными. Этот признак более значим, нежели форма раковины, так как «высокая» раковина, характерная для *C. fluminalis*, встречается как у «западных» корбикул, так и у «восточных» (см. приложение 1, 1–4). Аналогично и округлая форма раковины встречается не только у дальневосточных пресноводных *Corbicula* «*fluminea*» sensu Morton, 1986, но и у дальневосточных эстуарных *Corbicula*, а также у ближневосточных корбикул *Corbicula purpurea* (Prime, 1864) и *Corbicula fluminalis consorbina* (Cailliaud, 1827), родственных выделенному А. В. Корнюшиным номинативному подвиду

C. fluminalis [Korniushin, 2004]. В вышеупомянутой работе показано, что седловидные (saddle-like) *C. fluminalis* из Рейна как по характеру скульптуры, так и по форме раковины соответствуют голотипу *Tellina fluminalis* из бассейна Евфрата, хранящемуся в зоологическом музее университета Копенгагена.

Однако наши сборы показали наличие в Нижнем Дунае, помимо широко распространенного в Европе округлого морфотипа *C. fluminea*, корбикул седловидной формы, имеющих широко расположенные грубые ребра, близкие по внешнему виду к скульптуре *C. fluminea* (см. приложение 1, 5), хотя и более упорядоченные. По этому признаку они резко отличаются от определенных А. В. Корнюшиным экземпляров *C. fluminalis* из Рейна, любезно предоставленных нам для сравнения с нашими материалами. Это позволяет отнести обнаруженных нами *C. fluminalis* (sensu Morton, 1986) если не к *C. fluminea* (sensu Korniushin, 2004), то, по крайней мере, к группе «восточных» корбикул.

Учитывая показанную неприемлемость широкой (sensu Morton, 1986) трактовки *C. fluminalis*, мы вынуждены рассмотреть другие возможные варианты идентификации fluminalis-подобной формы из Нижнего Дуная.

Таких вариантов четыре:

- 1) происхождение из дальневосточных эстуариев («китайская *C. fluminalis*»);
- 2) гибридные формы;
- 3) происхождение из пресных вод Дальнего Востока (fluminalis-подобные *Corbicula lindholmi* Kursalova et Starobogatov, 1971;
- 4) клональная линия (вид), появившиеся в процессе инвазии.

Обнаруженная в Нижнем Дунае форма не отличается от *C. fluminea* свойствами, указывающими на ее лучшую приспособленность к обитанию в эстуариях, что делает сомнительной первую версию.

Если учесть, что гибриды между европейскими линиями не дают массового проявления в фенотипе [Pfenninger et al., 2002] и не встречаются вне зон совместного обитания обеих европейских морфологических линий, второй вариант также маловероятен.

Наиболее вероятными являются две последние версии. В пользу суждения о возможности обитания в Европе линии, морфологически близкой к *C. fluminea*, говорят результаты молекулярных

исследований корбикул в Западной Европе, показавших наличие криптической линии внутри «европейской *C. fluminalis*» во французской части Роны [Renard et al., 2000].

К агамным видам (не имеющим перекрестного оплодотворения) неприменима в чистом виде биологическая концепция вида, и для их различения следует применять на практике иные подходы, чем в случае различения «чистых» (эугамных) видов [Старобогатов, 1985], что часто не учитывают в практической работе. Эффект появления новой чистой линии, происходящей от *C. fluminea*, уже наблюдался во внутренних водах Нового Света [Lee et al., 2005]. В связи со сложностью определения таксономического ранга новой клональной линии, в американской литературе для различных инвазивных линий *Corbicula* были введены условные обозначения, не имеющие номенклатурного статуса: *Corbicula A*, *Corbicula B*, *Corbicula C* [Lee et al., 2005].

Следует заметить, что среди «видов-клонов» *Corbicula* «*fluminea*» complex на Дальнем Востоке обитают моллюски (*C. lindholmi*), близкие по пропорциям к ближневосточным *C. fluminalis* [Старобогатов и др., 2004] и наиболее «вытянутым» европейским *Corbicula* из бассейнов Рейна и Майна. Исходя из этого, разнообразие клонов *Corbicula* в Европе может быть объяснено изначальным происхождением от разных дальневосточных линий. Данный вопрос требует дальнейшего тщательного исследования.

Два вида *Corbicula*, обнаруженные в Дунае, внешне различаются по следующим признакам: положение и выступание макушки, пропорции створок, степень асимметрии контура створки (см. приложение 1, 5). Первый, рассматриваемый нами как *C. fluminea*, имеет асимметричную створку, слабо выступающую макушку, сдвинутую относительно середины раковины. Ширина раковины всегда больше ее высоты. Второй — *C. fluminalis* (sensu Morton, 1986) — имеет почти симметричную створку и находящуюся на середине раковины сильно выступающую макушку, средняя ось которой часто смещена относительно проекции макушки на брюшную сторону раковины. Ширина раковины меньше ее высоты или равна ей.

Помимо вышеперечисленных форм, нами были обнаружены в небольшом количестве два морфотипа, по-видимому, являющихся уродливыми формами вышеперечисленных. Уродливый морфотип *C. fluminalis* (sensu Morton, 1986) мы обнаружили

ли в окрестностях Измаила. Крупные раковины, напоминающие ювенильные особи, были найдены в выносах Дуная в окрестностях Рени. Данные отклонения, учитывая их повторяемость, вполне могут быть как результатом мутации, так и реакцией на паразитов, что требует дальнейшего подтверждения.

Крайне важным является уточнение сроков появления *Corbicula* в дельте Дуная. В некоторых компилятивных отечественных сводках [Ляшенко и др., 2005; Жукинский и др., 2006] из-за недостаточной проработки литературы дается в корне неверная хронология экспансии, что вносит путаницу в этот весьма актуальный вопрос.

По опубликованным до последних наших исследований данным, история экспансии *Corbicula* в Дунай выглядела следующим образом: распространившиеся в Майне (Германия) оба вида *Corbicula* проникли в немецкую часть Верхнего Дуная в 1997 г. [Tittizer, Taxacher, 1997]. К 1998 г. *C. fluminea* была обнаружена в румынской части Дуная [Skolka, 1998], а *C. fluminalis* — в румынской лагуне Разим в 2002–2003 гг. [Gomoiu et al., 2004]. Летом 2000 г. эти моллюски были обнаружены в украинской части дельты Дуная [Волошкевич, Сон, 2002]. В первоначально немногочисленных обработанных сборах, которые легли в основу публикации, был идентифицирован только вид *C. fluminalis*. Позже, в сборах 2002–2003 гг., охватывавших всю украинскую часть Дуная, нами были выявлены оба вида [Сон, 2005а]. Они отмечены в рукавах дельты (гирла Быстрое, Старостамбульское, Восточное, Очаковское), каналах дунайской дельты (Прорва и Лимбовский), озерах (кутах) Тарановом и Потаповом [Волошкевич, Сон, 2002], на участке взморья гирла Быстрое [Сон, 2003], в основном русле Дуная на всем протяжении украинской части реки [Сон, 2005а], и в частности вблизи акваторий портов Рени, Измаила, Килии, Усть-Дунайска.

Такая датировка этапов вселения вполне укладывалась в схему равномерного расселения корбикул вниз по течению Дуная. Однако при изучении коллекций моллюсков, собранных в районе дельты Дуная на протяжении 90-х годов XX века, нами были получены новые сведения о сроках проникновения *Corbicula* в дельту Дуная. Первая находка этих моллюсков сделана И. А. Синегубом в 1995 г. [Сон, 2006д]. Обнаруженные в 1995–1997 гг. ювенильные особи, определение которых до вида крайне затруднительно (см. приложение 1, 6), были отнесены Синегубом к виду

Amesoda solida (Normand, 1844), отсутствующему в фауне дельты Дуная (установлено при работе с коллекциями). Вероятно, отмеченное им присутствие этого вида в фауне Дунайского биосферного заповедника [Біорізноманітність, 1999] следует относить к *Corbicula spp.*

В 1992 г. был открыт судоходный канал, соединивший Дунай с Майном (считавшийся источником проникновения корбикул в Дунай). Временной промежуток между открытием канала и первыми находками корбикул в дельте Дуная (которые также не обязательно отражают точное время появления моллюсков в регионе) слишком мал для равномерного расселения по всей протяженности русла Дуная. Кроме того, трудно представить, что на протяжении русла Дуная, где постоянно проводят исследования множество ученых разных стран, крупные экзотические моллюски, дающие в момент вселения вспышки численности, не замечались на протяжении пяти лет. Следует, пожалуй, предположить, что вселение корбикул в Дунай происходило независимо на различных участках и в разные годы и имело как минимум две волны: вскоре после открытия канала — в нижнюю часть Дуная и с 1997 г. — в верхнюю, откуда моллюски стали быстро расселяться вниз по течению.

Оба вида отмечены в основном русле и рукавах дельты, кутах, опресненных участках взморья. *C. fluminalis* была также отмечена в лагуне Разим [Gomoiu et al., 2004]. Моллюски обоих видов зафиксированы на илистых и песчаных грунтах, на глубинах от уреза воды до 10 м, как на быстром течении, так и в слабопроточных водоемах. При этом нами было отмечено зарывание моллюсков в грунт до 45 см, что, естественно, приводит к серьезному занижению численности вида при отборе проб стандартными гидробиологическими методами. На мелководьях, где был возможен ручной отбор проб, численность вида достигала 8–9 экз./м².

Китайская беззубка

Массовая акклиматизация ценных видов рыб из водоемов Дальнего Востока привела к вселению в Европу нового двустворчатого моллюска — *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), обладающего форетической личинкой — эктопаразитом карповых рыб. Интродуцированные популяции этого вида выявлены во Франции [Girardi-

Ledoux, 1989], Польше [Protasov et al., 1994], Австрии [Reischutz, 1998], Венгрии [Petro, 1984], Чехии [Beran, 1997], Словакии [Košel, 1995], Югославии [Guelfino, 1992; Paunovic et al., 2006], Италии [Manganelli et al., 1998], Германии [Glöer, Zeittler, 2005], а также вне Европы — на некоторых островах Индонезии, в Доминиканской республике и на Коста-Рике [Watters, 1997a]. Первая находка *S. woodiana* в украинской части Дуная была сделана в 1999 г. в канале, соединяющем дельту Дуная и озеро Сасык [Юришинец, Корнюшин, 2001]. Учитывая, что в Румынии этот вид был обнаружен еще в 1986 г. [Sarkany-Kiss, 1986], можно предположить, что в украинской части дельты он появился значительно ранее, чем был зарегистрирован.

В рукавах и озерах Килийской дельты Дуная (на территории Дунайского биосферного заповедника) он отмечается с 2000 г. [Ляшенко и др., 2005]. В 2003 г. был обнаружен на протяжении всего русла Дуная и Килийского рукава (гирла) в границах Украины (отмечен в районе портов Рени, Измаил, Килия, Усть-Дунайск) [Сон, 2006д]. В 2004 г. вид был обнаружен в придунайском озере Кугурлуй и гирле Большая Репида [Melnychenko et al., 2005]. В 2005 г. вид был занесен в водохранилище в окрестностях Котовска Одесской области при зарыблении [Сон, 2006д]. В 2006 г. обнаружен в каналах Репида и Кофа, а также в озерах Ялпуг и Китай вблизи мест впадения этих каналов.

В бассейне Дуная вид обнаружен в основном русле, озерах и рукавах Килийской дельты Дуная, на опресненных участках взморья (Курильские мелководья). Встречается на разных глубинах — от 0,5 до 5–6 метров. Обнаружен на илистых и песчано-илистых грунтах. Предпочитает хорошо прогреваемые мелководья со слабым течением. При натуральных наблюдениях совместных поселений вида с автохтонными видами унионид в Очаковском гирле Дуная было обнаружено тяготение вселенца к мелководьям с глубиной менее метра, где практически отсутствовали автохтонные виды (на больших глубинах вид замещался моллюсками родов *Anodonta* и *Unio*). Было отмечено, что, находясь на мелководье, моллюски не только зарывались всей раковиной в плотный ил, но и полностью высовывали из раковины ногу, сжимая ее створками (что приводило к набуханию) и располагая ее под углом к раковине. Таким образом, моллюск столь плотно «заякоривался» в грунте, что даже извлечение его из грунта вручную

требовало серьезных усилий. Из-за этого, а также больших размеров раковины (этот вид является самым крупным пресноводным моллюском в Европе) возможности сбора стандартными гидробиологическими методами и оценки численности ограничены. На мелководьях, где был возможен сбор вручную, плотность поселения достигала 20–30 экз./м².

Инвазивные *Potamopyrgus*

Экспансия моллюсков рода *Potamopyrgus* вызывает ряд вопросов. До сих пор нерешенными являются такие принципиальные проблемы, как количество видов в Европе (один или несколько), происхождение (вселенцы или автохтоны), отношение к солености (широкая эвригалинность или наличие отдельных стеногалинных экологических форм).

Первые находки *Potamopyrgus* в Европе относятся к концу XIX века (описанный в устье Темзы вид *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889)). На протяжении XX века *Potamopyrgus* был обнаружен практически во всех районах Европы. Видовой состав рода *Potamopyrgus* в области инвазии до сих пор вызывает дискуссию. Имеются мнения об однородности европейских *Potamopyrgus* и их принадлежности к новозеландскому *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843), наличии в Европе ряда автохтонных видов [Анистратенко, 1991, 2000; Анистратенко, Стадниченко, 1995; Anistratenko, 1997], наличии двух дискретных линий (клонов), одновременно вселившихся в Европу из разобщенных местообитаний Новой Зеландии [Jacobsen, Forbes, 1997; Städler et al., 2005].

Присутствие в Европе ряда видов (возможно, чистых партогенетических линий) с различной экологией и отношением к солености, не имеющих аналогов в новозеландской фауне, а также некоторые палеонтологические данные позволили В. В. Анистратенко сформулировать версию об автохтонности видов данного рода в Европе [Анистратенко, 2000; Anistratenko, 1997]. В работах этого автора [Анистратенко, 1991; Анистратенко, Стадниченко, 1995] различающиеся по экологии морфологические типы *Potamopyrgus* трактуются как самостоятельные виды: *P. jenkinsi*, *Potamopyrgus alexenkoae* Anistratenko in Anistratenko et Stadnichenko, 1995, *Potamopyrgus polistchuki* Anistratenko, 1991.

Молекулярно-генетические исследования *Potamopyrgus* из некоторых местообитаний в Западной Европе показали наличие двух линий, различающихся как генетически, так и морфологически [Jacobsen, Forbes, 1997; Städler et al., 2005]. Заметим, что они трактуются как одновременно вселившиеся в Европу из разобщенных местообитаний Северного острова Новой Зеландии.

При этом в СП нами были отмечены как минимум два различных морфотипа *Potamopyrgus*, отличающихся друг от друга пропорциями раковины (см. приложение 1, 19–20).

Аналогичные различия были отмечены нами у *Potamopyrgus* из слабосоленоватых вод Балтийского моря (прибрежные воды полуострова Ханко, Финляндия) (см. приложение 1, 21–22).

Эти две формы при рассмотрении в рамках отечественных ревизий [Анистратенко, 1991; Анистратенко, Стадниченко, 1995] можно отнести к *P. jenkinsi* (см. приложение 1, 19–21) и *P. polistchuki* (см. приложение 1, 20, 22).

Помимо Северной Европы, где потамопирги широко расселились в низовьях рек и опресненных участках Балтийского моря, они отмечены как вселенцы в Чехии [Kuchař, 1983], Словакии [Čejka, 1994], Венгрии [Pinter, 1978], Великобритании [Anderson, 2005], Франции [Boettger, 1954], Турции [Yildirim, 1999] и других странах.

Впервые для Азово-Черноморского бассейна (АЧБ) вид был отмечен в лагуне Разим в 1951 г. [Grossu, 1951]. В том же году вид был обнаружен в Днепровском лимане [Марковский, 1954]. Затем обнаруживались недолговременные поселения вида в других лиманах и лагунах Черного моря — Бугском и Бейкушском лиманах [Анистратенко, 1998], Будацком лимане [Чухчин, 1984].

В течение 2003–2005 гг. вид был обнаружен нами во многих новых местонахождениях: в Жебриянских плавнях Дуная (2003 г.), в озере Ялпуг (2003 г.), в верховьях Сухого лимана (2004 г.) и реки Дальник (2006 г.), в родниках левого берега Днестровского лимана (весна 2005 г., к осени того же года моллюски проникли в прилегающие к месту впадения родников участки прибойной зоны Днестровского лимана) [Сон, 2006д], в малом водотоке, ранее впадавшем в Сухой лиман (Аккаржинский ручей) (лето 2006 г.).

Наше указание о присутствии *Potamopyrgus* в реке Савранке [Сон, 2004] неверно — оно вызвано ошибкой коллектора.

В Жебриянских плавнях дельты Дуная моллюски были обнаружены во временных водоемах, заливаемых попеременно то пресной, то морской водой. Глубина водоемов колебалась от 1 до 5 см, донный субстрат был представлен мацерированными стеблями и листьями тростника. Скопление моллюсков было обильным (до нескольких тысяч экз./м²). Кроме того, они были обнаружены на заболоченной почве под листовым опадом и в примыкающих к Жебриянским плавням прудах и канавах.

В пресноводном заливе Сухого лимана моллюски обнаружены на глубине от уреза воды до 1 м, как на участке с сильным течением (суженный канализированный участок), так и на отмелях. Моллюски скапливаются преимущественно на твердых субстратах — камнях, растениях.

В реке Дальник (бассейн Сухого лимана) моллюски обитают на небольшой глубине (до 0,5 м) под камнями. Поселение обнаружено на участке с быстрым течением, в месте водосброса из крупного пруда (затопленного верховья реки) в русловую часть.

В аналогичном биотопе данный вид обнаружен в малом водотоке, ранее впадавшем в другую часть Сухого лимана у села Большая Долина Овидиопольского района Одесской области (Аккаржинский ручей, Гросс-Либентальская речка). В настоящее время верхняя часть реки затоплена и превращена в каскад водоемов, а нижнее течение отделено от лимана.

В бассейне Днестра моллюски были обнаружены в Днестровском лимане и впадающих в него родниках. Глубина поселения колебалась от уреза воды до 30 см. В родниках моллюски обитают как на быстринах, так и в родниковых разливах (лужах) при солености 2 ‰. На участках с сильным течением моллюски скапливаются преимущественно на субстратах, смягчающих действие течения (кусках камня-ракушечника, зарослях поручейника), с очень высокой плотностью (до 3 экз./см² на поверхности камня со всех его сторон).

В Днестровском лимане вид держится в прибойной зоне, под камнями и на друзах дрейссены.

Любопытно, что в Причерноморье *Potamopyrgus* давно были известны из целого ряда локальных морских и мезогалинных местообитаний (Днепровско-Бугский, Будаковский лиманы, лагуна Разим), но активного расселения и всплеск численности

до последнего времени не наблюдалось. Сегодня же происходит крайне быстрая экспансия этих моллюсков в пресных и олигогалинных водах. В ближайшее время следует ожидать активного вселения *Potamopyrgus* в пресные воды Украины из водоемов Польши и среднедунайских стран, где они активно расселяются. До сих пор известна лишь одна находка на севере Украины — в Припятском Полесье [Полішук, Люрин, 1976].

Аквариумные виды как источник инвазии

Экспансия аквариумной фауны в природные экосистемы — довольно обычное явление. Массовое содержание в аквариумах большого числа экзотических видов, зачастую нигде не учтенных, формирует серьезный источник биологических инвазий.

Аквариумные Physidae. Широко расселились как в Старом, так и в Новом Свете с помощью аквариумной торговли; в Европе повсеместны. Широко распространились по всему СП. До недавнего времени не различались по видам, вследствие чего судить о расселении отдельных видов сегодня сложно.

Точное число интродуцированных видов неизвестно, поскольку некоторые авторы трактуют ряд североамериканских видов как внутривидовые формы *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) [Dillon et al. 2002; Anderson, 2005]. Для их разграничения мы приводим в тексте описания.

Ph. acuta. Раковина турбоспиральная, левозавитая, прочная, просвечивающая. Форма раковины яйцевидная. Оборотов 4–5. Обороты слабовыпуклые, разделены неглубоким швом. Последний оборот сильно вздутый. Завиток конический. Поверхность оборотов с резкими линиями нарастания, иногда со скульптурой типа «удары молотка». Устье широкое, яйцевидное, с острым уголком вверху. Край устья острый. Пупок прикрыт отворотом колюмельярного края раковины. Окраска раковины белая, грязно-серая или коричневая.

Обнаружен на территории Дунайского биосферного заповедника в 2002 г. (Очаковское гирло, Курильские мелководья) [Сон, 2006д] и в озере Ялпуг (окрестности с. Криничное) в 2003 г. Сроки вселения неизвестны. В бассейне СП встречается как минимум с начала XX века (в коллекциях ЗИН РАН хранятся экземпляры сбора 1919 г. из окрестностей Киева). Многочисленные указа-

ния для разных регионов Украины требуют проверки, так как вид долгое время не отличали от других инвазивных и автохтонных видов. Был обнаружен в основном русле, рукавах дельты, протоках, озерах. Обитает в зарослях высшей водной растительности либо на твердых субстратах (камнях, погруженной в воду древесине) у уреза воды. Держится близко к поверхности водоема.

Physella heterostropha (Say, 1817). Раковина турбоспиральная, левозавитая, прочная, непрозрачная. Форма раковины яйцевидно-коническая. Оборотов 5–6. Обороты умеренно-выпуклые, разделены глубоко вдавленным швом. Последний оборот невздутый или слабоздутый. Завиток конический. Поверхность оборотов гладкая или с резко выраженными линиями нарастания. Иногда имеется скульптура типа «удары молотка». Устье широкое, яйцевидное, с острым уголком вверху. Край устья острый. Пупок прикрыт отверстием колюмеллярного края раковины. Окраска раковины от темно- до светло-коричневой.

Отмечается нами с 2001 г. в искусственных прудах и озерах Одессы, куда заселялся аквариумистами. В 2003 г. обнаружен нами в реке Дальник (бассейн Сухого лимана), а также в Крыму (река Салгир в черте Симферополя) где, по-видимому, широко распространен [Сон, 2006д]. В 2004 г. обнаружен в бассейнах Днестра и Днестра, в 2005 г. — в малой реке Каланчак (Херсонская область), в 2006 г. — в Очаковском гирле Дуная, озере Катлабух и реке Барбой. В 2005 г. вид был отмечен в родниках Днестровского лимана и русле Днестра в окрестностях с. Сахарна (Республика Молдова). В 2006 г. — в русле Днестра в с. Вадул-Луй-Водэ (Республика Молдова) и малом водотоке бассейна Сухого лимана (бывший Аккаржинский ручей). Во всех местах обнаружения вид обитал на проточных участках, в том числе и на быстринах. Вид держится на небольших глубинах, преимущественно у уреза воды.

Costatella integra (Haldeman, 1841). Раковина турбоспиральная, левозавитая, прочная, полупрозрачная. Форма раковины яйцевидно-коническая. Оборотов 4–5. Обороты завитка прямые, разделены неглубоким швом. Последний оборот невздутый или слабоздутый. Завиток конический, несколько скруглен сверху. Поверхность оборотов гладкая, блестящая. Устье широкое, яйцевидное, с острым уголком вверху. Край устья острый. Пупок прикрыт отверстием колюмеллярного края раковины. Окраска раковины роговая.

Исторический ареал — Северная Америка. Отмечается с 2000 г. в Одессе и ее окрестностях, обитает в системе водоемов, выполнявших ранее функции полей фильтрации сточных вод перед сбросом в Хаджибейский лиман. Поля фильтрации существуют с XIX века и сформировали специфический антропогенный ландшафт с более высокой влажностью и температурой, чем в других районах города и его окрестностях.

Вид был обнаружен в крупных и мелких каналах с различной скоростью течения, заброшенных песчаных карьерах, временных водоемах, а также различного рода водоемах побережья Хаджибейского лимана, располагающихся на небольшом расстоянии от полей фильтрации [Сон, 2002, 2005б, 2006д; Сон, 2004]. В 2003 г. был отмечен нами на берегу озера Сасык (окрестности с. Криничное) в неглубоком постоянном водоеме.

В коллекциях ЗИН РАН хранятся сборы данного вида с апреля по май 1929 г. из ялтинского Никитского ботанического сада. К сожалению, данные о характере водоема отсутствуют, и невозможно установить, был ли это природный или искусственный биотоп.

Аквариумные Thiaridae. Экспансия тиарид, связанная с международной торговлей аквариумными растениями, приобрела практически пантропический масштаб [Madsen, Frandsen, 1989; Pointier et al., 1998; Glaubrecht, 2000]. Вслед за первым обнаружением вне нативного ареала — находкой *Melanoides tuberculatus* (O. F. Müller, 1774) в Техасе в 1964 г. [Murray, 1964], аквариумные тиариды расселились в Новом Свете от Северной Аргентины до Флориды и в Австралии [Facon et al., 2003]. В Европе они отмечались преимущественно в изолированных от природных экосистем водоемах [Anderson, 2005; Šefrová, Laštůvka, 2005].

Достоверно доказано присутствие в области инвазии двух видов семейства [Facon et al., 2003] — *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) и *M. tuberculatus*. При этом под названием *M. tuberculatus* объединяется большое число дискретных морф, являющихся чистыми партеногенетическими линиями (в области инвазии представлен шестнадцатью клонами) [Pointier, 1989; Pointier et al., 1993; Samadi et al., 1999]. Вопрос об их статусе вызывает дискуссии (так же как и в случае с *Corbicula* и *Potamopyrgus*), иногда их рассматривают в качестве отдельных видов [Pointier, 1989; Pointier et al., 1993; Samadi

et al., 1999]. В связи с отсутствием сравнительного материала и надежных критериев их разграничения мы употребляем название *Melanoides tuberculatus* в широком смысле.

Исторический ареал вида — тропические районы Азии. Он завезен в СССР из Германии в 1960-е годы [Махлин, 1993] и широко распространился в аквариумах. Как правило, он специально не культивируется и является «аквариумным сорняком», переносимым из аквариума в аквариум с грунтом. В связи с живорождением и скрытым образом жизни его выведение из аквариума крайне затруднительно.

Отмечался с 2000 г. в искусственных водоемах Одессы (до аномально холодной зимы 2005–2006 гг.) и прудах-охладителях Южноукраинской АЭС [Grigorovich et al., 2002; Сон, 2002; Alexandrov et al., 2007]. Интерпретация находки в прудах-охладителях Южноукраинской АЭС (ноябрь 2005 г.) как первого обнаружения в Украине [Жукинский и др., 2006], по-видимому, связана с недостаточной проработкой литературы.

Thiara granifera (Lamarck, 1822) обитает в пресных водоемах Малайзии. Введен в аквариумную культуру. Обнаружен в 2006 г. в плавневой части реки Молочная [Халиман, Анистратенко, 2006]. Скорее всего, этот тропический вид не сможет сформировать долговременных поселений в природных водах региона.

Ampularia sp. Вид завезен в СССР из Чехии в 1960-е годы [Махлин, 1993] и введен в аквариумную культуру. Пустые раковины обнаруживались нами в декоративных городских водоемах, куда моллюски, по-видимому, сбрасывались аквариумистами, но не выживали [Сон, 2002]. По устному сообщению А. Н. Шклярюка, обитали в 1990-х годах в пруду-охладителе Южноукраинской АЭС. Вид принадлежит к тропическому семейству, интродуцированному во многие страны Азии, Северной и Южной Америки в качестве съедобных и аквариумных видов [Yusa et al., 2006].

***Biomphalaria glabrata* Say, 1818.** Африканский вид, культивируемый в аквариумах. Отмечен нами в 2000 г. в Одессе (декоративные водоемы) [Сон, 2002, 2006d].

***Helisoma duryi* (Wetherby, 1879).** Африканский вид, культивируемый в аквариумах. Отмечался нами в Одессе и ее окрестностях (декоративные городские водоемы и система каналов полей фильтрации) с 2000 г. до аномально холодной зимы 2005–2006 гг.

Криптогенные виды

Серьезной методической проблемой в исследовании биологических инвазий является частое несоответствие уровня фаунистической изученности отдельных регионов и проблемы в систематике отдельных групп организмов. Поэтому в отношении некоторых видов затруднительно порой однозначно утверждать, является ли данный вид вселенцем или автохтоном, по каким-либо причинам не отмечавшимся ранее в исследуемом регионе. Данная ситуация довольно распространена в исследованиях биологических инвазий, и в таких случаях используется понятие **криптогенный вид** (в отличие от термина «криптический вид», который по отношению к вселенцам обозначает вид-вселенец, который малоизучен или морфологически сходен с каким-либо местным видом, из-за чего часто не отмечается при исследованиях).

***Codiella leachi* (Sheppard, 1823).** Исторический ареал — пресные воды Балтийского бассейна [Старобогатов и др., 2004]. Отмечен в 2006 г. в южной части озера Китай, а также в канале, впадающем в озеро Катлабух возле села Кислицы. Был встречен на прибрежных участках, как открытых, так и заросших тростником, на глубинах до 1,5 м.

Поскольку систематика Bithynidae довольно неустойчива и по-разному трактуется различными школами систематиков, фаунистическая новизна данных находок не обязательно свидетельствует об инвазивном статусе вида, но может быть также объяснена недостатком систематико-фаунистических исследований региона.

***Physa skinneri* (Taylor, 1954).** Еще в конце прошлого века [Старобогатов и др., 1989] было указано, что на территории Европейской части Советского Союза обитают два вида, обычно рассматриваемые как *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758). Один из них, обладающий большей высотой завитка, был обозначен в указанной работе как *Physa adversa* (Da Costa, 1778).

При этом авторы отмечали, что у них не было доступа ни к типовому материалу, ни к первоописанию (в том числе и рисунку) вида, и данное обозначение формы с более высоким завитком носит предварительный характер. Разделение производилось, главным образом, по пропорциям завитка раковины, и вид *Ph. adversa* объединялся с *Ph. fontinalis* и *Ph. streletzkiyai* (Starobogatov et Budnikova, 1976) в один номинативный подрод.

При обсуждении результатов данной ревизии следует отметить наличие определенных противоречий между существующими в настоящий момент научными школами в систематике пресноводных моллюсков. Система, разработанная ленинградской малакологической школой, опирается на методы изучения геометрии роста раковины (компараторный метод) и репродуктивной изоляции [Логвиненко, Старобогатов, 1971; Давыдов и др., 1981] и декларирует переход от преимущественного использования критерия отличий вида (морфологический признак) к таксономическому анализу, привлекающему также критерий обособленности (репродуктивная изоляция и устойчивые хиатусы). Серьезной проблемой «компараторной систематики» данной научной школы является существование обширных групп, для которых морфологическое установление отдельности затруднено [Корнюшин, 1996], что вызвало неприятие компараторного метода в систематике рядом западноевропейских исследователей [Kuiper, 1983; Meier-Brook, 1993], не признающих множества малых видов, описанных с его помощью. Следует заметить, что по ряду исторических причин таксономические исследования западных авторов часто не учитывают и других отечественных публикаций, не связанных с компараторными ревизиями (особенно кириллические), что в целом превратило научные исследования на территории бывшего СССР в белое пятно для западной малакологии (при этом обратной ситуации в отечественной литературе не наблюдается). Как правило, близкородственные группы видов, различаемые ленинградской школой, соответствуют одному «большому» виду в западноевропейской систематике [Корнюшин, 2002].

Другое, еще более проблематичное явление — массовое восстановление сведенных в синонимы старых названий, часто относящихся к инфраподвидовым сущностям и зачастую не имеющих типовых серий. Этот прием в практике ревизий данной школы часто заменяет нормальное описание новых видов, что приводит к номенклатурной нестабильности. Именно такая ситуация наблюдается в отношении вышеуказанной ревизии физид. В отношении ряда рассматриваемых ниже таксонов — *Ph. adversa*, *Physa taslei* Bourguignat, 1860, *Physa bulla* (O. F. Müller, 1774) — их восстановление базировалось на изучении диагнозов, а не типовых экземпляров. Учитывая это, при обсуждении полученных резуль-

татов мы опираемся не на типовые серии, а на гиподигмы — совокупности экземпляров, соответствующим образом определенные авторами ревизии [Симпсон, 2006]. Для этого нами был обработан материал из коллекций ЗИН РАН по этим видам, определенный Я. И. Старобогатовым.

В 2002 г. Д. Тейлор обнаружил в окрестностях Житомира североамериканский вид *Ph. skinneri* [Taylor, Sitnikova, 2004] и описал возможности его диагностики и отличия от конхологически сходной *Ph. fontinalis*.

В этой работе [Taylor, Sitnikova, 2004] североамериканский вид *Ph. skinneri* указывается для окрестностей Житомира, а также для Казахстана, Восточной и Западной Сибири. Ранее этот вид и близкие к нему формы отмечались также на Дальнем Востоке в водоемах Чукотского автономного округа [Богатов, Заптравкин, 1990]. Исходя из этого, можно было бы трактовать *Ph. skinneri* как автохтонный вид, викариантный виду *Ph. fontinalis* в восточной части евразийского ареала рода *Physa* Draparnaud, 1801. Это отчасти подтверждалось тем, что ленинградская школа систематиков трактовала вид *Ph. fontinalis* как балтийский, замещаемый видом *Ph. adversa* в АЧБ [Старобогатов и др., 2004].

Раковина этого вида турбоспиральная, левозавитая, хрупкая, полупрозрачная. Форма раковины яйцевидная. Оборотов 5–6. Обороты слабовыпуклые, разделены неглубоким тонким швом. Последний оборот невздутый. Завиток яйцевидный, скругленный, иногда несколько сужен. Поверхность оборотов гладкая, блестящая. Устье широкое, яйцевидное, с уголком вверх. Край устья острый. Пупок закрыт отворотом колломеллярного края раковины. Окраска раковины светло-коричневая.

При переопределении наших сборов из водоемов АЧБ с помощью признаков, позволяющих различить оба вида, и с использованием сравнительного материала из балтийского региона мы установили, что большая часть моллюсков в наших сборах, первоначально определенных нами как *Ph. adversa* и *Ph. fontinalis*, относятся к *Ph. skinneri*. Кроме того, к *Ph. skinneri* относятся все моллюски, определенные Я. И. Старобогатовым как *Ph. adversa*, хранящиеся в коллекциях ЗИН РАН (сборы из Монголии и Республики Коми), и материалы из Западной Сибири, любезно переданные нам М. В. Винарским.

Между тем в слабопроточных озерах Днестра и Дуная нами были обнаружены *Ph. fontinalis*, соответствующие представлению об этом виде систематиков ленинградской школы [Старобогатов и др., 1989] и сходные с экземплярами из Северной Европы (озеро в окрестностях финского города Юваскюля) (см. приложение 1, 10–11).

Для уточнения распространения *Ph. skinneri* крайне важным было выяснение границ распространения вида на водоразделе Черноморского и Балтийского бассейнов.

При обработке материала из Западной Украины, хранящегося в фондах ГПМ НАНУ, нами учитывались те пробы, в отношении которых мы могли точно установить принадлежность к Балтийскому либо Черноморскому речному бассейну (сборы относились к концу XIX века, и на этикетках были указаны не водоемы, в которых собирались моллюски, а ближайшие населенные пункты).

Такие пробы были немногочисленны, но показали обитание обоих видов в районах водораздела — как в Балтийском, так и в Черноморском бассейнах. Но в более северных районах Балтийского бассейна (территория современной Польши), также представленных в коллекции Й. Бонковского, была отмечена только *Ph. fontinalis*.

Таким образом, северная граница распространения *Ph. skinneri* доходит до южных частей Балтийского бассейна.

Конхологические признаки *Ph. adversa*, приводимые в работах ленинградской школы систематиков [Старобогатов и др., 1989], совпадают с таковыми у *Ph. skinneri* [Taylor, Sitnikova, 2004]. Я. И. Старобогатов с соавторами [1989] приводят анатомические отличия подвидов, в которые входят *Ph. adversa* и *Ph. skinneri*, сближая по анатомии *Ph. adversa* с *Ph. fontinalis*, но, давая характеристику *Ph. adversa*, авторы, по-видимому, использовали анатомический материал только из Балтийского бассейна. Приведенные в статье описания и рисунки базируются на пробе из Вислы у Плоцка; в коллекциях ЗИН РАН моллюски из данной точки, определенные авторами как *Ph. adversa*, нами не обнаружены. Приведенные же рисунки *Ph. adversa* и *Ph. fontinalis* вполне укладываются в ряд изменчивости *Ph. fontinalis*. При этом пропорции раковин *Ph. skinneri* из АЧБ вполне могут быть близки к наиболее высоким и стройным раковинам *Ph. fontinalis* (особенно у молодых особей). Таким образом, при рассмотрении *Ph. ad-*

versa во всем указываемом ареале имеются основания отождествить ее с *Ph. skinneri* в АЧБ и восточнее его. В Балтийском же бассейне этот таксон, вероятно, следует рассматривать как вид (либо форму внутривидовой изменчивости), входящий в комплекс *Physa fontinalis*.

Экология *Ph. fontinalis* и *Ph. skinneri* в АЧБ различна. Если *Ph. skinneri* обитает в широком спектре водных биотопов (во временных и постоянных водоемах, на мелководных прибрежных участках русла, пойменных озер и лиманов, в родниковых лужах, водохранилищах), то *Ph. fontinalis* — только в слабопроточных озерах. К сожалению, нам не удалось атрибутировать станции физид из фондов ГПМ НАНУ.

К *Ph. skinneri* относятся также все моллюски из коллекций ЗИН РАН, определенные Я. И. Старобогатовым как *Ph. taslei* и *Ph. bulla* (из точек сбора можно достоверно установить только одну — Алтай, выносы реки Алей). Оба названия (последнее употреблялось в поздних — 1989, 2004 — работах Я. И. Старобогатова и соавторов) относятся к особям с наиболее вытянутыми раковинами. Широкая изменчивость пропорций раковины данного вида наблюдалась нами даже в пределах одной пойменной лужи. При этом в большой выборке почти всегда обнаруживаются отдельные особи с очень высоким, почти заостренным завитком.

Таким образом, мы наблюдаем не столько географическое, сколько биотопическое разобщение *Ph. fontinalis* и *Ph. skinneri*, что не позволяет рассматривать их как викариантные виды. Вместе с тем ареал *Ph. skinneri* в Евразии имеет довольно необычные очертания для нативного ареала.

В совокупности данные факты препятствуют (на нынешней стадии изученности) однозначной трактовке *Ph. skinneri* как нативного вида.

Вид был обнаружен во многих бассейнах СП: Днестра (1999 г.), Дуная (2002 г.), Южного Буга (2003 г.), придунайских озер Ялпуг (2003 г.) и Китай (2006 г.), Хаджибейского лимана (2004 г.), Тилигула (2001 г.), в устьевых областях приазовских рек Берда [Сон, 2006б] и Грузкий Еланчик, верховодках в окрестностях Бердянска (2004 г.), дельте Днепра (2006 г.). А кроме того, в декоративных водоемах Одессы [Сон, 2006в]. В бассейне Днестра вид был обнаружен на всем продолжении дельты в широком спектре биотопов —

во временных и постоянных водоемах, на мелководных прибрежных участках русла, в пойменных озерах. В бассейне Дуная — в пойменных озерах дельты в зарослях высшей водной растительности. В бассейне озера Ялпуг — в группе постоянных водоемов на берегу лимана (окрестности с. Криничное). В озере Китай — на заросших тростником мелководных участках южной части водоема (от с. Васильевка до канала Кофа). В бассейне Хаджибейского лимана — в родниковой луже, образовавшейся при отсечении родника, ранее впадавшего в лиман, автомобильной трассой. В устье реки Берда (окрестности Бердянска Запорожской области) — в устьевой области (небольшой лагуне) и вблизи — в верховодках (мелких пресных водоемах на песчаном морском берегу). В другой приазовской малой реке — Грузком Еланчике (окрестности пгт Новоазовск Донецкой области) моллюски обитали на мелководных участках русла в зарослях высшей водной растительности. В бассейне Тилигула вид был отмечен в нижней части реки в пойменных водоемах. Нам также были переданы сборы данного вида (С. А. Скупой, 2005 г.) из водохранилища на Тилигуле в окрестностях Котовска.

Солоноватоводные двустворки

Для большинства видов моллюсков, способных обитать во внутренних водах, характерно отсутствие планктонных стадий, так как их наличие часто не позволяет виду удерживаться в проточных биотопах. Однако у некоторых видов морского происхождения этот признак сохранился.

Mytilopsis leucophaeta (Conrad, 1831). Нативный ареал — район Мексиканского залива [Marelli, Gray, 1983]. Вид расселился вдоль западного побережья США (Северная Атлантика) [Smith, Boss, 1996], вселился в Бразилию [Souza et al., 2005].

Впервые в Европе он был обнаружен в Бельгии в 1835 г. [Verween et al., 2005]. Вдоль побережья Северного моря встречался от Германии до Франции и в Великобритании [Oliver et al., 1998; Verween et al., 2005]. Обнаружен также в Испании [Escot et al., 2003]. В Балтийском море вид был впервые обнаружен в канале Киль, соединяющем Северное и Балтийское моря [Boettger, 1933; Schlesch, 1937]. В настоящее время в Балтийском бассейне он отмечен так-

же в эстуарной части реки Варно в Германии [Darr, Zettler, 2000] и в Финляндии [Laine et al., 2006].

В Причерноморье зафиксирован в Днестровском лимане в 2000 г. [Therriault et al., 2004]. Впоследствии не обнаруживался (вероятно, не сумел сформировать долговременной популяции).

Вышеуказанный вид принадлежит к специфической группе вселенцев с близкой морфологией и экологией, представленной солоноватоводными дрейссенидами и митилидами Южной Азии и Латинской Америки, которые начали активно расселяться в последние годы. Среди них можно назвать также вселившегося в Сингапур индийского *Brachiodontes striatulus* (Hanley, 1843), проникший в Сингапур и Малайзию карибский вид *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849), *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946, нативный для тихоокеанского побережья Панамы и широко расселившийся по эстуариям Индо-Пацифики, а также другие сходные виды [Salgado-Barraga, Toledano-Granados, 2006; Morton, Tan, 2006; Tan, Morton, 2006].

Hypanis glabra (Ostroumoff, 1905). Исторический ареал вида — Северный Каспий у дельты Волги и устья Урала [Старобогатов и др., 2004]. Проник в Таганрогский залив из Каспийского моря [Набоженко, 2005]. В исследованной нами украинской части инвазионного ареала был также отмечен в западной части Таганрогского залива в 2004 г. вблизи устья малой реки Грузкий Еланчик [Сон, 2006d].

Криптический вселенец *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863)

Природным ареалом этого вида является Северная Америка. Вселился во Францию, Италию, Германию, Австрию, Венгрию, Сербию, Македонию, Хорватию, Чехию [Wautier, 1974], Нидерланды [Velde, Roelofs, 1977], Великобританию [Anderson, 2005], Турцию [Yildirim, 2006], Среднюю Азию, Россию [Кафанов, Старобогатов, 1971; Кантор, Сысоев, 2005].

В западной литературе первой находкой этого вида считается обнаружение в Германии в 1949 г. [Walther et al., 2006b], однако в коллекциях ЗИН РАН обнаружены экземпляры с этикетками: «Gallia, Vermont» (XIX век) и «окрестности Ленинграда» (1919) [Старобогатов, Прозорова, 1990].

Номенклатурное обозначение данного вида затрудняется слабостью изученностью рода в нативном ареале и наличием большого числа синонимизируемых форм. В первой отечественной работе, посвященной проникновению данного вида из аквариумов в природные экосистемы [Кафанов, Старобогатов, 1971], он был обозначен как *Pettancylus petterdi* (Johnston, 1879). Впоследствии было принято решение относить данный вид к *Pettancylus australicus* (Tate, 1880) (форма, не имеющая септы), а позднее — к *Pettancylus wautieri* (Mirolli, 1960) (название, введенное для афаллической формы, конхологически идентичной *Pettancylus australicus*).

К концу XX — началу XXI века сложилось два подхода к обозначению данного вида. Первый — обозначение его как *Ferrissia wautieri* (Mirolli, 1960), причем либо данное название применяется как временное [Кафанов, Старобогатов, 1971], либо подразумевается, что этот вид является автохтонным для Европы и не отмечался раньше из-за небольших размеров и сходства с *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758) [Kinzelbach, 1984; Baur, Ringeis, 2002]. Второй — рассмотрение его как египетской *Ferrissia clessiniana* (Jickelli, 1882) [Falkner, Proschwitz, 1995].

Исследования последних лет с использованием методов молекулярной систематики [Walther et al., 2006b] показали, что европейские мелкие Ancylidae относятся к североамериканскому виду *F. fragilis*.

Этот вид при неспециальных исследованиях часто не отличается от автохтонных моллюсков рода *Acroloxus*.

По всей видимости, именно к этому виду относится таксон *Ancylus lacustris brevis* Puzanov, 1925, описанный из Центрального Крыма. За весь период малакологических исследований Крыма было отмечено только два случая обнаружения пресноводных моллюсков с колпачковидными раковинами. Первый был описан И. И. Пузановым в публикации 1925 г. Это были маленькие моллюски из пруда в окрестностях Симферополя, собранные Д. Е. Белингом в 1919 г. и в следующие годы самим И. И. Пузановым. Автор обсудил различия между этими моллюсками и автохтонным для Европы *A. lacustris*. Крымские колпачковидные моллюски отличались размерами и пропорциями тела и раковины, хорошо развитой концентрической скульптурой. Автор не обсуждал другие признаки, важные для идентификации пресноводных

«блюдечек», — скульптуру и загнутость верхушки раковины — и нечетко отобразил эти признаки на рисунке [Puzanov, 1925, рис. 7]. Это вызвано трудностью в различении этих признаков у молодых полупрозрачных особей.

В тот момент сведения о наличии в Европе мелких пресноводных моллюсков, кроме *A. lacustris*, отсутствовали, и автор описал моллюсков как новый подвид вышеупомянутого вида — *Ancylus lacustris brevis* Puzanov, 1925 — с замечанием о возможном более высоком ранге данного таксона.

Место хранения коллекций И. И. Пузанова долгое время оставалось неизвестным. К сожалению, при находке коллекции было выяснено, что коробка с типовым материалом *Ancylus lacustris brevis* разохлась, и раковины были утрачены [Сон, 2005a].

На основании многих признаков, отличающих *F. fragilis* от *A. lacustris* (меньшая по размерам и более плоская раковина, более развитая концентрическая скульптура, маленькое полупрозрачное тело), мы приняли решение о том, что *Ancylus lacustris brevis* Puzanov, 1925 является младшим синонимом *F. fragilis*.

Первая работа, в которой обсуждалась данная информация [Сон, 2007], была опубликована в журнале, не имеющем бумажной версии. Вследствие этого, согласно правилу 8.3 и рекомендации 8В МКЗН [International Code, 1999], она была обозначена нами как не предназначенная для номенклатурных целей (рекомендация МКЗН о предпочтении первого опубликования на бумаге работы, содержащей номенклатурный акт). В связи с этим первое пригодное опубликование номенклатурного акта производится здесь.

Многие годы после исследований И. И. Пузанова специальные работы по пресноводным моллюскам Крыма отсутствовали. Исследования второй половины XX века показали наличие в крымской гидрофауне *F. fragilis* и отсутствие *A. lacustris* [Смадниченко, 1979], что также подтверждает вышеизложенное.

Сходство *F. fragilis* с *A. lacustris* привело также к досадной ошибке при молекулярной ревизии Acroloxidae [Jørgensen et al., 2004], в результате чего в публикации род *Acroloxus* был ошибочно отнесен к семейству Ancylidae [Walther et al., 2006a]. Между тем существует целый ряд признаков, позволяющих надежно идентифицировать *F. fragilis* как в природе, так и при камеральной обработке. Наиболее важным отличием является вышеупомянутый загиб верхуш-

ки вправо (см. приложение 1, 15–16). Кроме того, вид отличается несколько менее вытянутой и более плоской раковиной, которая иногда бывает стекловидно-прозрачной, у него меньше мягкое тело по отношению к величине раковины, меньше и сама раковина.

После sporadических находок данного вида в Крыму в 1919 г. (окрестности Симферополя) [Пузанов, 1925] и в 1984 г. (малые водоемы Южного берега Крыма) [Стадниченко, 1987] на полуострове он не регистрировался.

В последние годы вид проник в континентальную часть СП. В 2002 г. он был обнаружен в озере Белом (окрестности Беляевки Одесской области), а в коллекциях был определен позже, чем в сборах 2005 г., послуживших материалом для первого указания для континентальной Украины [Сон, 2005б]. В 2005 г. он был обнаружен в основном русле Днестра, впадающем в него Александровском ерике (с. Маяки Беляевского района Одесской области) и в рукаве Быстрый Турунчук (Беляевка) [Сон, 2006д]. В 2006 г. одна раковина была обнаружена в солоноватой луже на южном берегу Тилигульского лимана [Сон, 2007].

При исследованиях Днестра летом 2006 г. вид был обнаружен во многих точках дельты — основном русле, рукаве Турунчук, староречье Днестра, озере Белом, Александровском ерике. Его сохранение во всех точках, где он был обнаружен ранее, и появление новых местообитаний крайне интересно в связи с аномально холодной зимой 2005–2006 гг. [Сон, 2007].

В бассейне Днестра моллюски были обнаружены на участках дельты с быстрым течением. Глубина поселения колебалась от уреза воды до 1 м. Моллюски прикреплялись к поверхностям плотных субстратов — камней, стеблей и листьев тростника.

Находки, требующие дальнейшего подтверждения и интерпретации

Каспийский вид *Didacna trigonoides* (Pallas, 1771) единично встречен в фауне Черного моря бароном Розеном [Богачев, 1922]. Подробности о месте находки и биотопе отсутствуют. Поскольку данный вид не отмечался впоследствии в АЧБ ни в живом виде, ни в виде свежих раковин, скорее всего, здесь имел место занос, не приведший к дальнейшей экспансии.

Lithoglyphus crassus Put et Polyszczuk, 1969 был описан из Нижнего Дуная [Путь, Полищук, 1969] по одной находке и в дальнейшем не отмечался. К сожалению, типовой материал *Lithoglyphus crassus* утрачен. Вместе с тем изображение *L. crassus* в первоописании [Путь, Полищук, 1969] соответствует набору признаков, характерных для среднедунайской группы *Prasinoglyphus*. Ему также соответствует экземпляр *Lithoglyphus naticoides*, вселившегося во Францию [Brancotte, Vincent, 2002], фотография которого имеется в данной статье. Возможно, в обоих случаях мы имеем дело со скрытой инвазией среднедунайских литоглифов.

Dreissena polymorpha andrusovi (Brusina in Andrusov, 1897) — это каспийский подвид, обитающий преимущественно в Северном Каспии. Одна пустая створка была обнаружена в западной части Таганрогского залива. До обнаружения живых моллюсков или свежих раковин говорить о вселении данного вида преждевременно, так как пустая створка могла быть занесена со строительным материалом или в обрастании судна.

Глава 2

Региональные особенности экспансии экзотических моллюсков в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья

В настоящий момент на территории исследуемого региона сложились основные направления экспансии экзотических видов моллюсков (см. рис. 2) [Сон, 2006д]:

◎ **Расселение вниз по течению Дуная** (*S. woodiana*, *C. fluminalis* и *C. fluminea*, вероятно *Ph. acuta*). Дунай, имеющий собственную обширную гидрографическую сеть, а кроме того, соединяющийся каналами со многими другими речными бассейнами Европы, образует крупный инвазионный коридор, способный транспортировать чужеродные виды со значительной части европейского континента. Дополнительным фактором, определяющим его как важный инвазионный коридор, является развитое речное судоходство. В настоящий момент русло Дуная с помощью каналов связано также с придунайскими водоемами — Кагулом, Ялпугом, Катлабухом, Китаем, Сасыком, что приводит к возможности проникновения инвазивных видов из русла Дуная в данные водоемы.

◎ **Расселение экзотических солоноватоводных видов вдоль побережий АЧБ с дальнейшим проникновением вверх по руслам рек** (*P. jenkinsi*). Для побережий СП характерно наличие

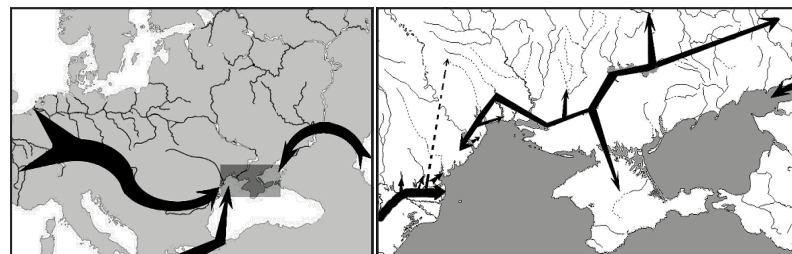


Рис. 2. Основные направления экспансии экзотических видов моллюсков в Северном Причерноморье

большого количества близко расположенных лиманов, эстуариев, речных дельт, пресных, солоноватых и соленых озер, связанных на многих участках с помощью каналов. Данные водоемы формируют важный инвазионный коридор для видов, приспособленных к обитанию как в пресных, так и в солоноватых водах. Такой путь расселения позволяет обмен экзотическими видами между нижними течениями крупных бассейнов СП. Нами он впервые обозначен как полноценный инвазионный коридор, наряду с выделяемыми Южным, Центральным, Восточным и Западным европейскими инвазионными коридорами. Для него мы вводим термин **Черноморский прибрежный инвазионный коридор**.

При экспансии видов вдоль Азово-Черноморского побережья наиболее важными факторами сдерживания инвазии являются пространства суши между крупными речными бассейнами, являющимися важными магистралями экспансии, — Дунаем, Днепром и Доном (Днестр и Южный Буг не имеют такого значения из-за наличия порогов). Процесс экспансии вида может значительно облегчаться при способности моллюска-вселенца выживать в условиях изолированных малых водотоков (рек и ручьев, впадающих в море или лиман) и прибрежных водоемов (лиманов и озер), являющихся «промежуточными станциями» в обмене видами между крупными речными бассейнами.

Выше упоминалось о присутствии моллюсков-вселенцев в малых водотоках бассейнов Днестровского лимана — реках Дальник и Тилигул.

Как видно из приведенных фактов, малые водотоки в междуречье Днепра и Дуная играют большую роль в экспансии моллюсков-вселенцев [Сон, 2006в], в отличие от междуречья Днепра и Дона, где межбассейновый обмен видами идет через средние части речных бассейнов по системе каналов.

◎ **Локальная интродукция аквариумных видов в открытые природные и искусственные водоемы** (*C. integra*, *Ph. heterostropha*, *Ph. skinneri*, *Ampularia* sp., *M. tuberculata*, *T. granifera*, *B. glabrata*, *H. duryi*, *F. fragilis*). Достаточно частое явление — слив воды из аквариумов в открытые водоемы. При этом наиболее теплолюбивые виды, как правило, способны выжить в искусственных водоемах, в которые производится сброс подогретых вод, или в водоемах самых южных районов Украины.

© **Вселение в судоходные участки мезогалинных вод.** В настоящее время таковым является вселение в Таганрогский залив *H. glabra* из Каспийского моря и *M. leucophaeta* в Днестровский лиман.

Кроме вышеперечисленных инвазионных коридоров, по которым происходит экспансия видов, активно расселяющихся в АЧБ, в регионе в разные годы фиксировались еще два направления вторичного расселения.

При исследованиях фауны малой реки Тилигул до недавнего времени не обнаруживались двустворчатые моллюски, что является вполне обычным для пересыхающих степных рек. В 2005 г., после зарыбления карповыми рыбами, в Котовском водохранилище были выявлены двустворчатые моллюски, вероятно, занесенные на стадии паразитической личинки — глохидия, и среди них дальний вселенец *S. woodiana*.

Этот вид вселился также в озеро Сасык, что стало возможным при его значительном опреснении и соединении с Дунаем при строительстве канала Дунай — Сасык, а также в придунайские лиманы Ялпуг и Китай.

Механизмы расселения инвазивных моллюсков

Изолирующее действие зоогеографического барьера по отношению к организму можно рассматривать с двух сторон: как создание непереносимых условий для обитания в зоне действия фактора, являющегося барьером, и как создание препятствий для распространения организма в другие зоны. Соответственно, рассматривая механизмы расселения вида, следует различать обе составляющие действия зоогеографического барьера.

Обсуждая процессы расселения организмов, мы можем говорить об исходной зоне распространения вида (*native range*) как о зоне, где естественная дисперсия вида (ненаправленное расселение) ограничена исторически сложившимися зоогеографическими барьерами. При экспансии вида в новый регион мы рассматриваем три этапа, каждому из которых сопутствует определенная группа факторов, позволяющих виду преодолевать зоогеографические барьеры. На первом из них происходит перемещение через

зону действия изолирующего фактора. На втором — происходит попадание в отдельные участки-рефугиумы, где действие лимитирующих факторов менее существенно, чем в целом по зоне вселения. На третьем этапе происходит расселение путем естественной дисперсии, что может сопровождаться явлениями или процессами, ускоряющими или направляющими естественную дисперсию.

Рассмотрим факторы, действующие на первом этапе, который мы называем **этапом переноса**. Наиболее распространенной ситуацией является прямой перенос видов при дальней транспортировке. Он может происходить преднамеренно, с целью дальнейшего разведения вида на новой территории, или случайно. Водные моллюски могут переноситься путем наутилохории (с судами). Некоторые пресноводные семейства двустворчатых моллюсков переносятся также рыбами на стадии паразитической форетической личинки (глохидия, фрайровской личинки). Многие моллюски (особенно мелкие виды) переносятся путем орнито- или териохории, налипая с грязью либо активно прикрепляясь к покровам птиц и млекопитающих. При дальнейшем переносе географические направления вселения формируются судоходными реками и другими маршрутами водного транспорта. Именно на данном этапе расселения организмов факторами современного формирования биоты становятся такие социальные процессы как установление государственных границ, режим межрегиональной торговли, активность миграции населения и др.

В преодолении зоогеографических барьеров, действующих на относительно небольшой территории, значительную роль играют также антропогенные изменения рельефа. Например, для пресноводных моллюсков проникновение в соседние речные бассейны, отграниченные водоразделами, часто осуществляется по каналам.

Следующий этап мы можем назвать **этапом сохранения**. Действие сопутствующих ему факторов заключается в том, что виды, проникнув на новую территорию, попадают в биотопы (как правило, искусственные), в которых лимитирующие их распространение факторы выражены слабее, чем в целом по территории.

Для водных видов моллюсков с планктонной личинкой, распространению которых в гидрографической сети препятствует течение, такими убежищами являются водохранилища, где они могут сформировать устойчивые популяции в малопроточных зонах.

Участки сброса подогретых вод позволяют выживать тем видам вселенцам, которые не способны к перезимовке в новых условиях.

Необходимо отметить, что во всех типах искусственных биотопов, как правило, нарушена совокупность биотических связей, что часто позволяет виду-вселенцу избежать действия лимитирующих его распространение биотических факторов (например, пресса хищников).

Третьим является **этап расселения** вида. Для водных моллюсков естественную дисперсию может ускорять снос течением.

Эти основные этапы могут встречаться в процессе экспансии вида в различных сочетаниях.

Ниже мы рассмотрим возможные пути преодоления зоогеографических барьеров, характеризующихся разными сочетаниями этих этапов, проиллюстрировав их примерами из истории формирования малакофауны Украины.

1. Абортивный перенос. Достаточно много видов после переноса на новую территорию на ней не приживаются. Так, например, не прижились в Каирском заливе Тилигульского лимана моллюски рода *Hypanis* [Гринбарт, 1967].

2. Перенос с закреплением в рефугиумах, но без выхода из них. Большое число видов моллюсков — аквариумные виды семейств Tiaridae, Planorbidae, Physidae и др. — обитают в искусственных биотопах, куда они завезены намеренно для украшения или для использования в пищу: Многие аквариумные виды обитают в декоративных городских водоемах и прудах-охладителях, куда попадают при сливе воды из аквариумов (так называемая бракеражная интродукция). Двустворки с планктонными личинками рода *Hypanis* были занесены в водохранилища, где обитают не выходя за их пределы.

3. Перенос с закреплением в рефугиумах, с выходом из них и с последующим расселением. Наиболее ярким примером могут служить моллюски рода *Dreissena*. Обладая планктонными личинками, они долгое время не могли распространиться за пределы естественного ареала — устьевых областей отдельных рек Понто-Каспийского бассейна. По прорытым межбассейновым каналам они начали расселяться в новые речные бассейны, а при помощи речного флота попали в расположенные на реках каскады водохранилищ. Удержавшись в водохранили-

щах, являющихся в данном случае рефугиумами, моллюски стали расселяться по всем участкам русла. Течение, которое ранее являлось для них зоогеографическим барьером, стало фактором, ускоряющим расселение в участках реки, расположенных между водохранилищами, облегчая процесс выхода из рефугиума выносом части планктонных личинок в русло. Сегодня эти моллюски расселились в большинстве крупных рек Европы и за ее пределы.

4. Перенос и следующее непосредственно за ним расселение. Характерно для многих наиболее агрессивных дальних вселенцев. В украинской малакофауне можно привести такие примеры, как *S. woodiana*, *C. fluminalis* и *C. fluminea*, *P. jenkinsi*. Все эти виды после попадания в гидрографическую сеть Европы начали интенсивно расселяться, попадая в новые бассейны по межбассейновым каналам. Расселение *S. woodiana* ускорилось переносом рыбами на стадии паразитической личинки, а *Potamopyrgus*, по-видимому, переносился водоплавающими птицами.

Такой же характер носит обмен видами между Крымом и континентальной Украиной. При появившихся коридорах преодоления зоогеографических барьеров между этими регионами многие пресноводные виды, проникнувшие в Крым по Северо-Крымскому каналу либо интродуцированные в водохранилища, преодолели зоогеографические барьеры, расселялись путем естественной дисперсии, не испытывая потребности во временном закреплении в рефугиумах.

5. Естественная дисперсия, носящая характер экспансии. Примером может служить вселение пресноводных видов моллюсков в озеро Сасык после его расплескивания.

Разнообразие вышеизложенных ситуаций укладывается в следующую схему: если зона действия лимитирующего фактора в целом не приспособлена для обитания вселяющегося вида (как при «мгновенном» вселении, так и при длительной акклиматизации), то он при попадании в данную зону или вообще не сможет выжить (первая ситуация), или сможет выжить лишь в искусственно созданных или антропогенно преобразованных биотопах, но не сможет проникнуть за их пределы (вторая и пятая ситуации). В случае если условия зоны вселения пригодны для обитания вида и лишь ограничены от зоны исходного распространения каким-либо зоогеографическим барьером, вид после его преодоления может

расселяться путем естественной дисперсии. При этом вид должен закрепиться во временных убежищах жизни (рефугиумах), если он нуждается во времени для акклиматизации или проникновения в наиболее пригодные для своего существования биотопы в случае неоднородной пригодности для его расселения различных участков зоны вселения (третья ситуация). Если же зона вселения полностью пригодна для расселения или вид сразу попал в пригодные для своего расселения биотопы, нужда в рефугиумах отпадает (четвертая ситуация). Экспансия в новую область инвазии без переноса и закрепления в рефугиумах возможна лишь в случае уничтожения самого зоогеографического барьера в области зоны вселения, граничащей с зоной исходного распространения.

В каждой из рассмотренных выше последовательностей отдельные или все этапы вселения могут повторяться или происходить одновременно на различных участках зоны вселения. Например, у видов рода *Corbicula* механизм экспансии повторялся несколько раз при последовательных вселениях в Южную и Северную Америку, Европу и т. д.

Аквариумные моллюски семейства Physidae одновременно присутствуют в различных природных водоемах, где расселяются путем естественной дисперсии, и в аквариумах и декоративных городских водоемах, куда периодически заселяются аквариумистами и откуда не расселяются далее.

Данная система, по нашему мнению охватывает все разнообразие путей преодоления пресноводными моллюсками зоогеографических барьеров в ходе проникновения на новые территории и пригодна для описания и классификации фактов вселения конкретных видов на новые территории [Сон, 2005д].

Специфика экспансии моллюсков-вселенцев в различных речных бассейнах Северного Причерноморья

Дунай и придунайские водоемы. Характеристика русла Дуная как инвазионного коридора дана выше. При оценке Дуная как коридора инвазии чужеродных моллюсков в Северо-Западное Причерноморье (Южный инвазионный коридор) следует обратить внимание на возможности дальнейшего расселения видов,

уже проникших в Нижний Дунай. Несмотря на то, что этот путь инвазии крайне убыстряет расселение чужеродных видов из Северной, Западной и Южной Европы в направлении АЧБ, географическое расположение дельты Дуная препятствует их экспансии в другие крупные речные бассейны Причерноморья. Долина Нижнего Дуная ограничена с обеих сторон рядом крупных зоогеографических барьеров — морским побережьем, засушливыми бессарабскими степями, возвышенностями (Центральномолдавская, Тигетская, Северная Добруджа).

Исследованные нами участки бассейнов Дуная и придунайских водоемов включают несколько систем регулирования водных масс, которые потенциально могут служить путями проникновения вселенцев в новые водоемы: это Дунай-Днестровская оросительная система, зарегулированные Стенцовско-Жебриянские плавни, переходящие в Татарбунарскую оросительную систему, системы водообмена между Дунаем и придунайскими озерами (Ялпуг, Китай, Катлабух). Здесь и далее при обсуждении систем водного регулирования речь идет о видах, распространение которых идет непосредственно по водной сети. Дунай-Днестровская оросительная система непосредственно связана с руслом Дуная каналом Дунай — Сасык, соединяющим озеро Сасык с Соломоновым рукавом Дуная. Вид *S. woodiana* впервые в Килийской дельте Дуная был обнаружен именно в этом канале, а позднее и в южной части озера Сасык. При исследованиях, проведенных в верхней части водоема (являющейся промежуточным звеном оросительной системы), вид не был обнаружен.

При исследованиях зарегулированных Стенцовско-Жебриянских плавней (Стенцовская часть которых переходит в Татарбунарскую оросительную систему) единственным обнаруженным экзотическим видом был *P. jenkinsi*. Данный вид не был обнаружен в Дунае, и его вселение, вероятно, происходило не через водную сеть.

При исследованиях систем водообмена между Дунаем и придунайскими озерами в двух из трех было отмечено расселение вида *S. woodiana*.

Вид был обнаружен в канале Кофа, соединяющем дунайские гирла Степовое и Кислицкое с озером Китай, а также в самом озере, вблизи места впадения канала.

S. woodiana также была обнаружена в канале Репида, являющемся продолжением гирла Большая Репида, впадающего в пойменное озеро Кугурлуй, а также в озере Ялпуг, вблизи места впадения канала. В этом случае проникновение вида могло происходить одновременно из русла Дуная через канал Репида и из соединенного с Дунаем пойменного озера Кугурлуй, водообмен которого с озером Ялпуг также поддерживается расчищаемыми протоками.

В озере Катлабух, также соединенном с Дунаем, вышеуказанный вид не обнаружен.

В настоящий момент гидрология бассейнов Нижнего Дуная и придунайских водоемов препятствует активному расселению в другие бассейны СП экзотических видов, расселение которых происходит непосредственно по водной сети. Такому типу расселения, как правило, сопутствует чувствительность к пересыханию, а для ряда вселенцев, как присутствующих в дельте Дуная (*Corbiculidae*), так и потенциальных (*Mytilopsis spp.*, *H. glabra*), — к кислородному режиму. Между тем расселение таких видов на север от русла Дуная имеет два барьера: 1) пересыхающие участки малых рек бассейнов придунайских водоемов между придунайскими водоемами и бассейном Днестра; 2) участки плавней и рукавов с водообменом, замедленным по сравнению с основным руслом Дуная.

Так, озеро Китай отделено от Дуная Маяжскими и Кислицкими плавнями. Дунайская вода попадает в канал Кофа не из основного (Килийского) гирла, а из отшнуровывающихся от него Кислицкого и Степового гирл. Озеро Катлабух отделено от основного русла Некрасовскими плавнями. Каналы, соединяющие озеро с Дунаем, берут начало в Кислицком рукаве. Озеро Сасык отделено от Дуная гирлами Лаптыш и Мурза, а также Стенцовско-Жебриянскими плавнями. Канал Дунай — Сасык впадает не в основное русло Дуная, а в Соломонов рукав. Остальные придунайские водоемы отделены от Дуная обширными плавнями.

Между тем расселение реофильных *Corbiculidae* (так же как и многих автохтонных реофильных видов) в Дунае вплоть до разветвления на Старостамбульское и Очаковское гирла происходит именно по основному руслу, и в связи с этим возможности их проникновения в ряд придунайских водоемов ограничены.

Именно из-за ограниченных возможностей проникновения инвазивных видов из русла Дуная в придунайские водоемы само по себе такое проникновение не способно прорвать барьер между бассейном Дуная и другими крупными речными бассейнами СП.

Ни об одном из рассматриваемых выше экзотических видов нельзя достоверно утверждать, что он занесен в Нижний Дунай из других бассейнов Причерноморья (находки ряда видов аквариумных физид могут объясняться локальными бракеражными интродукциями либо проникновением из Среднего Дуная).

Отмечены лишь единичные случаи проникновения моллюсков-вселенцев, изначально обнаруженных в низовьях Дуная, в другие бассейны Причерноморья. Так, моллюски рода *Potamopyrgus*, впервые в Причерноморье отмеченные в лагуне Разим [Grossi, 1951], затем были обнаружены в ряде других бассейнов. Для них возможно расселение путем орнитохории. Такой путь расселения отмечен для этих моллюсков [Anderson, 2002], а вышеперечисленные водоемы лежат на основном пути миграций большого числа видов водоплавающих птиц. Вид *S. woodiana* проник из Дуная в Котовское водохранилище в бассейне реки Тилигул на стадии форетической личинки, что также не связано с гидротехническим строительством.

Так как СП является важным донором и транзитным пунктом в экспансии видов-вселенцев по направлению к балтийскому, каспийскому и поволжскому регионам, значение зоогеографических барьеров, отделяющих его от дельты Дуная, крайне велико. В случае нарушения данного барьера стало бы возможным объединение нескольких крупнейших европейских инвазионных коридоров, что могло бы привести к непредсказуемым последствиям.

Днестровский бассейн и Нижнеднестровская оросительная система. Бассейн Днестра, не связанный гидротехническими сооружениями с другими крупными реками АЧБ, является пограничным водотоком между двумя интегрированными водными системами — Дунаем, связанным каналами с рядом рек Восточной и Центральной Европы (см. выше), и Днепром, объединенным каналами с бассейнами различных рек Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей в общую водную сеть.

Для Днестра также характерны порожистые и горные участки, что препятствует свободному проникновению видов из низовой в среднюю и верхнюю часть бассейна.

В связи с вышесказанным следует заметить, что бассейн Днестра в настоящий момент не представляет собой важного звена во вторичном расселении экзотических видов.

Сегодня в бассейне Днестра мы наблюдаем три пути экспансии вселенцев. Находка в Днестровском лимане *M. leucophaeta*, несомненно, связана с деятельностью порта в Белгороде-Днестровском. Вид *F. fragilis* проник в Днепр путем бракеражной интродукции.

Единственный вселенец, появление которого в Днестре является составной частью широкой экспансии, захватывающей различные бассейны, — это *P. jenkinsi*.

Важной гидротехнической системой в бассейне Нижнего Днестра является Нижнеднестровская оросительная система, соединяющая его с рекой Барабой. Единственный экзотический вид, распространенный в дельте Днестра и обнаруженный также в реке Барабой, — *Ph. heterostropha*. Данный вид является аквариумным, поэтому наряду с версией проникновения по оросительной системе следует рассматривать также возможность локального вселения. Нижнеднестровская оросительная система является потенциальным вектором расселения аналогичных по экологии экзотических видов в случае их появления в бассейне Нижнего Днестра.

Днепровско-Бугский бассейн. Мы рассматриваем Днепровский и Бугский бассейны в одном подразделе, так как Днепр и Южный Буг формируют сопряженную эстуарную систему, потенциально способную служить воротами проникновения эстуарно-пресноводных видов в оба речных бассейна. Несмотря на разнообразие природных и антропогенных биотопов и наличие крупных морских и речных портов, развитое судоходство и систем каналов, эти бассейны не представляют в настоящий момент значительного коридора инвазии экзотических видов. Вместе с тем они являются ключевыми в расселении «ближних вселенцев» и представляют собой один из наиболее значительных доноров инвазий в мировом масштабе.

За исключением аквариумных видов, в данной водной системе встречены только моллюски рода *Potamopyrgus*. Однако их широкое расселение внутри бассейна не отмечено. При этом географические свойства Днепровско-Бугского бассейна делают его

важным потенциальным коридором расселения экзотических видов (особенно реофильных) в случае их проникновения в эту водную систему.

Малые реки Приазовья. Малые речные бассейны Приазовья в настоящий момент затронуты инвазиями экзотических видов в меньшей степени, чем другие водные бассейны.

Водная сеть малых рек Северного Приазовья (Большой и Малый Утлюги, Молочная, Домузла, Корсак, Обиточная, Берда, Кальмиус, Грузкий Еланчик, Миус и др.) представлена преимущественно пересыхающими летом водотоками. Существенным их отличием от малых рек Северо-Западного Причерноморья является отсутствие у большинства из них обширных опресненных устьевых областей, способных выполнять в периодически пересыхающем водотоке роль рефугиума. Это затрудняет проникновение как эстуарно-пресноводных видов, так и видов, не выносящих пересыхания. Слабо развиты межбассейновые связи, выраженные главным образом на крайних западных и восточных границах (связь утлюгского бассейна с Днепром через Каховскую оросительную систему, объединение устьевых областей Миуса и Грузкого Еланчика с Доном солоноватоводным Таганрогским заливом).

По сути дела, пересыхающие малые бассейны Северного Приазовья являются потенциальным барьером для экспансии инвазивных видов, расселяющихся по водной сети. С другой стороны, их близко расположенные солоноватые устьевые области могут способствовать расселению эстуарно-пресноводных видов, расселяющихся вне водной сети (таких как *P. jenkinsi*).

В настоящий момент чужеродные виды моллюсков, отмеченные в этих реках, представлены ненамеренно интродуцированными аквариумными видами (*T. granifera*, *Ph. skinneri*).

Бассейн Сухого лимана. Не связан гидротехническими сооружениями с другими водными объектами АЧБ, однако служит местом расположения Ильичевского порта и граничит с Одессой и другими населенными пунктами одесской агломерации. В настоящий момент в этом бассейне обнаружены экзотические виды моллюсков *P. jenkinsi* и *Ph. heterostropha*.

Внебассейновые водоемы. В изученном регионе внебассейновые водоемы представлены в первую очередь искусственными водоемами, а также различными типами малых природных

водоемов, не связанных с речными бассейнами (поды, саги, марши, верховодки, степные лужи).

Для искусственных водоемов часто характерна такая черта как экстерриториальность. Совокупность абиотических факторов в искусственных водоемах в различных с точки зрения зоогеографии регионах может различаться в гораздо меньшей степени, чем в природных водоемах. Так, высшей степенью экстерриториальности отличаются аквариумы. Как правило, изучение аквариумной фауны не входит в задачи большинства исследований, так как организмы, находящиеся в аквариумах, не влияют на природные экосистемы. Такое положение дел приводит к тому, что состав аквариумной фауны является практически неисследованным.

При этом если культивируемые в аквариумах рыбы, как правило, не могут выживать в природных экосистемах АЧБ (главным образом из-за температурного барьера), то для многих беспозвоночных это вполне возможно. Кроме того, некоторые аквариумные виды способны обитать на участках постоянного сброса подогретых вод.

Большинство аквариумных видов представлены селективными формами, и потому окончательное определение их видового статуса затруднительно.

Кроме данных видов, являющихся объектами культивирования и торговли, в аквариумах встречаются также виды, не культивирующиеся специально, а переносимые из аквариума в аквариум на растениях и в грунте. Такие виды в фауне аквариумов известны и среди других групп беспозвоночных.

Часто происходит сброс аквариумной воды в открытые водоемы. При этом вместе с водой сбрасываются находящиеся в аквариуме организмы. Во многих случаях такая интродукция проводится намеренно любителями экзотики в связи с переизбытком организмов в культуре.

В таких случаях возможен процесс проникновения бракеражных вселенцев как напрямую в природные экосистемы, так и в искусственные водоемы, которые при этом играют роль временного пристанища для акклиматизации и накопления численности особей.

На виды, попадающие в искусственные водоемы региона бракеражным путем, действует в первую очередь температурный

фактор. Поэтому наибольшие шансы для выживания имеются у видов, попавших в водоемы, в которые производится сброс подогретых вод. Выше упоминается о выживании в прудах-охладителях на территории изучаемого региона *Ampularia spp.* и *M. tuberculata*. Но для некоторых аквариумных видов оказалось возможным выживание в экстерриториальных водоемах самых южных частей региона, где сброс подогретых вод не производится. В частности, *B. glabrata*, *Ph. integra*, *H. duryi*, которые были заселены аквариумистами в открытые декоративные водоемы Одессы.

При этом низкое разнообразие биотопов в подобных водоемах может служить причиной слабой устойчивости их населения к резким изменениям условий. Так, вышеперечисленные виды не были повторно встречены в прежних местообитаниях после аномально холодной зимы 2005–2006 гг.

Глава 3

Автохтонные группы моллюсков Северного Причерноморья как доноры биологических инвазий

Так как употребление термина «понто-каспийские виды» в применении к моллюскам весьма неоднозначно у различных авторов, характеризуя этот комплекс, следует внести определенные пояснения.

В литературе, посвященной проблеме биологических инвазий, это понятие, как правило, употребляется очень широко, охватывая все виды моллюсков — недавних выходцев из моря (неолимнических и мезолимнических), распространенных преимущественно в бассейнах Азовского, Черного и Каспийского морей. Однако именно при рассмотрении проблемы вселенцев необходимо точное разграничение различных зоогеографических групп моллюсков, распространение которых отнесено к Понто-Каспийскому региону [Сон, 2006г].

Долгое время при рассмотрении проблемы реликтовых комплексов АЧБ превалировала так называемая каспийская теория, наиболее подробно изложенная Ф. Д. Мордухай-Болтовским [1960]: понто-каспийские виды в АЧБ — это формы, сформировавшиеся в Каспии и позднее мигрировавшие оттуда в АЧБ. Однако многие позднейшие исследования позволяют утверждать, что равноправным источником формирования понто-каспийской фауны являются бассейны — предшественники АЧБ [Анистратенко, Гожик, 1995; Ситникова, Старобогатов, 1999; Анистратенко, 2003; Монченко, 2003, Анистратенко, 2007]. В фауне моллюсков понто-каспийского комплекса в Азово-Черноморском бассейне представлены как каспийские виды, в плейстоценовое время иммигрировавшие из Каспийского моря, так и автохтонные реликтовые формы, которые, вероятно, прямо связаны с древней фауной Мэотического или Понтийского бассейна [Анистратенко, 2007].

При рассмотрении понто-каспийцев как потенциально инвазивных видов крайне важно выделение среди современных

понто-каспийских (в широком понимании) моллюсков тех видов или подвидов, эколого-морфологические свойства которых сформировались вне территории АЧБ и Каспийского моря (имеющих близкородственные виды или подвиды за пределами Понто-Каспийского бассейна). Таким в первую очередь является пресноводный подвид дрейссены *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771). Род *Dreissena* сформировался в пресных водах Восточного Средиземноморья не позже позднего миоцена, откуда его представители распространились по речным системам Эгейского бассейна, а затем проникли в Паннонский бассейн, где вселились в солоноватые воды [Старобогатов, 1994]. При этом вид *D. polymorpha* формировал в Понто-Каспии и Арале новые виды и подвиды при переходе через олигогалинный и мезогалинный барьеры [Андреева, Андреев, 2003]. Долгое время все современные пресноводные дрейссены, обладающие отчетливым килем, рассматривались как один вид и подвид — *D. polymorpha polymorpha*. Ревизия А. А. Львовой и Я. И. Старобогатова [1982] показала неоднородность данного таксона и существование в озере Охрид (Македония) отдельного вида — *Dreissena stankevichi* Lvova et Starobogatov, 1982. Впоследствии этот вид был идентифицирован в озере Преспа [Gelembiuk et al., 2006]. В коллекциях ЗИН РАН хранится серия экземпляров данного вида из озера Волви в Греции (судя по рабочим этикеткам, отделенная Я. И. Старобогатовым для последующего опубликования).

Впоследствии ревизия дрейссен с использованием молекулярных методов подтвердила обоснованность выделения не только *D. stankevichi*, но и ряда других видов и подвидов дрейссен в водах Восточного Средиземноморья [Gelembiuk et al., 2006]. Таким образом, современный нативный ареал *D. polymorpha polymorpha* следует ограничить АЧБ и реками Каспийского бассейна, однако очевидно, что ряд экологических свойств этого моллюска сформирован эволюцией в условиях, отличающихся от тех, в которых формировалось большинство понто-каспийских моллюсков. Широкое распространение вне территории АЧБ имеют также виды, родственные *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) [Bunje, 2005; Bunje, Lindberg, 2007].

Непосредственно в районах современного АЧБ происходило формирование ряда эндемичных пресноводных и солоноватовод-

ных видов и подвидов, родственных каспийским (родов *Caspiohydrobia*, *Euxinipyrghula*, *Turricaspia*, *Hypanis*, *Dreissena*). В настоящий момент большинство из них приурочено к пресным и олигогалинным водам АЧБ (низовьям рек и эстуариям), куда они были вытеснены вторжением соленых океанических вод и приспособленных к ним представителей средиземноморской фауны. При этом происходило вымирание подавляющего большинства мезогалинных видов. Так, из подрода дрейссен *Pontodreissena* еще в паннонском бассейне, осваивавших, в отличие от *Dreissena s.str.* (к которому принадлежит *D. polymorpha*) солоноватые воды, выжил лишь один вид, наиболее толерантный к опресненной среде, — *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897, в настоящее время «возвращающийся» в пресные воды [Андреева, Андреев, 2003].

В самом Каспийском море сохранились несколько групп видов каспийских моллюсков, разделенных соленостными барьерами. Часть каспийских видов, как и предполагала каспийская теория происхождения азово-черноморских реликтов, иммигрировали в плейстоцене в АЧБ, но они составляют относительно небольшую (для моллюсков) часть понто-каспийского комплекса в АЧБ [Анистратенко, 2003].

В современном АЧБ обитает ряд моллюсков, сформировавшихся непосредственно во внутренних водах (в отличие от видов, вытесненных в крупные реки и эстуарии при вышеуказанном осолонении, вызванном соединением со Средиземноморьем). Здесь следует различать группу с широким понто-каспийским распространением (пресноводные *Theodoxus*) и некоторые виды и подвиды родов *Fagotia*, *Microcolpia*, *Lithoglyphus* и *Borysthenia*, приуроченные к рекам и эстуариям Северо-Западного Причерноморья.

Несмотря на то, что характер распространения этих видов и некоторые черты их экологии сближают их с олигогалинно-пресноводными эндемиками АЧБ (см. ниже), история формирования данных групп различна. В связи с этим обычное для посвященной вселенцам литературы включение их в широкое понятие понто-каспийской фауны не вполне правомочно.

Как мы видим, пресноводно-эстуарные и солоноватоводные виды Понто-Каспийского региона являются совокупностью ряда разнородных экогеографических групп.

Рассмотрим способность этих групп к биологическим инвазиям.

Пресноводные эвригалинные виды *D. polymorpha polymorpha* и *Th. fluviatilis* являются наиболее успешными вселенцами среди автохтонных азово-черноморских моллюсков (в широком понимании). Оба вида широко эвригалинны, что позволяет им успешно осваивать различные типы континентальных вод, становясь массовыми видами в сообществах бентоса и обрастаний. Фактором, лимитирующим расселение, для них является кислородный режим, а для *Dreissena* также наличие планктонной личинки.

Оба вида к настоящему моменту освоили большую часть пресных и солоноватых вод Европы. Ранее они осуществляли масштабные палеоинвазии в европейских водах [Старобогатов, 1994; Bunje, 2005; Bunje, Lindberg, 2007], но в отличие от *Th. fluviatilis* дрейссена впоследствии вымерла в большей части завоеванного ареала, и в настоящий момент происходит ее повторная экспансия.

D. polymorpha polymorpha (здесь и далее речь идет о находках живых особей, в противном случае это специально отмечается) во время наших исследований были обнаружены в бассейнах Днепра, Южного Буга, Днестра, придунайских озерах (Китай, Ялпуг, Кагул, Катлабух), Березанском лимане и реке Березань, Дунае, Таганрогском заливе и Дону.

Как вселенец в СП она была также отмечена в реке Барабой [Сон, 2006в], озере Сасык, каналах и водохранилищах Днепра, каналах Крыма.

Th. fluviatilis был обнаружен в бассейнах Днепра, Южного Буга, Днестра, придунайских озерах (Китай, Ялпуг, Кагул, Катлабух), Дунае, Одесском заливе.

Как вселенец он был также отмечен в озере Сасык, каналах и водохранилищах Днепра, Симферопольском водохранилище и реке Черной.

Одновременно с фактами расселения можно говорить об исчезновении или сокращении числа местообитаний этих видов в отдельных бассейнах. Так, оба этих вида исчезли в Тилигульском лимане в результате его осолонения при соединении с морем. Как и многие другие виды, чувствительные к кислородному режиму, они исчезли в пойменных водоемах дельты Днестра после ее зарегулирования.

Важным признаком моллюсков данной группы, существенно отличающим их от большинства видов остальных понто-каспийцев, является их относительная толерантность к повышению температуры воды. Это лимитирующий фактор для большинства понто-каспийских видов, что было сформулировано и экспериментально подтверждено Ф. Д. Мордухай-Болтовским [1960].

При натуральных наблюдениях мы отметили выживание данных видов в Кучурганском лимане, превращенном в пруд-охладитель Кучурганской ГРЭС (в отличие от олигогалинно-пресноводных *Hypanis* и *Turricaspia*, также населявших ранее этот водоем). Возможно, это отличие связано не только с толерантностью к изменениям кислородного режима, но и с тем, что данные виды приспособились к обитанию в сообществах обрастаний, где *Dreissena*, достигая гораздо большей плотности, чем в бентосе, создает, будучи активным фильтратором, особый кислородный режим, компенсирующий последствия сброса подогретых вод.

Экспансия мезогаалинных видов Каспийского моря практически не отмечена. Упоминания о вселении *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 из дельты Волги в водохранилища Нижней Волги [Зинченко, Антонов, 2005], по-видимому, следует относить к *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994, обитающему в дельте Волги и отделенному от *Th. pallasi* именно в качестве пресноводной формы [Starobogatov и др., 1994]. Данный вид, несомненно, ближе к пресноводным формам, группирующимся вокруг *Th. fluviatilis*.

Явно ошибочным является и указание *Th. pallasi* из молдавского участка Днестра [Coadă, Popa, 2006]. Экспансия мезогаалинных видов, обитающих в АЧБ (*Caspihydrobia* spp. и *Th. pallasi*), также не отмечена.

В настоящий момент комплекс представлен в СП тремя видами.

Виды рода *Caspihydrobia* в период наших исследований не были обнаружены нами в живом состоянии. В Куяльницком лимане, откуда они указывались [Голиков, Старобогатов, 1966], практически исчезла малакофауна в связи с резким повышением солености в XX веке. Исследования небольшого опресненного участка в верховьях лимана (место впадения в лиман пересыхающей реки Большой Куяльник) показали присутствие в нем только вто-

ричноводных моллюсков рода *Planorbarius*. Вероятно, они смогли сохраниться в лимане в связи с тем, что в случае вымирания при изменениях солености могут снова заселяться в лиман из реки. В отличие от них *Caspihydrobia* spp., во-первых, являются мезогаалинными, а во-вторых, как и другие понто-каспийцы, не переносят пересыхания, что привело их к невозможности выживания при резких изменениях среды.

Обитания *Caspihydrobia* в Днестровском лимане, откуда они ранее указывались [Голиков, Старобогатов, 1966], в настоящий момент также не отмечено.

Вид *Th. pallasi* широко распространен в Азовском море и Молочном лимане [Анистратенко и др., 1999, 2000]. Кроме того, вид отмечен нами в приустьевом участке реки Обиточная (Запорожская область), но его распространение также ограничено узкой соленостной толерантностью.

Что касается олигогалинных и пресноводных видов Каспийского моря и плейстоценовых олигогалинных каспийских иммигрантов в АЧБ, их экспансия — крайне редкое явление. Единственным достоверно известным случаем является вселение в Таганрогский залив *H. glabra*.

Распространение каспийских иммигрантов в АЧБ — *Turricaspia bugensis* (Küster, 1852), *Turricaspia triton* (Eichwald, 1838), *Turricaspia variabilis* (Eichwald, 1838) — в новейшее время, по-видимому, не испытывало особых изменений. Попытки акклиматизации этих видов в водохранилища Днепра претерпели неудачу.

Многие виды олигогалинных и пресноводных миоцен-плиоценовых реликтов АЧБ являются вселенцами, активно осваивающими новые территории. Наиболее известными среди них являются *D. bugensis* и *Hypanis colorata* (Eichwald, 1829). Первый вид в настоящий момент широко расселился в водах Европы и Северной Америки [May, Marsden, 1992; Micu, 2004; Orlova et al., 2005]. Второй вселился в водохранилища Днепра [Биологические инвазии, 2004], Каспийское море, Среднюю и Нижнюю Волгу [Зинченко, Антонов, 2005]. Они и ряд других видов этого комплекса активно осваивают новые местообитания внутри естественного ареала.

Виды рода *Hypanis* в СП встречаются в некоторых черноморских лиманах (Днестровском, Днепровском, Бугском, Березанском), придунайских озерах (Ялпуг, Кагул, Китай, Катлабух),

устьях рек Южный Буг, Дунай, Днепр, Днестр, Таганрогском заливе и лиманах Приазовья.

Кроме вышеупомянутого *H. colorata*, в различное время отмечались факты проникновения некоторых других видов этого рода — *Hypanis pontica* (Eichwald, 1838), *Hypanis angusticostata* (Borsea, 1926), *Hypanis fragilis* (Milashevitch, 1908) — в водохранилища Днепра и озеро Сасык.

Вопрос об истории инвазии *D. bugensis* крайне запутан. Ее нативным ареалом, как правило, называют низовья Южного Буга, откуда она была описана [Журавель, 1967]. Ее вселение в Днепр и расселение по каскаду водохранилищ датируют тридцатыми — сороковыми годами XX века [Цееб и др., 1966]. Однако исследования малакофауны Днепровско-Бугского бассейна к моменту описания вида были фрагментарными, и два относительно схожих вида могли при них попросту не различаться.

В коллекциях ЗИН нами был обработан ряд коллекций, собранных в конце XIX — первой половине XX века, и среди них были обнаружены *D. bugensis*, собранные А. А. Браунером в дельте Днепра (озеро Белое, окрестности Херсона). При опубликовании данного материала В. А. Линдгольм [1908] привел дату сбора — 1899 г., отсутствующую в этикетке. Таким образом, *D. bugensis* уже присутствовала в бассейне Днепра практически в то же время, когда была описана из Южного Буга, что заставляет сомневаться в том, что этот вид чужероден для бассейна Днепра. Любопытно отсутствие данного вида в современной фауне бассейна Южного Буга.

Олигогалинные моллюски семейства Purgulidae в СП сохранились в придунайских озерах (Ялпуг, Кагул, Катлабух), Днестровском и Днепровско-Бугском лиманах, Таганрогском заливе, дельте Днепра.

За исключением единичной находки *Euxinipyrgula lincta* (Milashevitch, 1908) в реке Барабой [Сон, 2006а], нам неизвестны современные находки видов этой группы за пределами естественных ареалов.

Наряду с активным расселением отдельных видов наблюдается резкое сокращение числа занимаемых местообитаний и вымирание некоторых видов в отдельных бассейнах. Так, произошло полное вымирание видов этой группы в Кучурганском лиманах

не и пойменных водоемах Днестра; во всех реках, за исключением Днепра, ареалы видов данного комплекса сократились до небольшой приустьевой зоны.

Западнопричерноморские виды родов *Fagotia*, *Microcolpia*, *Lithoglyphus* имеют сходный характер распространения: Днестр, Дунай и придунайские озера (Кагул, Ялпуг), Южный Буг, Днепр.

Вид *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) проник в водохранилища Крыма и Нижней Волги [Миронов и др., 2002; Зинченко, Антонов, 2005], поднялся вверх по бассейну Днепра [Mastitsky, Samoilenko, 2006] и Дуная [Vaate et al., 2002].

Вид *Fagotia danubialis* Bourguignat, 1884 также проник в крымские водохранилища [Миронов и др., 2002].

Единственным фактом сокращения их местообитаний является исчезновение этих видов (как и всех рассматриваемых в данном разделе групп) в пойменных водоемах дельты Днестра.

Несколько отличается характер расселения видов рода *Borysthenia*. Указываемые ранее из бассейнов четырех крупнейших западнопричерноморских рек (Днепра, Дуная, Днестра, Южного Буга), в настоящий момент в живом состоянии они были обнаружены нами только в Днепре.

Вместе с тем сегодня наблюдается их расселение в новые бассейны. В 2004 г. вид *Borysthenia naticina* (Menke, 1845) был отмечен в Куйбышевском водохранилище Волги [Зинченко, Антонов, 2005]. Кроме того, мы определили данный вид в предоставленных нам пробах из озера Оброчного — места сброса теплых вод Тюменской ТЭЦ-1 (бассейн Оби).

Пресноводно-эвригалинные *Theodoxus spp.* отмечены в пресных и солоноватоводных континентальных водоемах СП — в низовьях Дуная, Днестра, Днепра, Южного Буга, в Днепровско-Бугском, Березанском, Днестровском и Кучурганском лиманах, в придунайских озерах.

Вне нативных ареалов *Theodoxus velox* V. Anistratenko in O. Anistratenko, Starobogatov et V. Anistratenko, 1999 был обнаружен в Каховском водохранилище [Кантор, Сысоев, 2005], а *Theodoxus danasteri* (Lindholm, 1908) — в озере Сасык [Сон, 2005b]. Это свидетельствует о принципиальной возможности дальнейшего расселения в пресных водах видов данного комплекса.

Причины различий в характере инвазий азово-черноморских реликтов

Различия в инвазионности различных представителей азово-черноморских реликтов крайне важны и для понимания процессов современного этапа фауногенеза, и для прогностических целей.

Рассмотрим подробнее факторы, являющиеся для них зоогеографическими барьерами.

Для всех рассматриваемых групп характерен в различных сочетаниях ограниченный набор факторов, сдерживающих их расселение: изолированность бассейнов, порожистые зоны, соленость, гидрологический тип биотопа, экологические ограничения, связанные с наличием планктонной личинки, специфические консортные связи (дрейсенофильность у *Caspia*).

Произошедшие антропогенные изменения экологических условий региона уменьшили действие лишь части этих барьеров и, наоборот, усилили действие отдельных лимитирующих факторов.

Наиболее важную роль в расселении фауны понто-каспийского региона сыграли зарегулирование стока нижних участков крупных рек, образование новых местообитаний (каналов, водохранилищ, участков рек с убыстренным течением), создание межбассейновых связей, намеренная акклиматизация, интенсификация речного судоходства.

В табл. 1 и 2 (с. 61 и 62) показаны совокупность зоогеографических барьеров для различных азово-черноморских реликтов и типы расширения ареала для тех видов, для которых они отмечены.

Мы видим, что среди азово-черноморских реликтов не отмечались как вселенцы те, для кого важны зоогеографические барьеры, нехарактерные для остальных: пресная вода для *Theodoxus euxinus* (Clessin, 1886) и мезогалинных видов или же специфические консортные связи для *Caspia* [Анистратенко, 2003].

Очевидна непосредственная связь между видоспецифичностью зоогеографических барьеров, антропогенными факторами и типами инвазий (см. схему на с. 62).

Данная схема демонстрирует нам ограниченный набор взаимосвязей. Первая из них (А) наблюдалась при вселении *Theodoxus*, *Hypanis* и *D. polymorpha polymorpha* в распресненное озеро Сасык. Такой путь расселения возможен для большинства азово-

черноморских реликтов, и в случае распреснения каких-либо мезогалинных участков лиманов или Черного и Азовского морей следует ожидать массового переселения в них подобных видов.

Вселение в реофилизированные участки (Б) отмечено пока только для *D. polymorpha polymorpha* и *Turricaspia*, но возможно также для многих других видов, и при гидростроительстве на водных объектах, для которых характерна гипоксия, такую возможность следует учитывать.

Вселение дрейссен и других олигогалинных и пресноводных понто-каспийцев в водохранилища (В) — достаточно распространенное явление. В то же время лимнизация (строительство каскадов водохранилищ) не ускоряет и, вероятно, даже замедляет внутриводоемное расселение реофильных *Fagotia*, *Lithoglyphus* и *Theodoxus*.

Таблица 1

Зоогеографические барьеры, действующие на различные группы азово-черноморских реликтов

Группы моллюсков	Зоогеографические барьеры							
	порожистые зоны	быстрое течение	межбассейновая изоляция	соленость воды			гипоксия	консортные связи
				пресная	олигогалинная	мезогалинная		
<i>Borysthenia</i>	+	-	+	-	-	+	+	-
<i>Caspia</i>	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>Dreissena bugensis</i>	+	+	+	-	-	-	+	-
<i>D. polymorpha polymorpha</i>	-	+	+	-	-	-	+	-
<i>Fagotia</i>	+	-	+	-	-	+	+	-
<i>Hypanis</i>	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>Lithoglyphus</i>	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>Theodoxus euxinus</i>	-	-	+	+	-	-	+	-
<i>Th. fluviatilis</i>	-	-	+	-	-	-	+	-
Остальные <i>Theodoxus</i>	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>Turricaspia</i>	+	+	+	-	-	+	+	-
Мезогалинные виды	+	-	+	+	-	-	+	-

Таблица 2
**Типы экспансии азово-черноморских реликтов
 в Северном Причерноморье**

Группы моллюсков	Типы расселения				
	вселение в опресненные водоемы	вселение в водохранилища	вселение в участки с искусственно убыстренным течением	межбассейновое расселение	расселение в новые участки бассейна
<i>Borysthenia</i>	-	-	-	+	-
<i>D. bugensis</i>	-	+	-	+	+
<i>D. polymorpha polymorpha</i>	+	+	+	+	+
<i>Fagotia</i>	-	-	-	+	+
<i>Hypanis</i>	+	+	-	+	+
<i>Lithoglyphus</i>	-	-	-	+	+
<i>Pyrgulidae</i>	-	+	+	-	-
<i>Th. fluviatilis</i>	-	+	-	+	-
Остальные пресноводные <i>Theodoxus</i>	+	+	-	-	-

Расселение реофилов может ускоряться при строительстве межбассейновых каналов (Г). При этом может происходить также расселение видов с планктонными личинками в сторону течения или с судами.

Переносом с судами объясняется и расселение видов с планктонными личинками после уничтожения порогов (Д). При этом происходит и саморасселение ряда реофильных видов, для которых пороги также являются зоогеографическим барьером.

Региональные аспекты экспансии моллюсков — ближних вселенцев

Направления экспансии моллюсков — ближних вселенцев.

К настоящему моменту на территории исследуемого региона выявлен ряд направлений экспансии моллюсков — ближних вселенцев (см. рис. 3):

⊙ Расселение понто-каспийских видов вдоль побережий АЧБ с дальнейшим проникновением вверх по руслу рек (*D. bugensis*, *D. polymorpha*, *Eu. lincta*, *H. pontica*, *H. colorata* и др.).

Одновременно с межбассейновыми перебросками происходит подъем видов вверх по руслу рек. Наиболее важным направ-

Взаимосвязь между зоогеографическими барьерами, антропоическими факторами и типами инвазии азово-черноморских реликтов

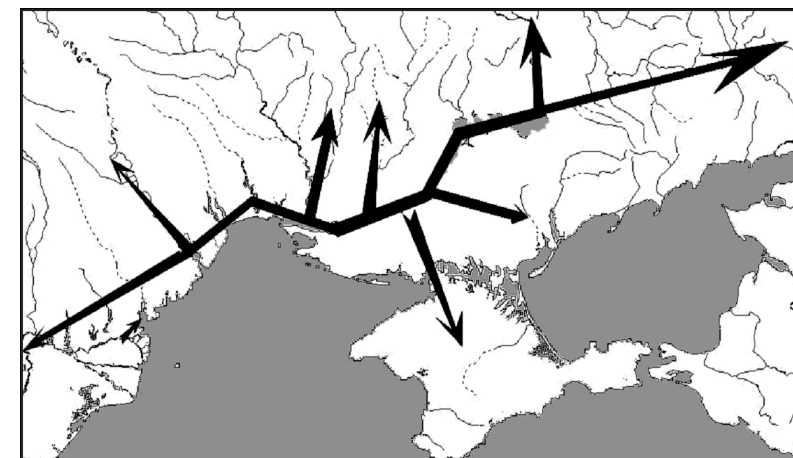


Рис. 3. Направления экспансии моллюсков — ближних вселенцев в Северном Причерноморье

лением является подъем вверх по течению Днепра, что связано с лимнизацией Днепра (превращение речного русла в каскад водохранилищ), предоставляющей понтно-каспийским видам нормальные для них биотопы и позволяющей избежать сноса течением видам с планктонными личинками.

2. В середине XX века произошло антропогенное нарушение зоогеографических барьеров, долговременно изолировавших гидрофауну Крыма, что придало ей обедненный островной характер. В отношении экспансии новых для полуострова видов водных моллюсков решающую роль сыграли акклиматизация в крымские водохранилища и строительство Северо-Крымского канала. В различных реках Крымского полуострова были обнаружены *D. bugensis*, *D. polymorpha*, *H. colorata*, *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758), *L. naticoides*, *Th. fluviatilis*, *F. danubialis*, *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758).

3. При строительстве канала Дунай — Сасык и вводе в действие Дунай-Днепровской оросительной системы произошло значительное опреснение озера Сасык и его соединение с Дунаем, и в результате в него смогли вселиться многие дунайские виды.

4. При строительстве в XX веке системы каналов, соединяющих Днепр с малой рекой Барабой (Нижнеднепровская оросительная система), произошла экспансия ряда видов беспозвоночных в Барабой и Барабойское водохранилище. Так как данные по фауне реки Барабой до строительства каналов отсутствуют, то достоверно говорить о количестве вселившихся видов невозможно, однако о факте местной инвазии свидетельствует наличие ряда видов, характерных для фауны крупных рек региона.

5. При исследованиях фауны малой реки Тилигул до недавнего времени не обнаруживались двустворчатые моллюски, что является вполне обычным для пересыхающих степных рек. В 2005 г., после зарыбления карповыми, в Котовском водохранилище были выявлены двустворчатые моллюски *Unio tumidus* Philipsson in Retzius, 1788, *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758), вероятно, занесенные при зарыблении на стадии паразитической личинки — глохидия.

Днепр и Нижнеднепровская оросительная система. Малая река Барабой во второй половине XX века была объединена системой каналов с дельтой Днестра в Нижнеднепровскую оросительную систему. Сама по себе река является пересыхаю-

щей, что препятствовало обитанию в ней ряда видов, отнесенных к крупным рекам.

В результате закачки воды из Одесского водоканала (водозабор из Днестра в окрестностях Беляевки) в Барабойское водохранилище и реку Барабой в последней сформировались поселения видов, характерных для крупных рек. Этому способствовал ряд антропогенных изменений русла реки.

Такие виды были обнаружены на нескольких антропогенно измененных участках реки Барабой — в Барабойском водохранилище и других искусственных водоемах на русле реки, а также на водосливных сооружениях.

Обычный для дельты Днестра вид *D. polymorpha polymorpha*, который в связи с особенностями своей экологии не способен обитать в пересыхающих водотоках и обладает планктонной личинкой (сносимой течением), не мог обитать в реке Барабой без сопутствующего антропогенного влияния на нее. В настоящее время вид обнаружен в Барабойском водохранилище, куда закачивается днестровская вода, и в водоеме, расположенном в низовье реки. Личинки дрейссены, попав с током воды через водоканал в Барабойское водохранилище, смогли закрепиться в нем и в лежащем ниже по течению водоеме, так как в этих местообитаниях снос вниз по течению невелик и значительная часть личинок может осесть на субстрат. Впервые в реке Барабой *D. polymorpha polymorpha* была отмечена нами в 2003 г. в нижнем течении (водоеме, лежащем возле впадения реки в море).

В водохранилище мы также встретили виды двустворчатых моллюсков *Unio spp.*, *Sphaerium rivicola* (Leach in Lamarck, 1818), *A. cygnea* (последний — и в вышеуказанном водоеме в низовьях реки), не обнаруженные нами на русловых участках реки и неизвестные в регионе из пересыхающих рек.

Другой вид рефугиума антропогенного происхождения в реке Барабой представляют канализированные участки с перепадами высоты дна, на которых река делает перепады. На таких участках формируются условия для обитания реофильных видов, а также видов, чувствительных к содержанию кислорода. На одном из таких участков нами были встречены *Eu. lincta* и *V. viviparus*, не встреченные на участках реки выше и ниже канализированных участков, где течение было слабее [2006a].

D. bugensis вселилась в бассейн Днестра первоначально через его верхний участок [Харченко, 1995], а затем спустилась вниз по течению. В настоящий момент она заселила дельту Днестра и Днестровский лиман. Отмечена в Кучурганском лимане [Филипенко, Лейдерман, 2006].

Дунай и придунайские водоемы. В конце 1960-х годов в Северо-Западном Причерноморье планировалось создание сплошной системы орошения между Дунаем и Днепром. Этот проект предполагал переброску дунайских вод через систему лиманов и лагун в междуречье Дуная, Днестра и Днепра в Днепровский лиман для обводнения земель засушливых областей юга Украины.

Первым этапом ее создания стало строительство Дунай-Днестровской оросительной системы. При этом было проведено опреснение озера Сасык (в проекте — водоема накопителя Дунай-Днестровской оросительной системы), бывшего до этого открытым лиманом, путем отделения его от Черного моря 14-километровой дамбой. Предполагалось, что соленая вода будет откачиваться в море, а пресная начнет подаваться по проектируемому каналу Дунай — Сасык. В дальнейшем оросительная система должна была захватить системы лагунных водоемов Дунай-Днестровского междуречья, что позволило бы сделать прямой выход данной системы в днестровский бассейн.

С 1981 г. были совершены попытки ввода в действие первого модуля системы (орошение водой из опресненного озера Сасык). Однако ожидаемые результаты не были достигнуты, и произошло орошение непригодной для этого солоноватой водой. Это привело к деградации ценных черноземов, подъему уровня грунтовых вод, засолению источников питьевой воды. В связи с произошедшей антропогенной катастрофой проект был признан ошибочным, и следующие его этапы не были воплощены в жизнь [Круглякова, Степанов, 1993].

Таким образом, в результате реализации неудавшегося проекта связь Дунайского и Днестровского бассейнов не была достигнута. Несмотря на это, произошло понижение солености озера Сасык и его соединение с Дунаем, что привело к вселению в него из Дуная ряда пресноводных видов: *H. colorata*, *Hypanis jalpugensis* (Borcea, 1926), *H. angusticostata*, *H. fragilis*, *H. pontica*, *D. polymorpha polymorpha*, *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), *U. tumi-*

us, *Anodonta zellensis* (Gmelin, 1791), *A. cygnea*, *Colleopterum piscinale* (Nilsson, 1822), *Colleopterum subcirculare* (Clessin, 1873), *Th. fluviatilis*, *Th. danasteri*.

Примечательным фактом является изменение состояния озера Сасык под влиянием отложения пустых раковин вселившихся в него двустворчатых моллюсков (*Hypanis*, *Dreissena*). Вселившись в водоем, эти моллюски дали вспышки численности. До закрытия лимана ракушь из его прибрежных участков регулярно вывозилась, что предотвращало обмеление — и, следовательно, зарастание водоема. После строительства дамбы вывоз запретили, что привело к накоплению на дне слоев раковин. В результате прибрежная зона юго-западной части водоема заросла тростником, и данные участки превратились в плавни [Н. А. Иванова, устное сообщение].

В отношении ряда видов вторичноводных брюхоногих моллюсков, также обнаруженных в озере Сасык (семейства Vulinidae, Lymnaeidae, Planorbidae), судить об инвазионном статусе затруднительно, так как эти виды могли и ранее обитать в опресненных участках лимана — в местах впадения рек Когильник и Сарата.

Интересным феноменом является присутствие в озере Сасык видов, отсутствующих в канале Дунай — Сасык и на прилегающих к нему участках плавней. Так, например, в водохранилище распространены виды рода *Hypanis*, в русле Дуная представленные только видом *H. pontica*. Ближайшим местом их обитания являются придунайские озера. Это может быть объяснено водообменом между Дунаем и придунайскими озерами: попадая в русло Дуная, большая часть личинок, по-видимому, гибнет, не найдя подходящих условий для выживания во взрослой стадии. Из русла Дуная личинки могли заноситься в Сасык с током дунайской воды и образовывать устойчивые популяции в данном водоеме, сходном по условиям обитания с придунайскими озерами.

В настоящее время дальнейшее проникновение дунайских видов через Сасык в верхнюю часть Дунай-Днестровской оросительной системы (каналы и зарегулированные русла рек Когильник и Сарата) затруднено, так как акклиматизанты в Сасыке представлены главным образом видами, чувствительными к содержанию кислорода, что препятствует их проникновению в вышеуказанные зарегулированные водотоки.

Бассейн Сухого лимана. В июле 2006 г. на участке с быстрым течением малого водотока, являющегося остатком реки, ранее впадавшей в Сухой лиман (см. с. 22), было обнаружено поселение *D. polymorpha polymorpha*. Вид был представлен исключительно ювенильными особями, часть которых еще не перешла к неподвижному образу жизни (с прикреплением к субстрату с помощью биссусных нитей). Раковины взрослых особей в водотоке и его окрестностях отсутствовали. Моллюски располагались на поверхностях погруженных в воду камней.

В изученном регионе эта находка является единственным случаем вселения дрейссен в русловой участок малого водотока. Участок, на котором был обнаружен вид, отличается более высокой скоростью течения, чем другие участки водотока, поскольку при прохождении водотока через трубы под мостом искусственно убыстряется течение. Выше моста водоток запружен и превращен в полупроточный водоем. Мы уже отмечали присутствие вселенцев — как ближних, так и дальних — на антропогенно измененных реофильных участках малых водотоков. Обобщая эти случаи, мы можем говорить о таком типе биотопа как об особом, впервые выделяемом типе рефугиума, для которого характерна повышенная инвазибельность. Это ставит данный тип водоема в один ряд с ранее известными типами биотопов с повышенной инвазибельностью — водохранилищами и прудами-охладителями.

Крым и оросительная система Северо-Крымского канала. Гидрофауна Крымского полуострова по характеру является островной, что обуславливает ее относительную бедность и эндемизм [Пузанов, 1927]. Вплоть до середины XX века в полной мере сохранялось действие зоогеографических барьеров, изолировавших ее от гидрофауны континентальной Украины.

При описании экспансии новых для полуострова пресноводных видов [Стадниченко, 1979] решающая роль в заселении вод Крыма новыми видами отводится строительству оросительной системы Северо-Крымского канала, по которому моллюски могли проникать в Крым из бассейна Днепра.

Однако про большую часть континентальных видов, попавших в Крым, известно, что они проникли сюда путем намеренной акклиматизации (зачастую неконтролируемой). Это *V. vitiparus* и *Sphaerium* sp., которые были завезены в Крым И. И. Пу-

зановым в 1949 г. [Цееб, 1965], *Cincinna piscinalis* (O. F. Müller, 1774), *Th. fluviatilis*, *L. naticoides*, *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758), *S. rivicola* (последние два вида, возможно, повторно завезены П. А. Журавлем в 1955 г.). Вероятно, с интродукцией в водохранилища Центрального и Южного Крыма связано вселение *F. danubialis* и *L. stagnalis*.

О вселении же через Северо-Крымский канал можно с уверенностью говорить только в отношении трех видов: *D. bugensis*, *D. polymorpha*, *H. colorata* [Стадниченко, 1979]. Находки в данном канале Unionidae, также объясняемые А. П. Стадниченко [1979] вселением из Каховского водохранилища, можно с большим основанием объяснить заселением из соединенных с каналом степных крымских рек, имеющих историческую связь с бассейном Дона [Пузанов, 1927], где они отмечались до строительства канала.

В континентальной Украине система орошения Северо-Крымского канала из природных водотоков соединяется только с малой рекой Каланчак, впадающей в Каланчакский лиман (залив). При исследованиях этой реки не были выявлены видов, характерные для Днепра, которые не могли бы быть автохтонными для нее.

Глава 4

Ретроспективный зоогеографический анализ биологических инвазий в Северном Причерноморье

Континентальные воды рассматриваемого региона относятся к двум крупнейшим зоогеографическим областям — Палеарктической области (ПО) и Понто-Каспийской солоноватоводной области (ПКСО) [Старобогатов, 1970].

ПО охватывает Северную Евразию и Северо-Западную Африку, за исключением Каспия, лиманов Черного и Азовского морей, Байкала, бассейна Амура. Украинская часть относится к Европейско-Сибирской подобласти.

ПКСО включает Каспийское море, лиманы и низовья рек Черного и Азовского морей. По некоторым данным, в нее также следует включать ряд реликтовых озер в Македонии, Греции, Италии, Иране, Ираке, Центральной и Западной Турции [Анistrатенко и др., 2006].

Особое место в СП занимает Крымский полуостров с обедненной островной фауной. Хотя по месту расположения его логично было бы отнести к ПКСО, в нем до двадцатого века практически отсутствовала реликтовая понто-каспийская фауна. Это вызвано тем, что его отделение и изоляция от низовий бассейнов Днестра и Дона (с точки зрения водной зоогеографии он не полуостров, а остров) произошли раньше, чем туда была вытеснена из моря понто-каспийская фауна, так что Крым следует считать изолятом фауны Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики. Вместе с тем в гидрофауне Крыма присутствует ряд азиатских и средиземноморских элементов, но специально Крым в крупных зоогеографических классификациях не рассматривали.

На основании многолетних исследований биологических инвазий в ОФ ИнБЮМ была создана база данных по инвазивным видам, легшая в основу капитальной сводки по биологическим инвазиям в водных экосистемах рассматриваемого региона [Alexandrov et al., 2007]. В ней нами была проанализирована зоогеогра-

фия первых встреч дальних и ближних вселенцев — как моллюсков, так и других групп.

Подавляющее большинство дальних вселенцев при экспансии во внутренние воды АЧБ вселилось и распространилось в пределах водоемов ПКСО. Небольшая часть из них поднялась также вверх по течению в Средний Днепр (Дунайско-Донская провинция ПО). Небольшая часть вселилась в Крым.

Некоторые виды проникли в верхние части Днепровского каскада из Северной Европы. Эти виды, характерные для Балтийской провинции ПО, вероятно, проникли в днепровский бассейн по системе каналов, соединяющих его с Балтикой. Однако их проникновение вниз по течению в Понто-Каспийскую солоноватоводную область не отмечено.

Из последней области шло проникновение многих понто-каспийцев в Европейско-Сибирскую подобласть ПО. Преодоление данной зоогеографической границы осуществлялось гидробионтами по руслу Днестра после ликвидации порожистой зоны между Днепропетровском и Запорожьем, а также вследствие активизации речного судоходства, строительства каналов, водохранилищ и намеренной акклиматизации. Это привело к дальнейшему расселению по Европейско-Сибирской подобласти — в Средний Днепр (оттуда в Дон, затем в Волгу) и Верхний Днепр (оттуда в Балтийский бассейн и Западную Европу).

Помимо поднятия гидробионтов по Днепру шло их проникновение и в Крым. После открытия Северо-Крымского канала, а также в результате акклиматизации кормовых беспозвоночных в ряде водохранилищ, на полуостров, наряду с представителями понто-каспийской фауны, смогли переселиться виды с широким распространением, такие как моллюски *V. viviparus*, *S. corneum*, *S. rivicola*, а также некоторые ракообразные. Несмотря на то, что основной ареал этих видов расположен в Европейско-Сибирской подобласти, в Крым они также попали из ПКСО, где проходит южная граница их распространения.

Комплексный анализ биологических инвазий всех таксономических групп показал значительное сходство характера экспансий моллюсков и других групп водных беспозвоночных.

Из фактографического материала, изложенного в предыдущих разделах, мы видим, что обмен видами моллюсков меж-

ду зоогеографическими областями в СП происходит с помощью ограниченного числа инвазионных коридоров (рис. 4).

Вторжение в Понто-Каспийскую солоноватоводную область из Палеарктической происходит через бассейн Дуная или морским путем через эстуарии северо-западной части Черного моря (данный путь проникновения пригоден и для видов, вселяющихся из других зоогеографических областей). Вторжение же в Палеарктическую область из Понто-Каспийской солоноватоводной происходит через Днепровский каскад водохранилищ и интегрированные с ним системы каналов. При этом «вход» и «выход» из Понто-Каспийской солоноватоводной области географически разобщены и в большой степени изолированы. Единственным путем их прямого сочленения является вселение морским путем через эстуарий Днепра и подъем вверх по течению. До сих пор подобной ситуации в отношении моллюсков не наблюдалось, что объясняется проблемами в расселении вверх по течению эстуарных видов, переносимых судами.

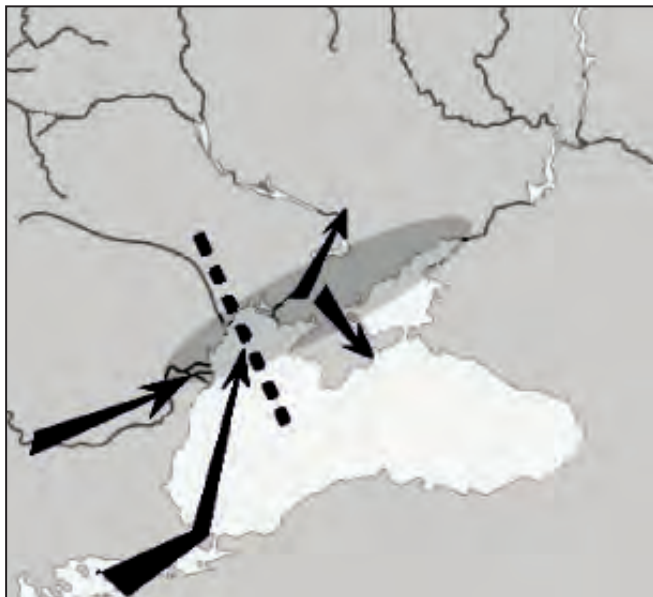


Рис. 4. Направление обмена видами между Понто-Каспийской солоноватоводной областью и смежными зоогеографическими единицами

Единственный пример непроизвольного обмена малакофауной между Днепровско-Бугским бассейном и другими крупными речными бассейнами внутри Понто-Каспийской солоноватоводной области — широкая межбассейновая экспансия *P. jenkinsi* — относится к широко эвригалинному виду, способному производить экспансию вне речной сети. Такой тип экспансии, характерный также для представителей других систематических групп, формирует отдельный инвазионный коридор, способный связывать Южный, Центральный и Северный европейские инвазионные коридоры. Этот коридор состоит из цепочки пресных и солоноватоводных участков лиманов, эстуариев, лагун, озер, низовий рек и ручьев, прибрежных временных водоемов.

При всем вышесказанном, обмен видами — обитателями Понто-Каспийской солоноватоводной области между крупными речными бассейнами СП нередок, но он осуществляется преимущественно по межбассейновым связям, проходящим в Палеарктической области. Вслед за данным обменом дальнейшая экспансия может происходить не только в воды Палеарктической области (проникновение *L. naticoides*, *B. naticina* и *Dreissena spp.* из Днепра через Дон в Волгу с дальнейшим проникновением вверх по течению), но и вниз по течению в новые участки Понто-Каспийской области. Примером может служить вселение *D. bugensis* из палеарктической части бассейна Днепра в соответствующие участки Дона, Днестра и Дуная с последующим проникновением в их нижние участки.

Глава 5

Проблемы прогнозирования экспансии чужеродных моллюсков в Северное Причерноморье

Возможности анализа инвазивности вида до вселения

Вопрос о возможности прогнозирования биологических экспансий и их последствий крайне актуален и имеет экономическое значение. Экономическая необходимость контроля биологических инвазий вызывает потребность в разработке точных (формализованных) методик прогнозирования.

Основными направлениями применения формализованных подходов являются выделение потенциально инвазивного вида, прогнозирование характеристик экспансии, моделирование воздействия на экосистему. При рассмотрении данного вопроса часто искусственно преувеличиваются возможности влияния вселенца на экосистему в рамках прямых консортных связей — конкуренция, хищничество, паразитизм и др. Это делает крайне привлекательным использование формальных экологических законов: моделей «паразит — хозяин», «хищник — жертва», принципа конкурентного исключения Гаузе и других концепций математической экологии. Как известно, все эти концепции имеют преимущественно теоретическое значение и при использовании в анализе биологических инвазий не выдерживают испытания эмпирическими данными [Миркин, Наумова, 2002]. Востребованность аналитического аппарата в области биологии инвазий требует рассмотрения принципиальной возможности прогностической оценки различных аспектов инвазии.

В одной из последних сводок, обобщающих возможности и пути анализа биологических инвазий [Stohlgren, Schnase, 2006], приводятся вычлененные в большинстве публикаций, посвященных проблеме анализа биологических инвазий, основные черты вида, изначально определяющие его успешную инвазию:

- ⊙ наличие особенностей, способствующих ускоренному расселению (планктонная личинка, приспособленность к анемохории или биохории, зооспоры);
- ⊙ быстрое развитие и достижение репродуктивного возраста;
- ⊙ небольшое количество врагов в инвазионном ареале;
- ⊙ высокая продуктивность.

Рассмотрим подробно эти черты.

Говоря о первом из упомянутых пунктов — предрасположенности к расселению, следует заметить, что эту составляющую трудно выделить как специфическую черту инвазивных видов, так как способность к расселению является одним из основополагающих свойств живых организмов. Любой вид изначально обладает свойствами, позволяющими ему освоить территорию, достаточную для формирования стабильного поселения.

Более того, вид, отличающийся от соседствующих с ним в нативном ареале видов меньшими темпами расселения и масштабами распространения, далеко не всегда будет менее успешным вселенцем в приобретенном ареале. Слишком высокие темпы расселения на первых стадиях инвазии (особенно при небольшом количестве особей в расселительной группе) увеличивают риск неудачи вселения. Формирование устойчивого поселения особенно важно для видов с половым размножением, так как при изначально быстром расселении вселившихся особей уменьшается шанс встречи с половым партнером. В случае же раздельнополости этот аспект становится одним из определяющих успех инвазии факторов.

Таким образом, по отношению к вселенцам более корректно говорить о преимуществах или недостатках отдельных типов расселения.

Эту проблему в применении к двустворчатым моллюскам в прошлом веке рассматривал М. С. Гиляров [1970], но поскольку проблема экзотических видов-вселенцев в континентальных водах приобрела особую актуальность позднее, данная работа не получила продолжения.

В условиях рассматриваемого региона наиболее важными характеристиками вида при его расселении являются его размеры, расселительная стадия (взрослый организм, личинка, кладка и т. д.), приуроченность к солонности и температурному режиму, приспособленность к высыханию.

Для большинства моллюсков — обитателей континентальных вод характерно отсутствие планктонных личиночных стадий, что связано с наличием в водотоках одностороннего течения. Как уже упоминалось выше, планктонные личинки сохранены главным образом видами, близкими к морской фауне (такими, например, как Dreissenidae и Limnocardiidae). Такие виды в качестве вселенцев по типам расселения близки к вселенцам в морские экосистемы.

Среди известных в рассматриваемом регионе экзотических видов планктонными личинками обладают только строго солоноватоводные *H. glabra* и *M. leucophaeata*. Для обоих этих видов мы предполагаем расселение путем наутилохории. Несмотря на то, что эти виды при первичном расселении преодолели большие расстояния, возможности их вторичного расселения крайне ограничены. По сути дела, их вторичное расселение путем естественной дисперсии ограничено островными участками солоноватых вод, прилегающих к соответствующим портам. Вполне возможно и дальнейшее занесение этих видов в другие порты, находящиеся в солоноватых устьевых областях рек (Николаевский, Херсонский, Южный, Ильичевский и т. д.), но и в таком случае данные виды не смогут сформировать сплошной инвазионный ареал, а будут представлены цепочкой местообитаний островного характера.

Другим типом расселительной личинки обладают некоторые крупные двустворчатые моллюски, являющиеся обитателями пресных вод. Крупные двустворчатые моллюски, представленные среди экзотических видов рассматриваемого региона видом *S. woodiana* (Unionidae), обладают расселительной личинкой, способной прикрепляться к рыбам или амфибиям [Гуляров, 1970; Watters, 1997b]. Наиболее распространенной разновидностью такой личинки является глохидий [Гуляров, 1970]. Глохидий активно подплывает к пресноводным рыбам, выступающим хозяевами-переносчиками, и, прикрепляясь к ним, во время расселения ведет с хозяином паразитический образ жизни. Такой путь расселения позволяет крупным малоподвижным двустворкам расселяться синхронно с хозяином. Возможности расселения таких видов напрямую зависят от способности к расселению видов-хозяев. Так как хозяева униионид — карповые рыбы, являющиеся важными объектами рыбного хозяйства, направления их расселения формируются в первую очередь хозяйственной деятельностью человека.

Большинство же других видов-вселенцев, отмеченных в рассматриваемом регионе, расселяется преимущественно на зрелых стадиях развития. Такой путь расселения на стадии первичного вселения, безусловно, связан с переносом человеком (намеренный перенос, перенос на днищах судов, перенос с транспортируемыми грузами или другими видами).

При этом дальнейшее расселение подобных видов, не имеющих подвижной личиночной стадии, происходит путем естественной дисперсии или (и) зоохории. Здесь существенную роль играют размеры и вес организмов. Например, мелкие легкие моллюски (преимущественно живущие на мелководьях) могут расселяться птицами и млекопитающими, прикрепляясь к телу или увязая в прилипшем к конечностям грунте. Виды, обитающие в открытых частях речного русла и прикрепляющиеся к растениям (или откладывающие на них кладки), часто сносятся вниз по течению.

Кроме того, снос по течению ускоряет расселение видов, обитающих в пойме и затонах, во время паводка. Крупные моллюски, которые не могут быть перенесены путем зоохории, ограничены в своем вторичном расселении водной сетью (за исключением разнообразных типов антропохории).

Рассмотрев связь приспособлений вида к расселению, мы видим, что ценность быстрого развития и достижения репродуктивного возраста для успешности экспансии также нельзя абсолютизировать, поскольку расселение видов с ювенильными расселительными стадиями происходит именно до достижения репродуктивного возраста.

Наличие и количество врагов в инвазионном ареале, безусловно, является важным фактором, но из всех возможных лимитирующих факторов — наименее пригодным к анализу, так как предсказать совокупность возможных консортных связей практически невозможно. Если в отношении трофических связей часто можно сделать ряд догадок, основанных на личном опыте исследователя и эмпирических знаниях о трофических связях близких по экоморфологии автохтонных видов, то совокупность негативных симбиотических связей (паразитизма, аменсализма) на нынешней стадии изученности данных связей у автохтонных видов предсказать практически невозможно.

С другой стороны, инвазивный вид часто имеет некоторые преимущества перед автохтонными видами, будучи временно выключенным из ряда негативных консортных связей — например, не принеся с собой собственных паразитов и некоторое время не приобретая новых (так называемый паразитологически чистый вселенец). Либо, наоборот, принеся в новую экосистему паразита, более опасного для близких местных видов, не прошедших с этим паразитом длительной стадии коэволюции. Однако данные ситуации определяются не столько свойствами вселенца в нативном ареале, сколько его ролью нового элемента в ареале инвазионном. Таким образом, фактор врагов в инвазионном ареале хотя и может быть эмпирически предсказан в отдельных ситуациях, но не может являться составляющей унифицированного научного анализа.

Наконец, крайне часто одним из наиболее способствующих инвазии факторов априори называют высокую плодовитость. По нашему мнению, данный тезис не выдерживает критики, так как плодовитость в живой природе эволюционно коррелирует с другими показателями жизненной стратегии, в частности, с размерами организма и свойствами репродуктивной стратегии, определяющими выживаемость потомства. Говорить о предпочтительности для вселенца жизненной стратегии с высокой плодовитостью и высокой смертностью потомства также невозможно. Безусловно, подавляющее число видов животных-вселенцев обладает такой стратегией, но это связано с тем, что она является превалирующей у беспозвоночных и низших позвоночных, а эти группы представлены большим числом видов, чем высшие позвоночные. При этом небольшое, казалось бы, количество высших позвоночных, для которых отмечены факты инвазий, составляет гораздо более весомую долю в также небольшом количестве видов этих групп в мировой фауне, чем доля других видов-вселенцев в огромной мировой фауне беспозвоночных и низших позвоночных.

Даже среди вселенцев — беспозвоночных и рыб доля видов с различными типами защиты потомства (живорождение, яйцеживорождение, забота о потомстве и др.) гораздо выше, чем в целом в мировой фауне. В частности, из рассматриваемых нами видов экзотических моллюсков часть видов (*Corbicula spp.*, *M. tuberculata*, *Th. granifera*) представляют именно эту стратегию.

Учитывая все вышеизложенное, мы видим, что черты, традиционно выделяемые как способствующие успешной инвазии, в действительности являются лишь составляющими целостных (зачастую противоположных), в равной мере успешных жизненных стратегий. Это делает бессмысленными попытки описания или предсказания «идеального инвазивного вида».

Возможности анализа инвазительности региональной экосистемы

В упомянутой выше сводке [Stohlgren, Schnase, 2006] приводятся основные типы зон с повышенной инвазительностью: тропические острова; зоны с низким видовым разнообразием; нарушенные местообитания; участки, смежные с уже подвергшимися инвазии; участки с высоким уровнем транспортировки и торговли чужеродными видами. Подобными зонами для рассматриваемого региона являются солоноватоводные водоемы (как зоны с низким видовым разнообразием) и нарушенные водные биотопы. Территории, смежные с зонами инвазии и инвазионными коридорами, мы рассмотрим ниже.

Вопрос об эстуарных видах-вселенцах и причинах их успешной экспансии неоднократно рассматривался в литературе [Lee, Bell, 1999; Paavola et al., 2005; Nehring, 2006]. Среди основных тезисов следует назвать возможность экспансии как в опресненные морские, так и в континентальные воды, частое расположение крупных портов в устьях рек (регионов их обитания), вследствие этого — возможность сочетать в процессе инвазии пути расселения, свойственные и морским, и пресноводным видам. Результатом вышеперечисленного является массовая экспансия эстуарных видов в континентальные водоемы Евразии и обеих Америк [Carlton, 1992; Vaate, 2002; Gollasch, Nehring, 2006].

С другой стороны, солоноватоводные водоемы, как правило, бывают представлены цепочкой изолятов вдоль морского побережья, и возможности вселения в них далеко не одинаковы. Точно так же различны возможности вселения в нарушенные местообитания, и, как и в первом случае, важную роль в этом играет их мозаичность и частая изоляция друг от друга.

Система прогнозирования инвазий, построенная на основании анализа потенциальных векторов вселения

Из вышеизложенного мы видим, что прогнозирование инвазий на основании биологических свойств вида в нативном ареале имеет серьезные недостатки в связи с невозможностью охвата при прогнозировании всего их разнообразия. Однако такой подход используется с целью рассмотрения (пусть и с разных сторон) только одного аспекта вселения — способности вида к формированию постоянного поселения в экосистемах водоема-реципиента.

В настоящей работе мы стараемся рассмотреть возможность системы прогнозирования инвазий, в основании которой лежит способность вида к образованию вице-популяции (расселительной группы) в среде, способной транспортировать его за пределы нативного ареала.

Преимущества данного подхода следующие:

- ⊙ разнообразие типов транспортирующих сред ограничено;
- ⊙ разнообразие условий внутри разных типов транспортирующих сред также ограничено;
- ⊙ вследствие этого для каждого типа транспортирующей среды способствовать успешной инвазии будет ограниченный набор биологических свойств;
- ⊙ транспортировка «инвазионно опасных» сред связана с деятельностью человека, а следовательно, проще прогнозировать пути и механизмы транспортировки, вычленять возможные регионы обитания потенциальных вселенцев и вероятность попадания видов-вселенцев в конкретные экосистемы с повышенной инвазибельностью.

Каков на нынешний момент набор транспортирующих сред, актуальных для первичной (из нативного ареала) транспортировки водных моллюсков в рассматриваемый регион?

В первую очередь следует назвать:

- ⊙ среды, связанные с судоходством (балластная и питьевая вода, днище и толща корпуса судна);
- ⊙ организм-хозяин;
- ⊙ искусственные биотопы, специально приспособленные для транспортировки вида.

Рассмотрим подробно эти варианты. Как уже говорилось, водные моллюски могут переноситься судами (наутилохория), предоставляющими для поселения четыре основные среды: внешняя поверхность корпуса (пример использования — *Dreissenidae*), толща корпуса (*Teredinidae*) в балластной (*Dreissenidae*, *Hypanis*) или питьевой воде (вероятно, *Potamopyrgus*).

Для всех четырех сред характерно ограниченное разнообразие экологических условий. Вследствие этого мы легко можем вычленить ряд экологических черт, характерных для видов, способных образовать вице-популяцию в этих средах.

На поверхности корпуса могут переноситься виды, способные к длительному закреплению на твердом субстрате: сессильные организмы, подвижные организмы, способные к длительному прикреплению к субстрату, и организмы, прикрепляющие кладки на твердый субстрат.

В толще корпуса могут поселяться сверлящие организмы.

В балластной воде и питьевой воде могут обитать планктонные виды либо мелкие виды, держащиеся у поверхностной пленки воды (захватываемые при заборе воды).

Кроме того (за исключением видов, переносимых на стадии кладок), виды, переносимые во всех этих типах сред, должны либо дышать растворенным в воде кислородом, либо выдерживать временное отсутствие кислорода.

Виды, переносимые в организме хозяина, обладают изученным комплексом свойств эндо- или эктобионтов.

Наибольшим разнообразием отличаются специальные среды, предназначенные для транспортировки живых организмов, но в этом случае достаточно легко прогнозируются некоторые свойства видов, перевозимых с разными целями, а также видов, способных спонтанно проникать в данные среды.

В настоящий момент для рассматриваемого региона актуально рассмотрение следующих групп видов:

- ⊙ декоративные аквариумные виды;
- ⊙ функциональные аквариумные виды;
- ⊙ виды, спонтанно расселяющиеся в аквариумах;
- ⊙ съедобные виды, предназначенные для аквакультуры.

В процессе глобализации для данного региона, безусловно, будут становиться актуальными и другие источники инвазии — на-

пример, связанные с использованием живых морепродуктов специализированными ресторанами и с их транспортировкой. Этот источник инвазии уже стал довольно существенным для многих западных стран [Chapman, 2003].

Рассмотрим предполагаемый набор свойств данных групп в отношении моллюсков.

Очевидно, что декоративные аквариумные моллюски должны эффективно выглядеть (что, как правило, выражается в крупных для моллюсков размерах), обладать способностью к обитанию в стоячей либо слабопроточной водной среде и давать возможность контроля численности.

Функциональные аквариумные виды, вводимые в культуру для очищения стенок аквариума и поедания остатков пищи, недооцененной другими обитателями аквариума, должны обладать рядом черт, обеспечивающих возможность поселения в различных типах аквариумов. Это небольшие размеры, способность к обитанию как в аэрированном, так и в неаэрированном, как в подогреваемом, так и в неподогреваемом аквариуме, способность воспроизведения в вышеперечисленных условиях.

Виды, спонтанно расселяющиеся в аквариумах, в первую очередь должны обладать рядом свойств, препятствующих контролю их численности. Это высокая плодовитость и постоянный скрытый образ жизни большей части особей (который может обеспечиваться малыми размерами, скрытностью ювенильных особей или кладок, поведенческими реакциями взрослых особей). Учитывая, что переселение из аквариума в аквариум либо сохранение в аквариуме при чистках предполагает быстрое восстановление численности из небольшого числа особей, гермафродиты при этом будут иметь серьезные преимущества перед облигатно разнополыми видами, а виды, способные к нерекombинативной репродукции, — перед рекомбинирующими видами. Среди инвазий таких видов наиболее значительна пантропическая экспансия моллюсков семейства Thiaridae, сопряженная с торговлей аквариумными растениями [Madsen, Frandsen, 1989].

Видовой состав моллюсков, вводимых в аквакультуру в пищевых целях, при налаженной системе законодательства известен заранее и не требует прогностического анализа.

Прогнозирование первичных и вторичных биологических инвазий моллюсков в исследуемый регион

Используя вышеизложенный подход прогностического анализа, предпримем попытку прогноза первичных и вторичных биологических инвазий моллюсков в исследуемый регион, а затем сравним полученный результат с реально осуществленными инвазиями.

Для начала проведем анализ возможности первичного (непосредственно из нативного ареала) вселения экзотических моллюсков в СП отдельно для каждой из транспортирующих сред.

1. Поверхность корпуса судна. Перенос на внешней поверхности корпуса возможен для видов, способных к длительному закреплению на твердом субстрате. Возможность такого переноса ограничена лимитирующими факторами внешней среды вокруг судна, в первую очередь соленостью и током воды. Учитывая ограниченный круг возможностей попадания и закрепления на таком субстрате, мы видим крайне малую вероятность переноса таким способом пресноводных и солоноватоводных видов моллюсков морским путем в исследованный регион. Для этого необходимо сочетание многих факторов: широкой эвригалинности (от слабосоленовой до океанической) для прохода через воды внутренних европейских морей, приспособленности к долговременному преодолению тока воды, способности к колонизации через планктонную и перифитонную стадии. Из моллюсков, способных обитать в пресных или солоноватых водах, данными свойствами обладают главным образом дрейссениды и митилиды — две группы водных двустворок с ярко выраженными признаками конвергенции. Преодоление расстояния от эстуариев ближайших нативных ареалов широко эвригалинных моллюсков данных групп до эстуариев СП в течение одного рейса маловероятно.

В настоящий момент реальным путем первичного вселения моллюсков в рассматриваемый регион на корпусе судна является речное судоходство. В регионе есть пять рек с судоходными участками — Дунай, Днепр, Днестр, Южный Буг, Дон. Из них две — Днестр и Южный Буг не имеют на судоходных участках соединений с другими речными бассейнами.

В бассейнах Днестра и Южного Буга нет локальных видов, присутствующих в нем и отсутствующих в других судоходных бассейнах региона, которые были бы способны к транспортировке на поверхности судна и преодолению участка Черного моря между их эстуариями и другими устьевыми областями региона.

В бассейне Дона аналогичные виды тоже отсутствуют, но река имеет соединение с судоходным участком Волги и через него с Каспийским морем.

Как видно из комплекса свойств, обязательных для вида, способного к транспортировке на поверхности корпуса, инвазии с помощью данной среды через речную сеть могут производить sessильные виды и виды — представители литореофильного комплекса, приспособленные к закреплению на субстрате. Таковыми в Нижней Волге и Каспии являются Dreissenidae.

Часть каспийских дрейссен — *Dreissena caspia caspia* Eichwald, 1855, *Dreissena elata elata* (Andrusov, 1897) на сегодняшний день, по-видимому, вымерли.

Моллюсками, первичную экспансию которых можно ожидать на днище судов через Дон, являются *Dreissena polymorpha andrusovi* (Brusina in Andrusov, 1897) и *Dreissena rostriformis* (Deshayes, 1838).

В судоходных частях Днепра и Нижнего Дуная отсутствуют моллюски-автохтоны, способные к транспортировке на днище судна и не встречающиеся в других судоходных реках региона.

Как уже отмечалось выше, Дунай объединен каналами с большинством крупных речных бассейнов Центральной и Западной Европы. Этот факт, казалось бы, предполагает возможность массовой экспансии центрально- и западноевропейских видов в СП через русло Дуная, подобно тому, как имеет место массовая экспансия через Дунай причерноморских видов в Центральную и Западную Европу. Однако подобной экспансии западных форм не наблюдается.

Данная асимметрия биологических инвазий объясняется тем, что большая часть Западной Европы во время Вюрмского обледенения была покрыта ледником и преимущественно «дефаунизирована» и заселялась видами после ледникового периода [Devlin et al., 2005]. Здесь этот процесс, в отличие от Понто-Каспийского региона, захватывал целые речные бассейны. Не подверглись воздей-

ствию ледника только Дунай и Средиземноморье [Persat, Keith, 1997]. Это привело к тому, что гидрофауна Западной Европы обеднена по сравнению с восточноевропейской в отношении широко распространенных в Палеарктике видов. При этом в ней наблюдается большое число локальных эндемиков горно-ручьевого комплекса (экологическая группа, тесно связанная со стигофильной фауной, способной переживать условия ледникового периода в подземных водах). Сохранились также своеобразные фаунистические комплексы, связанные с Дунаем и Средиземноморьем.

Учитывая, что горно-ручьева фауна не способна к инвазии по речному руслу, возможными вселенцами могут выступать некоторые отсутствующие в СП среднедунайские и средиземноморские виды.

В Средиземноморье есть множество видов, способных стать вселенцами в СП, но они обитают в изолированных речных бассейнах, древних озерах либо подземных водах, изолированных от судоходного русла Дуная и связанных с ним бассейнов (иногда находящихся на незначительном расстоянии).

Возможным источником инвазии могут являться эндемичные среднедунайские моллюски (преимущественно реофилы и близкие родственники западнопричерноморских эндемиков). Часть из них обитает исключительно в родниках (иногда термальных), но некоторые виды родов *Theodoxus* и *Lithoglyphus* (группа *Prasinoglyphus*) вполне могли бы стать вселенцами в рассматриваемый регион.

Возможно, экспансией данной группы литоглифов объясняются находки Lithoglyphidae во Франции и вид *Lithoglyphus crassus* Put et Polyszczuk, 1969, описанный из Нижнего Дуная [Путь, Полищук, 1969] (см. выше).

Среднедунайские неритиды неоднократно указывались для СП, но, по-видимому, все эти указания являются ошибочными [Анистратенко и др., 1999].

2. Толща корпуса. В настоящий момент все известные виды сверлильщики, способные обитать в пресных и солоноватых водах, отнесены к восточным регионам Старого Света. Такими видами являются двустворчатые моллюски семейства Teredinidae — *Teredo minima* Blainville, 1828 в Северной Африке и *Nausitoria dunlopei* Wright, 1864 в устье Ганга [Гиляров, 1970]. Поскольку для пря-

мых морских перевозок из данных регионов суда с деревянными корпусами не используются, первичное проникновение этих видов во внутренние воды СП невозможно.

3. Балластная и питьевая вода. Учитывая современные технологии забора и перевозки балластной и питьевой воды, вселение моллюсков во внутренние воды СП таким путем возможно для видов, которые часть жизни находятся в планктоне или нейстоне и дышат растворенным в воде кислородом. Факультативное обитание в нейстоне (движение по пленке натяжения воды) характерно для большинства мелких легочных моллюсков, однако им свойственно дыхание легкими.

Говоря о видах с планктонными личинками, мы должны несколько расширить список потенциальных вселенцев по сравнению с транспортировкой на днище судна, так как здесь нет необходимости в сессильной стадии и способности выдерживать океаническую соленость. В связи с этим, помимо Dreissenidae и Mytilidae, следует рассмотреть также пресноводных и солоноватоводных Cardioidea, Corbiculidae, Mactridae, *Potamocorbula*, *Limnoperna*.

Учитывая значительные расстояния до мест обитания данных видов, в случае транспортировки морским путем следует ожидать их промежуточных инвазий в эстуарии, расположенные между вышеперечисленными регионами и Черным морем.

Говоря о речном судоходстве, мы, как и при обсуждении транспортировки на днище судна, должны учесть фауну регионов Евразии, связанных с судоходными реками СП. Виды с планктонными личинками, обитающие во внутренних водах Евразии, являются исторически недавними выходцами из моря и обитают, как правило, либо в нижних участках рек, либо в реликтовых водоемах морского происхождения.

Пресноводные и солоноватоводные Dreissenidae, отсутствующие в СП, обитают как западнее [Старобогатов, 1994; Gelembiuk et al., 2006], так и восточнее (Каспийское и Аральское моря). Все «западные» виды обитают в реликтовых озерах Восточного Средиземноморья (на Балканах и в Передней Азии), изолированных от судоходных участков рек, либо в подземных водах, и их транспортировка судами в настоящий момент невозможна. Для видов, обитающих в Каспийском море, возможна транспортировка в СП через Дон, что подробнее обсуждалось выше.

Пресноводные и солоноватоводные Cardioidea представлены в Евразии реликтовой группой, обычно трактуемой как отдельное семейство Limnocardiidae [Мунасыпова-Мотяш, 2005] либо как подсемейство Limnocardiinae семейства Cardiidae, отнесенное к Понто-Каспийскому региону. Виды этого семейства встречаются во всех судоходных реках СП, выяснение же их состава в отдельных бассейнах затруднено недостаточной разработанностью систематики этой группы [Мунасыпова-Мотяш, 2005]. Виды лимнокардид, отсутствующие в СП, обитают в судоходно связанном с ним Каспийском море и дельте Волги.

Исходя из соответствий экологии солености реликтов «понтот-каспийского» типа в Каспийском море и СП, можно обозначить виды Северного Каспия как потенциальных вселенцев в переходные зоны азово-черноморских лиманов, а виды из дельты Волги — также и в пресные воды.

Среди таких видов следует назвать *H. glabra*, *Hypanis plicata* (Eichwald, 1829), *Hypanis regularis* Starobogatov in Starobogatov, Prozorova, Bogatov et Saenko, 2004, *Hypanis vitrea vitrea* (Eichwald, 1829), *Hypanis caspia caspia* (Eichwald, 1829), *Hypanis polymorpha* Logvinenko et Starobogatov, 1967, *D. trigonoides*, а также дрейссенид, перечисленных выше, при обсуждении возможностей транспортировки на поверхности судна.

Виды-эндемики Южного и Среднего Каспия, а также глубоководные галофильные виды могут быть перенесены из Каспийского моря в рассматриваемый регион, но не смогут найти в нем необходимых условий для обитания.

Виды корбикулид с планктонной личинкой, обитающие в Средней Азии и Предкавказье, населяют бассейны, не имеющие связей с судоходными реками СП. Сведения о развитии корбикулид данного региона довольно противоречивы [Korniushin, 2004]; возможно, планктонная личинка имеется и у части корбикул из рек бассейна южной части Каспийского моря, но каспийские корбикулы не обладают достаточной эвригалинностью, чтобы выдерживать соленость вод Южного Каспия, где их личинки могли бы быть захвачены при заборе балластных вод.

4. Организм-хозяин. Анализ инвазии с использованием внутренней или внешней среды организма-хозяина упрощается тем, что такая инвазия является сопряженной, и на факторы, ограни-

чивающие расселение моллюска, накладываются также факторы, ограничивающие расселение хозяина.

Можно выделить две различные ситуации, при которых возможно первичное вселение таким путем: сопряженная интродукция, связанная с транспортировкой хозяина из нативного ареала моллюска, и интродукция в новые местообитания, лежащие на пути миграции хозяина.

Если первый способ в случае моллюсков характерен главным образом для эндобионтов, то второй — также для комменсалов, использующих организм хозяина для расселения.

Первым способом могут быть первично заселены в рассматриваемый регион моллюски, имеющие паразитические стадии; из моллюсков, обитающих во внутренних водах, — двустворчатые пресноводные *Paleoheterodonta*, имеющие личинку-глохий или фрайеровскую личинку. Хозяевами таких личинок преимущественно выступают рыбы, а для некоторых американских видов — амфибии [Watters, 1997b]. Поскольку интродукция амфибий из Северной Америки в СП осуществляется для содержания в декоративных целях, вселение двустворчатых моллюсков таким путем маловероятно, так как они, естественно, будут вручную изыматься из акватеррариума.

Вполне реальным вектором вселения может выступать интродукция ценных видов рыб в открытые воды или прудовое хозяйство. При этом введение в аквакультуру новых видов рыб известно заранее, и в связи с этим можно прогнозировать вселение новых видов моллюсков.

Совершенно другим типом инвазии является вселение в новые местообитания (как правило, появляющиеся в результате хозяйственной деятельности человека). В этом случае мы имеем дело с реализацией присущей каждому виду возможности расширения ареала. Многие виды моллюсков способны переноситься на небольшие расстояния, прикрепляясь к поверхности тела птиц, млекопитающих или насекомых или находясь в прилипающих к их поверхности комьях грязи или пленке натяжения воды. Такой способ перемещения возможен для всех мелких моллюсков. Поскольку передвижения временных хозяев-переносчиков в историческом масштабе однообразны, долговременно существующие биотопы, пригодные для обитания и вселения в них мол-

люсков, уже содержат автохтонные виды, способные к подобной транспортировке. В случае же появления новых пригодных для обитания биотопов их заселение видами, расселяющимися с помощью зоохории, вполне вероятно.

5. Специальные среды, предназначенные для транспортировки живых организмов. Анализ данного пути вселения изначально упрощается тем, что набор видов, культивируемых в регионе, известен (или может быть выяснен) заранее. Состав видов, спонтанно расселяющихся в аквариумах, либо видов, намеренно введенных в культуру, но затем не контролируемых, также легко выяснить, проверив различные типы аквариумов.

Таким образом, еще до начала анализа мы имеем дело с относительно небольшим набором видов. Как уже писалось выше, это *Pomacea spp.*, *B. glabrata*, *H. duryi*, *Th. granifera*, *Marisa sp.*, *Ph. skinneri*, *Ph. acuta*, *Ph. heterostropha*, *Ph. integra*, *Ampularia spp.*, *M. tuberculata*. Последний вид, помимо культивирования в аквариумах, также зачастую расселяется спонтанно. Кроме того, в аквариумах встречается спонтанно расселяющийся вид *F. fragilis*. В пищевых целях культивируется не идентифицированный до вида представитель рода *Ampularia*.

Аквариумные виды могут попадать в любые водные биотопы региона (хотя, безусловно, в первую очередь их появления следует ожидать в городах и их окрестностях, где аквариумистика более популярна). Однако возможности выживания различных видов неодинаковы. Культивируемые в европейских аквариумах виды моллюсков четко разделяются на тропических и неарктических. Кроме того, в аквариумах часто держат местные виды моллюсков, но они отбираются из окрестностей места проживания аквариумиста и при возвращении в водоем не становятся вселенцами.

Помимо перечисленных способов проникновения, существует саморасселение по водной сети путем естественной дисперсии. Такой путь возможен для видов, по каким-либо причинам отсутствующим в части гидрологической сети. Подобное расселение связано с активными антропогенными воздействиями:

- ⊙ уничтожением внутрибассейновых барьеров;
- ⊙ слиянием бассейнов в единую гидрографическую сеть;
- ⊙ изменениями, приводящими к появлению новых биотопов, пригодных для обитания вида.

Рассмотрим случаи подобных антропогенных воздействий, произошедших в регионе.

Уничтожением внутрибассейновых барьеров является затопление порогов, приводящее к смягчению одного из барьеров, сдерживающих распространение азово-черноморских реликтов. Так как палеарктические русловые участки крупных рек региона не содержат экологических комплексов, отсутствующих в понто-каспийских участках, экспансия при этом принимает односторонний характер и расселение идет не в СП, а из него.

Слияние бассейнов в единую гидрографическую сеть осуществлялось внутри СП с помощью каналов: Дунай связывался с озером Сасык, Днестр — с рекой Барабой, Днепр — с реками Северного Крыма, Каланчак и Малый Утлюг.

Учитывая, что для экосистем каналов характерна низкая мозаичность и в них отсутствует большинство присущих речному бассейну экотон, расселение таким путем возможно главным образом для видов, приспособленных к обитанию в условиях речного русла. Для проникновения нового вида в другой бассейн по системе каналов должны соблюдаться три условия — различия в фаунистическом составе между бассейнами, приспособленность вида к реофильным условиям канала, наличие в бассейне-реципиенте условий для обитания нового вида.

Эти условия создают серьезный фильтр для распространения видов таким путем. Несомненно, в самих каналах следует ожидать поселения большинства массовых реофильных видов, характерных для соответствующих бассейнов, однако такие виды, как правило, в равной степени представлены во всех бассейнах с близкими условиями обитания. Таким образом, межбассейновый обмен видами вероятен в двух случаях — при наличии в одном из связанных каналом бассейнов видов с ограниченным распространением (редких, реликтовых, с границей ареала в данном бассейне) либо при обедненности одного из бассейнов.

Выпадение отдельных элементов фауны характерно для пересыхающих малых рек, к которым относятся Барабой, Каланчак, Малый Утлюг, реки Северного Крыма, объединенные каналами с крупными речными бассейнами. Для этих рек можно прогнозировать проникновение недостающих элементов из крупных речных бассейнов, но установить такие факты, как правило, невозможно:

их малая изученность не позволяет провести ретроспективный анализ [Сон, 2006а]. Проникновение многих речных видов в малые степные реки затруднено слабой приспособленностью видов-реофилов к условиям пересыхания. Для таких моллюсков (*Lithoglyphidae*, *Melanopsidae*, *Viviparidae*, *Valvatidae*, понто-каспийские моллюски) можно прогнозировать заселение канала без проникновения в бассейн малой реки (ситуация наличия в малой реке некоторых типов антропогенно измененных биотопов рассмотрена ниже).

Виды с ограниченным распространением представлены в регионе преимущественно азово-черноморскими реликтами, и можно прогнозировать расселение массовых моллюсков данного комплекса (*Lithoglyphidae*, *Melanopsidae*, *Dreissenidae*, *Limnogastridae*, *Purgulidae*) как в сами каналы, так и в бассейны с условиями, пригодными для их обитания (озеро Сасык, река Ингулец).

Крайне важным процессом в современном формировании экосистем является возникновение новых биотопов. Основными такими биотопами внутри речных бассейнов СП являются водохранилища и участки рек с искусственно убыстренным течением. Наличие таких биотопов позволяет заселить в них виды, не способные вселиться в данный участок реки без антропогенного воздействия.

При этом для различных типов речных бассейнов такие биотопы могут выполнять различные функции.

Для крупных речных бассейнов формирование участков с искусственно убыстренным течением (реофилизация) практически не влияет на расселение видов, тогда как строительство водохранилищ (лимнизация) позволяет вселяться в них путем саморасселения видам, обычно характерным для устьевых областей рек. Это виды с планктонной личинкой (*Dreissena*, *Hypanis*) и виды, предпочитающие условия крупных озер и эстуариев (*Purgulidae*). Эффект приближения условий экосистем водохранилищ к эстуарным подробно рассмотрен В. Н. Яковлевым [2005].

Для бассейнов малых пересыхающих рек, в случае вселения через систему каналов видов, характерных для крупных рек, водохранилища могут становиться также местом обитания реофильных видов, не переносящих пересыхания русла. Для вселения в эти реки большое значение могут иметь реофилизированные участки как места вселения видов, чувствительных к кисло-

родному режиму (Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae).

Вышеизложенные прогностические выводы представлены в табл. 3.

Таблица 3

Первичные инвазии моллюсков в Северное Причерноморье

Вектор расселения	Потенциальные вселенцы	Зарегистрированные вселенцы
Дунай (А)	Среднедунайские <i>Theodoxus</i> и <i>Lithoglyphus</i>	<i>L. crassus?</i> , <i>Th. transversalis?</i> , <i>Th. danubialis?</i>
Дунай (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i>
Днепр (А)	<i>D. bugensis</i>	<i>D. bugensis</i>
Днепр (Б)	<i>D. bugensis</i>	<i>D. bugensis</i>
Днепр (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	–
Дон (А)	<i>D. polymorpha andrusovi</i> , <i>D. rostriformis</i>	<i>D. polymorpha andrusovi?</i> (см. с. 36)
Дон (Б)	<i>D. rostriformis</i> , <i>D. polymorpha andrusovi</i> , <i>H. glabra</i> , <i>H. plicata</i> , <i>H. regularis</i> , <i>H. vitrea vitrea</i> , <i>H. polimorpha</i> , <i>D. trigonoides</i> , <i>H. caspia caspia</i>	<i>H. glabra</i> , <i>D. polymorpha andrusovi?</i> (см. с. 37) <i>D. trigonoides?</i> (см. с. 36)
Дон (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	–
Южный Буг (В)	<i>Pomacea spp.</i> , <i>B. glabrata</i> , <i>H. duryi</i> , <i>Th. granifera</i> , <i>Marisa sp.</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>Ph. integra</i> , <i>Ampularia spp.</i> , <i>M. tuberculata</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ampularia spp.</i> , <i>M. tuberculata</i> , <i>Ph. skinneri</i>
Днестр (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i>
Малые реки Приазовья (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. skinneri</i>
Барабой (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. heterostropha</i>

Барабой (Г)	Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae Sphaeriidae, Unionidae, <i>D. Polymorpha</i>	<i>Eu. lincta</i> , <i>V. viviparus</i> , Sphaeriidae, Unionidae, <i>D. polymorpha</i>
Оз. Сасык (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>C. integra</i>
Оз. Сасык (Г)	Lithoglyphidae, Melanopsidae, Dreissenidae, Limnocypridae, Neritidae, Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Unionidae	–
Каланчак и М. Утлюг (Г)	Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae, Sphaeriidae, Unionidae, <i>Dreissena</i> , <i>Hypanis</i>	–
Внутр. воды степного Крыма (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i>
Внутр. воды степного Крыма (Г)	Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae, Sphaeriidae, Unionidae, Dreissenidae, Limnocypridae, <i>Pyrgulida</i>	<i>D. bugensis</i> , <i>D. polymorpha</i> , <i>H. colorata</i> , Unionidae?
Внутр. воды Центр. и Южн. Крыма (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i>
Бассейн Хаджибейского лимана (В)	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. skinneri</i> , <i>C. integra</i>

Примечания: А — переселение на днище судна;
Б — перемещение в балластной или питьевой воде;
В — вселение из аквариумной либо другой аквакультуры;
Г — расселение по гидрографической сети.

Прогнозирование вторичных биологических инвазий с привлечением систем быстрого реагирования

Стратегия использования систем быстрого реагирования начинает активно использоваться в мониторинге биологических инвазий. Она включает в себя обобщение первичных данных по точкам находок биологических инвазий в виде баз данных, содержащих единообразно представленные данные из литературных

источников, отчетов, неопубликованные первичные данные. Задача систем быстрого реагирования — фиксация перемещений чужеродных видов, которая при знании коридоров инвазии делает возможным прогнозирование их дальнейшего расселения [Panov, Gollasch, 2006].

При оценке возможностей вторичного расселения нами использовались специализированные базы данных, журналы и отчеты, поддерживаемые европейскими проектами и веб-порталами, включающими системы быстрого реагирования: AquaInvader (www.zin.ru/rbic/projects/aquainvader/default.asp), Aquatic aliens in German inland and coastal waters (www.aquatic-aliens.de), Aquatic Invasions (www.aquaticinvasions.ru), BSASD (www.ku.lt/nemo/mainnemo.html), CIESM (www.ciesm.org/online/atlas/index.htm), Fauna Europaea (www.faunaeur.org), GISIN (/www.gisinet.org), NOBANIS (www.nobanis.org). Кроме того, была обработана специальная литература, содержащая первичные данные о находках инвазивных видов.

В результате был выявлен набор видов моллюсков, совершивших первичные инвазии в Европу вне пределов СП (без учета аквариумных видов, встреченных только в изолированных искусственных биотопах), который представлен в табл. 4.

Проанализируем все возможные пути инвазии в СП из данных регионов. В первую очередь рассмотрим возможность вселения в СП из Центральной и Южной Европы через русло Дуная. Прежде всего это касается крупных подвижных видов, способных к саморасселению через речное русло (*C. fluminalis*, *C. fluminea*, *S. woodiana*, *D. bugensis*, *U. mancus*). Вид *P. jenkinsi* и акклиматизированные физиды, несмотря на малую подвижность, могут спускаться вниз по течению Дуная во время сноса паводками. Проникновение этим путем остальных видов маловероятно, так как в природных экосистемах они занимают преимущественно краевые биотопы и экотоны. Вселение таких видов ограничено целым рядом антропогенных изменений дельты Дуная: двустороннее обвалование берегов реки (включая острова), отделение придунайских водоемов от реки системой шлюзов и каналов, замена естественных протоков на каналы, расчистка и углубление русел, отгораживание от основного русла Дуная акватории Стенцовско-Жебринских плавней. Эти изменения практически

Таблица 4

Моллюски — дальние вселенцы в пресных и солоноватых водах Европы

Виды	Регионы					
	Волго-Каспийский	Кавказ	Среднедунайский	Северная Европа	Западная Европа, Средиземноморье	среднее течение Днестра, Дона, Южного Буга, Днепра
<i>Corbicula fluminalis</i>	-	-	+	+	+	-
<i>C. fluminea</i>	-	-	+	+	+	-
<i>Ferrissia fragilis</i>	-	+	+	+	+	-
<i>Gyraulus chinensis</i> (Dunker, 1848)	-	-	+	-	+	-
<i>Gyraulus parvus</i> (Say, 1817)	-	-	+	-	+	-
<i>Menetus dilatatus</i> (Gould, 1841)	-	-	+	+	+	-
<i>M. leucophaeata</i>	-	-	-	+	+	-
<i>Physella acuta</i>	+	+	+	-	-	+
<i>Ph. gyrina</i> (Say, 1821)	-	-	-	-	+	-
<i>Ph. heterostropha</i>	-	-	+	-	+	-
<i>Potamopyrgus jenkinsi</i>	-	-	+	+	+	-
<i>Sinanodonta woodiana</i>	-	-	+	+	+	-
<i>Musculium transversum</i> (Say, 1829)	-	-	-	+	+	-
<i>Borysthenia naticina</i>	+	-	-	+	-	+
<i>Dreissena bugensis</i>	+	-	+	-	+	+
<i>D. polymorpha polymorpha</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Hypanis colorata</i>	+	+	-	+	-	+
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	+	-	+	+	+	+
<i>Rangia cuneata</i> (G. B. Sowerby, 1831)	-	-	-	-	+	-
<i>Unio mancus</i> Lamarck, 1819	-	-	-	+	-	-

уничтожили совокупность биотопов, в которые могли бы последовательно вселяться нереофильные виды. Естественная дисперсия таких видов из Центральной Европы через бассейны других речных бассейнов СП тоже маловероятна, так как барьером к вселению в них служат Карпаты.

Другим крайне важным регионом — потенциальным донором вторичных инвазий, в котором обнаружены все вышеупомянутые вселенцы, является Северная Европа и Балтика.

Практически все аквариумные виды, встреченные в этом регионе, способны расселяться на юг, но, учитывая отсутствие среди них видов, для которых характерно быстрое саморасселение, для этого они должны первоначально заселить либо Центральную Европу, либо бассейны рек СП или Волги, что будет зафиксировано задолго до вселения в СП.

Вид *S. woodiana* в этом регионе обитает в водоемах, не связанных с магистральными водными путями, но его вселение в бассейны СП, граничащие с Балтийским бассейном, может происходить при их зарыблении рыбным материалом из Балтийского региона. В таком случае, безусловно, следует ожидать их вселения в СП по меридианальным рекам — Днепру или Днестру.

Вселение крупных видов, способных саморасселяться по речному руслу (*C. fluminalis*, *C. fluminea*), возможно при завершении существующих проектов строительства судового хода Балтийское море — Черное море в рамках транспортной сети Европа — Ближний Восток с приоритетным развитием перевозок в Черном, Каспийском, Средиземном морях и естественным включением в них внутренних водных артерий стран ЕС, Центральной и Восточной Европы. Сегодня развиваются два таких проекта:

1. Путь Днепр — Днепро-Бугский канал — Висла — Одер — Балтийское море. Ведется реконструкция шлюзов Днепро-Бугского канала. Для реализации всего пути необходимо построить шлюзы в Бресте и на реке Буг в Польше.

2. Путь Днепр — Даугава. В настоящее время разрабатывается проект водного транспортного пути Западная Двина (Даугава) — Днепр, проходящего по территории Латвии, Белоруссии и Украины. Этот водный путь стал бы важнейшей составляющей восточноевропейско-скандинавской водно-транзитной системы, выводящей эти регионы к Черноморско-Дунайскому и Волж-

ско-Каспийскому бассейнам и сокращающей водный путь из Северной Европы в районы Ближнего Востока более чем в два раза. Центральный пункт проекта — строительство канала длиной 81 км между белорусскими городами Орша и Витебск, который соединит Западную Двину (Даугаву), впадающую в Балтийское море, с Днепром.

Любым из этих путей суда типа «река-море» могут транспортировать по руслу Днепра ряд видов, способных обитать в континентальных слабосоленоватых водах (*M. leucophaeata*, *P. jenkinsi*).

В случае завершения этих проектов следует ожидать, с одной стороны, интенсификации экспансии видов АЧБ в Балтийский бассейн по центральному коридору инвазии, а с другой стороны — проникновения в АЧБ большого числа видов из Балтийского региона. Количество видов пресноводных моллюсков, обитающих в Балтийском регионе и отсутствующих в АЧБ, незначительно и в основном представлено стагнофильными видами. Их проникновение не будет носить мгновенный характер и будет отмечено еще на стадии заселения верховий бассейнов АЧБ. Более существенной возможностью является экспансия эвригаллиных видов, которые могут проникать в опресненные зоны морей с судами, а также расселяясь по внутренним водоемам и речным бассейнам. Таким образом, эти виды используют механизмы экспансии, характерные как для морских, так и для пресноводных вселенцев.

Тенденции и возможности биологических инвазий в солоноватые воды внутренних европейских морей подробно рассмотрены в литературе [Paavola et al., 2005]. Показано, что горячими точками вселения в солоноватые воды являются воды с участком диапазона солености, отличающимся минимумом числа видов. Для АЧБ таким участком называется интервал солености 10–18 ‰, тогда как слабосоленоватые воды являются насыщенными видами и, напротив, служат донором инвазий для Балтийского бассейна, где этот интервал солености отличается ненасыщенностью.

Заметим, что не была учтена история формирования солоноватоводной фауны в АЧБ и Балтийском бассейне. Если в АЧБ большинство солоноватоводных моллюсков представлены реликтовыми видами, то в Балтийском — эвригаллиными расами пресноводных и морских видов. Исключением являются балтий-

ские подвиды общих с АЧБ реликтовых видов — *Theodoxus fluviatilis littoralis* (Linnaeus, 1758) и *Lithoglyphus naticoides berolinensis* Westerlund, 1886.

Помимо угрозы слияния дизъюнктивных ареалов азово-черноморских и балтийских подвидов, существует вероятность вселения в АЧБ вышеперечисленных видов. При этом виды морского происхождения, характерные для Балтики, и так в большинстве своем присутствуют в АЧБ, а виды гидробий, отличающиеся от черноморских, не обладают возможностями для переселения. Новым для АЧБ видом может стать *Macoma baltica* (Linnaeus, 1758); кроме того, присутствующие в море и в наиболее соленых участках лиманов сердцевидки и мидии могут за счет проникновения эвригаллиных балтийских рас расширить свое распространение в сторону меньшей солености. Балтийские солоноватоводные расы пресноводных форм также представлены преимущественно видами, обитающими в пресных водах АЧБ — за исключением *Lymnaea fusca maritima* [Clessin, 1878].

Если принять в чистом виде концепцию преимущественного вселения в соленостную зону с минимумом автохтонных видов, их вселение в азово-черноморские лиманы должно быть ограничено насыщенностью вод этого соленостного интервала понто-каспийскими видами, что показано в вышеупомянутой статье [Paavola et al., 2005]. Однако в ней упущены из виду гидроморфологические различия обоих регионов. Строение берегов, типы устьевых областей и другие факторы привели к разнообразию солоноватоводных биотопов СП, и в частности к развитию крупных речных дельт. Это, естественно, приводит к образованию большого разнообразия краевых солоноватоводных биотопов, в том числе и отличающихся непостоянством кислородного режима. Между тем солоноватоводные азово-черноморские реликты формировались в условиях открытого моря «сарматского типа», а в эстуарии были вытеснены при соединении бассейна со Средиземноморьем [Мордухай-Болтовской, 1960]. Поэтому, в отличие от балтийской, азово-черноморская солоноватоводная фауна обитает в области вторичного заселения, и ее адаптивная радиация не привела к освоению всех типов биотопов зоны обитания (главным образом, в связи с чувствительностью к кислородному режиму). Балтийские солоноватоводные расы произошли в первую

очередь от стагнофильных или эвритопных видов и в меньшей степени чувствительны к изменениям кислородного режима или пересыханию, что при их попадании в АЧБ приведет к заселению краевых солоноватоводных биотопов, отличающихся видовой ненасыщенностью.

Межбассейновый обмен понто-каспийцами между крупными речными бассейнами АЧБ в их палеарктических частях (проникновение *D. bugensis* в Днестр и Дон) делает возможным спуск этих видов и в низовья рек.

Западная Европа и Средиземноморье не имеют прямого сообщения с СП по речной сети, но развитое морское судоходство позволяет проникнуть оттуда видам, для которых возможна наутилохория (*M. leucophaeata*, *P. jenkinsi*, *R. cuneata*), в зоны крупных эстуарных портов (дельты Дуная и Днепра, Бугский и Днестровский лиманы, Таганрогский залив).

Из Волго-Каспийского региона, Кавказа и Предкавказья отмечался вид *Ph. acuta* [Кантор, Сысов, 2005], но так как под этим названием смешивались различные виды чужеродных физид с различной экологией, прогнозирование их вселения затруднительно.

Сложно прогнозировать и расселение видов *Musculium transversum* [Say, 1829] и *F. fragilis*, так как эти виды при неспециальных исследованиях часто не отличаются от автохтонных, что приводит к неполноте информации об их расселении.

Изложенные выше прогностические выводы представлены в табл. 5 (с. 100).

Оценка особенностей и возможностей предложенной системы прогнозирования

Наши результаты показывают достаточно высокую избирательность успешности прогнозирования. Все случаи вселения, которые не удалось спрогнозировать с помощью данной системы, относятся к малым рекам и пресноводным частям лиманов, тогда как процессы в крупных речных бассейнах — гораздо более важные в прикладном отношении — полностью учитываются прогнозированием.

В табл. 6 (с. 102–103) рассмотрены отдельно все случаи непрогнозируемых (используемой системой) инвазий в СП.

Таблица 5

Вторичные инвазии моллюсков в Северное Причерноморье

Бассейны	Потенциальные вселенцы	Реально зарегистрированные
Дунай	<i>C. fluminalis</i> , <i>C. fluminea</i> , <i>S. woodiana</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>Ph. gyrina</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>U. mancus</i>	<i>C. fluminalis</i> , <i>C. fluminea</i> , <i>S. woodiana</i> , <i>P. Jenkinsi</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>D. bugensis</i>
Днестр	<i>D. bugensis</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i>	<i>D. bugensis</i> , <i>M. leucophaeata</i>
Днепр	<i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>R. cuneata</i>	<i>P. jenkinsi</i>
Дон	<i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>R. cuneata</i>	–
Буг	<i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>R. cuneata</i>	<i>P. jenkinsi</i>
Сухой лиман	<i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>R. cuneata</i>	<i>P. jenkinsi</i>

Во всех вышеперечисленных случаях непрогнозируемых инвазий во внутренние воды Крыма мы имеем дело с интродукцией в хозяйственных целях. При этом о самом проекте интродукции было известно заранее, но, безусловно, при отборе и перемещении живой массы в крупных масштабах специального определения до вида всех экземпляров не проводилось, так что при таких действиях присутствует определенная степень непредсказуемости, вносящая стохастический элемент в любую систему прогнозирования. Однако перемещения макробеспозвоночных в водохранилища изначально преследовали цель не интродукции каких-либо определенных видов, а напротив — формирования в водохранилищах целостной высокопродуктивной экосистемы лиманного типа.

Вселение *D. polymorpha* и *F. fragilis* в бассейны соответственно Сухого и Тилигульского лиманов носит принципиально другой характер. Здесь мы имеем дело с переносом путем зоохории летающими организмами (птицами, насекомыми), и их вселение в новые бассейны можно отнести к естественным процессам динамики ареала. Хотя в данном случае естественная дисперсия этих видов является составляющей более широкого процесса инвазии, сама по себе она не носит антропогенного характера.

Очевидно, что такой тип естественной дисперсии наиболее трудно прогнозируем. Отчасти этот недостаток можно нивелировать, учитывая при прогностическом анализе возможность про-

никновения зоохорных видов из водоемов, расположенных на небольшом расстоянии от рассматриваемого либо находящихся вместе с ним на общем пути птичьих миграций. В случае СП это вся линия континентальных водно-болотных угодий.

Однако введение в анализ такого элемента неоправданно усложняет его. Количество фактического материала вырастает во много раз, поскольку в таком случае необходимо рассмотрение большого числа возможных ближних инвазий, являющихся де-факто естественным процессом пульсации ареалов. С другой стороны, если задачей прогноза является только оценка возможностей вселения экзотических видов, то этот фактор можно без труда учесть во втором блоке используемой нами системы (прогнозирование вторичных биологических инвазий с привлечением систем быстрого реагирования).

В случае СП набор таких видов (экзотических моллюсков-зоохоров, вселившихся в сам регион или ближайšie к нему водоемы) достаточно ограничен и представлен видами *P. jenkinsi*, *F. fragilis* и аквариумными физидами. Вероятно, эти виды с течением времени освоют все водные биотопы региона с благоприятными для них экологическими условиями. Поскольку для крупных речных бассейнов проникновение этих видов прогнозируемо и без данной поправки, она в первую очередь касается малых водоемов и водотоков, а также опресненных частей лиманов.

Структуру вышеизложенной системы прогнозирования можно охарактеризовать следующим образом:

1. Система прогнозирования состоит из двух блоков. Задача первого из них — анализ возможностей первичного вселения видов-вселенцев непосредственно из нативных ареалов в рассматриваемый регион. Задача второго — анализ возможностей вторичной инвазии видов-вселенцев в рассматриваемый регион из новоприобренного ареала (области инвазии).

2. При использовании данной системы происходит два типа отбора рассматриваемых видов. В первом блоке — отбор видов, способных к формированию расселительных групп и выживанию в расселительных средах. Во втором — отбор видов, отмеченных системами быстрого реагирования и другими типами полевых исследований в регионах, смежных с рассматриваемым или объединенных с ним общими коридорами инвазии.

Инвазии моллюсков в Северное Причерноморье

Водные объекты	Потенциальные вселенцы	Зарегистрированные вселенцы	Неспрогнозируемые вселения
Барабой	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>D. polymorpha</i> , Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae, Sphaeriidae, Unioniidae	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>Eu. lincta</i> , <i>V. viviparus</i> , <i>Unio</i> spp., <i>S. rivicola</i> , <i>A. cygnea</i> , <i>D. polymorpha</i>	—
Центральный и Южный Крым	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>V. viviparus</i> , <i>C. piscinalis</i> , <i>Th. fluviatilis</i> , <i>L. naticoides</i> , <i>F. danubialis</i> , <i>S. cornutum</i> , <i>S. rivicola</i> , « <i>Lymnaea stagnalis</i> » complex
Днепр	<i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>D. bugensis</i>	<i>P. jenkinsi</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. heterostropha</i>	—
Днестр	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>M. leucophaeata</i>	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>M. leucophaeata</i>	—
Дон	<i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>H. glabra</i> , <i>H. regularis</i> , <i>H. vitrea vitrea</i> , <i>H. polimorpha</i> , <i>D. trigonoides</i> , <i>H. caspia caspia</i> , <i>D. polymorpha andrusovi</i> , <i>D. rostriformis</i>	<i>H. glabra</i> , <i>D. polymorpha andrusovi</i> ?, <i>D. trigonoides</i> ?, <i>D. bugensis</i>	—
Дунай	<i>C. fluminalis</i> , <i>C. fluminea</i> , <i>C. integra</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. gyrina</i> , <i>S. woodiana</i> , среднедунайские <i>Theodoxus</i> и <i>Lithoglyphus</i> , <i>U. mancus</i>	<i>C. fluminalis</i> , <i>C. fluminea</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>P. jenkinsi</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>S. woodiana</i> , <i>Th. danubialis</i> ?, <i>Th. transversalis</i> ?, <i>L. crassus</i> ?	—

Водные объекты	Потенциальные вселенцы	Зарегистрированные вселенцы	Неспрогнозируемые вселения
Сасык	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>Lithoglyphus</i> , <i>Melanopsidae</i> , <i>D. polymorpha</i> , <i>Hyarhis</i> , <i>Theodoxus</i> , <i>Viviparus</i> , <i>Unioniidae</i>	<i>C. integra</i> , <i>H. colorata</i> , <i>H. jalpugensis</i> , <i>H. angusticostata</i> , <i>H. fragilis</i> , <i>H. pontica</i> , <i>D. polymorpha</i> , <i>U. pictorum</i> , <i>U. tumidus</i> , <i>A. zellensis</i> , <i>A. cygnea</i> , <i>C. piscinale</i> , <i>C. subcirculare</i> , <i>Th. fluviatilis</i> , <i>Th. donasteri</i>	—
Степной Крым	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae, Sphaeriidae, Unioniidae, <i>Dreissena</i> spp., <i>Hyarhis</i>	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>D. bugensis</i> , <i>D. polymorpha</i> , <i>H. colorata</i> , <i>Unionidae</i> ?	« <i>Lymnaea stagnalis</i> » complex
Южный Буг	<i>Pomacea</i> spp., <i>B. glabrata</i> , <i>H. duryi</i> , <i>Th. granifera</i> , <i>Marisa</i> sp., <i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>Ampularia</i> spp., <i>M. tuberculata</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>P. jenkinsi</i>	<i>Ampularia</i> spp., <i>M. tuberculata</i> , <i>Ph. skinneri</i> , <i>P. jenkinsi</i>	—
Сухой лиман	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>R. cuneata</i> , <i>P. jenkinsi</i>	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>M. leucophaeata</i> , <i>P. jenkinsi</i>	<i>D. polymorpha</i>
Хаджибейский лиман	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i>	<i>Ph. skinneri</i> , <i>C. integra</i>	—
Малые реки Приазовья	<i>Ph. skinneri</i> , <i>Ph. acuta</i> , <i>Ph. heterostropha</i> , <i>C. integra</i> , <i>F. fragilis</i> , <i>Dreissena</i> , <i>Hyarhis</i> , Lithoglyphidae, Melanopsidae, Viviparidae, Valvatidae, Pyrgulidae, Sphaeriidae, Unioniidae	<i>Ph. heterostropha</i> , <i>Ph. skinneri</i>	—
Тилгульский лиман	—	—	<i>F. fragilis</i>

3. Для окончательного установления потенциально инвазивных видов в обоих блоках используются следующие действия: первичный отбор совокупности рассматриваемых видов для каждого вектора инвазии (саморасселения по водной сети или разновидностей транспортирующей среды); установление возможных векторов инвазии для всех отдельно рассматриваемых участков региона; установление наличия таких видов в регионах, связанных с рассматриваемым возможными векторами инвазии.

4. Для анализа возможностей расселения видов-вселенцев внутри рассматриваемого региона возможно повторение второго блока анализа. Рассматриваются как совокупность те виды, что уже проникли в этот регион, либо те, что ожидаются в каких-либо его частях.

5. Выявленными источниками погрешности данной системы являются возможность попутных интродукций при массовой намеренной интродукции и межбассейновые переносы в результате естественной дисперсии видов. Первый источник погрешности практически неустраним при анализе, но вполне может быть устранен при планировании мероприятий по интродукции. Второй можно нивелировать при анализе, учитывая возможность естественной дисперсии только экзотических видов, так как естественная дисперсия местных видов является нормальным природным процессом, и ее анализ не отвечает задачам прогностического анализа биологических инвазий.

В целом, характеризуя изложенную систему анализа, можно заключить, что она имеет высокую прогностическую ценность. При такой системе анализа используется фактический материал следующего характера: информация об ареалах организмов различных морфо-экологических форм; информация о региональных аспектах современных антропогенных процессов; информация об инвазионных векторах; фаунистические данные об области инвазий видов в регионах, смежных с рассматриваемым или объединенных с ним коридорами инвазии. Таким образом, данную систему прогнозирования можно охарактеризовать как биогеографическую.

Благодарности

В процессе подготовки рукописи ценные советы и замечания были даны научным руководителем — **Сергеем Евгеньевичем Дятловым** и рецензентом — **Борисом Георгиевичем Александровым**. Другому рецензенту — **Виталию Вячеславовичу Анистратенко** автор обязан также всесторонней поддержкой в изучении брюхоногих моллюсков. Неоценимая помощь в изучении двусторчатых моллюсков была оказана **Алексеем Вадимовичем Корнюшиным**, чья внезапная смерть, к глубочайшему сожалению, прервала мое сотрудничество с этим выдающимся ученым. Автор искренне благодарен всем названным коллегам, а также всем коллекторам, предоставившим материал для этой работы. Особую благодарность автор испытывает к своим давним друзьям, постоянным коллекторам и помощникам в полевых исследованиях **Елене Дятловой**, **Вячеславу Трачу** и **Василию Дядичко**, которые, несмотря на иную зоологическую специализацию, блюдут его малакологические интересы как свои собственные.

Аннотации

Son M. O. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья

В монографии впервые обобщены сведения об инвазиях моллюсков в пресные и солоноватые воды Северного Причерноморья. Рассмотрены вопросы видового состава, систематики, экологии и зоогеографии экзотических видов. Приведены данные о хронологии их экспансии. Впервые обозначено новое направление инвазий — Черноморский прибрежный инвазионный коридор (расселение вдоль побережий Азово-Черноморского бассейна по прерывистой цепочке прибрежных водоемов), позволяющее обмен экзотическими видами между нижними течениями крупных бассейнов региона. Рассмотрены причины отличий в характере инвазий азово-черноморских реликтов. Обоснована система прогнозирования инвазий на основании потенциальных векторов вселения. *Ancylus lacustris brevis* Puzanov, 1925 является младшим синонимом *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863).

Книга может представлять интерес для широкого круга специалистов.

Работа частично поддержана международным проектом ALARM — European Commission 6th Framework Program Integrated Project ALARM (contract GOCE-CT-2003-506675).

Son M. O. Invasive molluscs in fresh and brackish waters of the Northern Black Sea Region

This book is the first attempt to summarize all information on molluscan invasion in fresh and brackish waters of the Northern Black Sea Region. Species composition, taxonomy, ecology, and zoogeography of exotic species are discussed. Data on chronology of its expansion is cited. Particular direction of invasion — “Black Sea Coastal corridor” (expansion along interrupted line of coastal reservoirs of the Azov-Black Sea Basin) marked in first. It allows exchange of exotic species between lower stretches of larger river basins in the studied region. Causes of distinctions in the invasions of Ponto-Caspian relics are considered. Forecasting of invasion based on analysis of potential vectors of invasion is grounded. *Ancylus lacustris brevis* Puzanov, 1925 is a junior synonym of *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863).

Book might be interesting for a wide range of specialists.

This work was partly supported by the European Commission 6th Framework Program Integrated Project ALARM (contract GOCE-CT-2003-506675).

Приложение 1

Фотографии моллюсков

На рисунках:

1. *Corbicula fluminalis fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (разлив реки Аракс, Азербайджан)

2. *Corbicula fluminalis consorbina* (Cailliaud, 1827) (озеро Кинерет, Израиль)

3. Паратип *Corbicula lindholmi* Kursalova et Starobogatov, 1971 (река Суйфун, Приморский край)

4. *Corbicula leana* Prime, 1864 (штат Иллинойс, США)

5. Раковины *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) (слева) и «*Corbicula fluminalis*» (справа) из Нижнего Дуная

6. Ювенильная раковина *Corbicula* из окрестностей Килии — первая находка Corbiculidae в Нижнем Дунае

7. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834)

8. *Hypanis glabra* (Ostroumoff, 1905)

9. *Physella heterostropha* (Say, 1817)

10. *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) из Фенноскандии

11. *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758) из озера Китай

12. *Costatella integra* (Haldeman, 1841)

13. *Physella acuta* (Draparnaud, 1805)

14. *Physa skinneri* (Taylor, 1954)

15. *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863)

16. *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758)

17. *Biomphalaria glabrata* Say, 1818

18. *Helisoma duryi* (Wetherby, 1879)

19–20. Две формы *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) из Северного Причерноморья

21–22. Две формы *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) из Балтийского моря

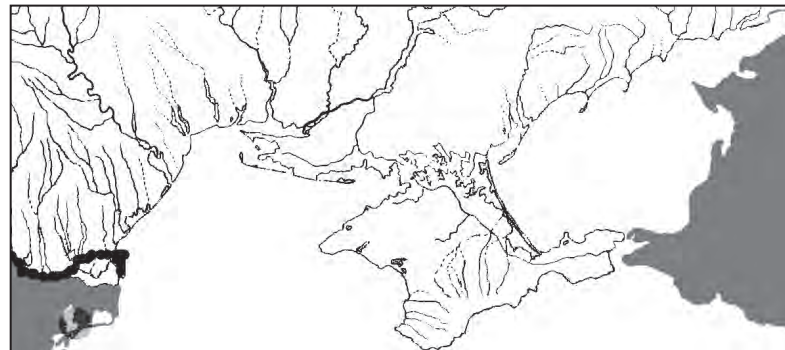
23. *Melanoides tuberculata* (O. F. Müller, 1774)

24. *Thiara granifera* (Lamarck, 1822)

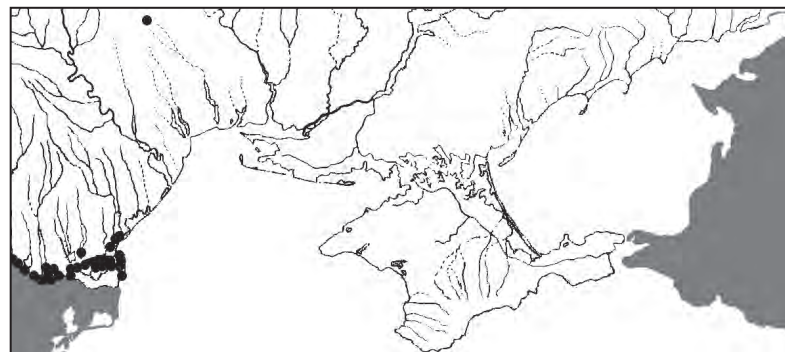
25. *Codiella leachi* (Sheppard, 1823)

Приложение 2

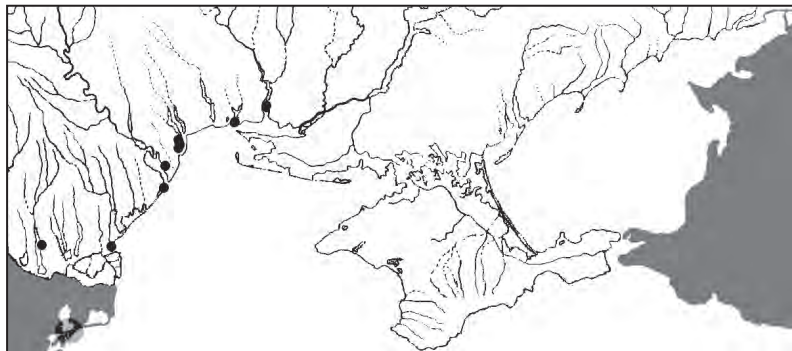
Распространение экзотических моллюсков в Северном Причерноморье



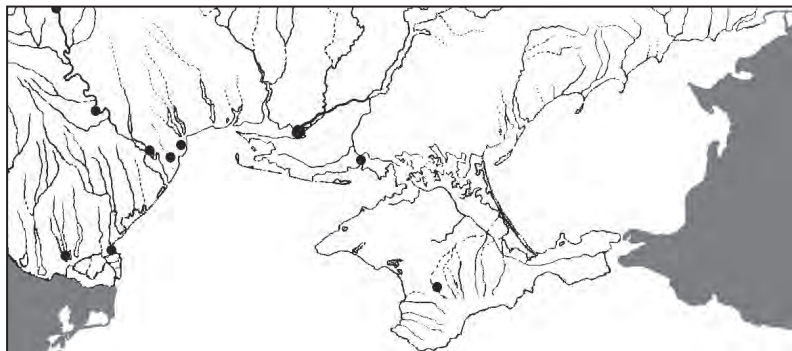
1. *Corbicula* spp.



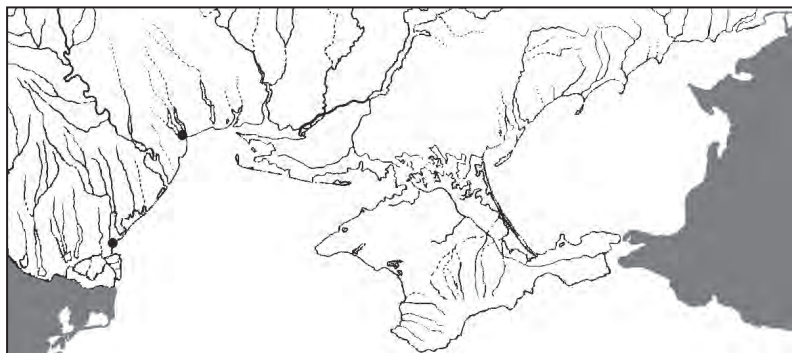
2. *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834)



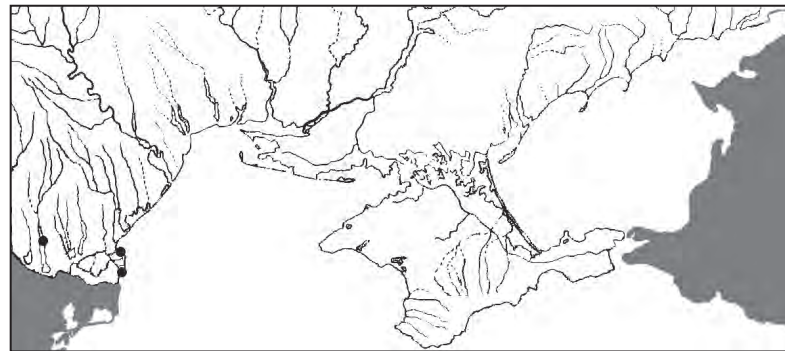
3. *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889)



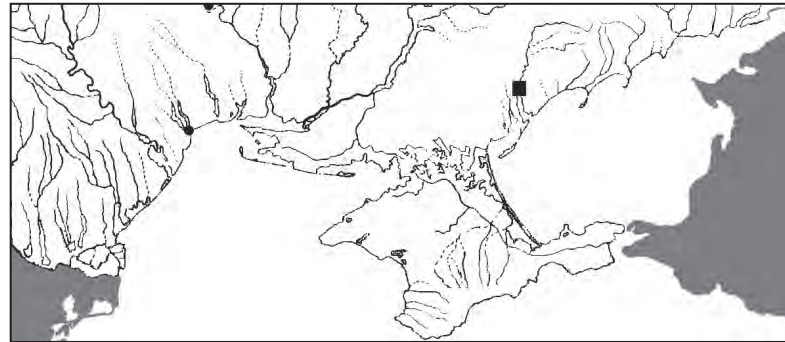
4. *Physella heterostropha* (Say, 1817)



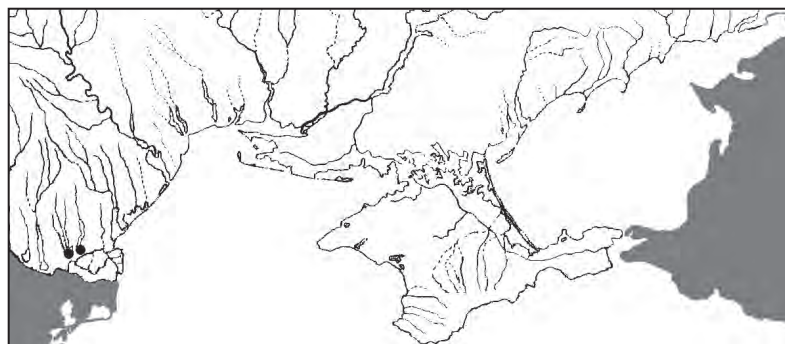
5. *Costatella integra* (Haldeman, 1841)



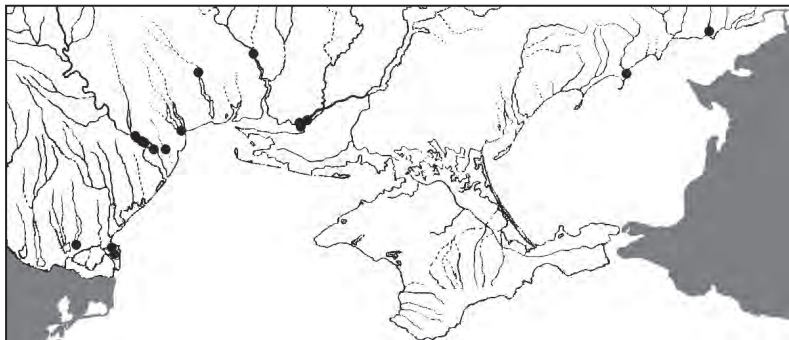
6. *Physella acuta* (Draparnaud, 1805)



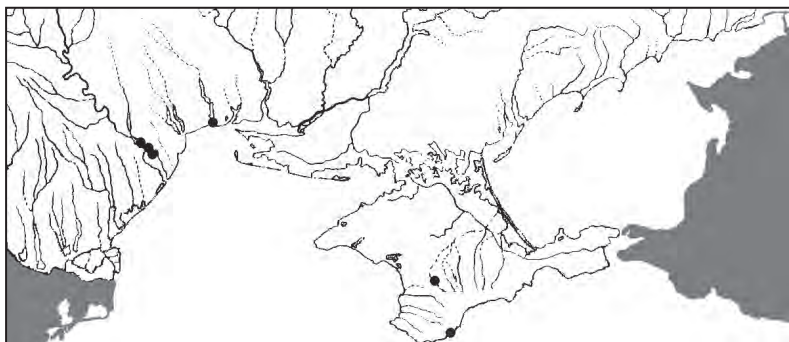
7. *Melanoides tuberculata* (O. F. Müller, 1774) (кружок)
и *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) (квадрат)



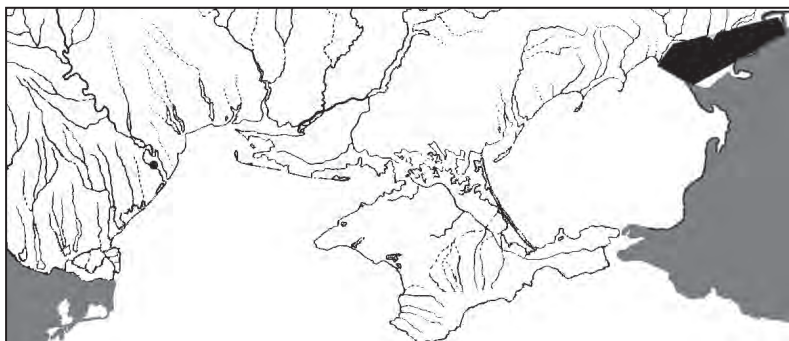
8. *Codiella leachi* (Sheppard, 1823)



9. *Physa skinneri* (Taylor, 1954)



10. *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863)



11. *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (кружок)
и *Hypanis glabra* (Ostroumoff, 1905) (закрашенный участок)

Приложение 3

Важные находки, сделанные во время подготовки рукописи

В 2007 году, когда эта рукопись готовилась к печати, автор сделал несколько важных находок, которые не успел отразить в основном тексте.

Один экземпляр *Ferrissia fragilis* был обнаружен в дельте Днепра (рукав Конка в окрестностях Голой Пристанки), а при изучении фауны Кучурганского лимана были обнаружены виды *Potamopyrgus jenkinsi* и *Physa skinneri*. Характерно, что эти находки вполне согласуются с прогнозом, полученным при использовании предложенной в монографии системы прогнозирования.

Виды *Theodoxus fluviatilis* и *Theodoxus euxinus* из морских популяций, обитающих в Одесском заливе, вселились в систему дренажного стока Одессы (отмечены в марте 2007 г.), отличающуюся высокой скоростью течения.

В июне 2007 г. *Potamopyrgus jenkinsi* был обнаружен в реке Дон и впадающем в нее роднике («Святой источник» в городской черте Ростова-на-Дону), а *Costatella integra* — в Михайловском ручье, впадающем в Таганрогский залив, в городской черте Таганрога.

Литература

- Андреева С. И., Андреев Н. И.** Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса. — Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2003. — 382 с.
- Анистратенко В. В.** Гипотеза автохтонности Potamopyrgus в Европе в связи с миоценовыми находками некоторых Rissoiformes (Mollusca, Gastropoda) // Биостратиграфічні та палеоекологічні аспекти подійної стратиграфії. — К., 2000. — С. 63–64.
- Анистратенко В. В., Гожик П. Ф.** Моллюски семейств Neritidae, Viviparidae, Lithoglyphidae и Pyrgulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из киммерийских отложений Абхазии // Вестн. зоол. — 1995. — 29, 1. — С. 3–13.
- Анистратенко В. В.** Моллюски группы *Hydrobia* sensu lato Черного и Азовского морей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1991. — 96, 6. — С. 73–81.
- Анистратенко В. В.** Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны Украины. Ч. 2. Пресноводные и наземные // Вестн. зоол. — 1998. — Отд. вып. 8. — С. 67–124.
- Анистратенко В. В.** Новые данные о составе, структуре и генезисе понто-каспийской фауны брюхоногих моллюсков в Азово-Черноморском бассейне // Зоологический журнал. — 2007. — 86. — In print.
- Анистратенко В. В., Стадниченко А. П.** Литторинообразные. Риссоидообразные. (Littorinoformes. Rissoiformes). — К.: Наук. думка, 1995 (1994). — 175 с. — (Фауна Украины; 29, вып. 1, кн. 2).
- Анистратенко О. Ю., Литвиненко Д. П., Анистратенко В. В.** Новые данные о фауне брюхоногих моллюсков Молочного лимана и прилегающей части Азовского моря // Экология моря. — 2000. — 50. — С. 45–48.
- Анистратенко О. Ю., Старобогатов Я. И., Анистратенко В. В.** Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоол. — 1999. — 33, 3. — С. 11–19.
- Анистратенко В. В.** Рецентные и неогеновые моллюски отряда Rissoiformes северной части Азово-Черноморского бассейна (фауна, систематика, морфологические аспекты эволюции и экология) // Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук по специальности 03.00.08 — зоология. — Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. — К., 2003. — 46 с.
- Биологические инвазии** в водных и наземных экосистемах. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. — 436 с.
- Біорізноманітність** Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. — К.: Наук. думка, 1999. — 704 с.
- Богатов В. В., Затравкин М. Н.** Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР: Определитель. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — 172 с.

- Богачев В. В.** Колонии в южнорусских неогеновых морях // Изв. Азербайджанского ун-та. — 1922. — 2. — С. 1–21.
- Волошкевич Е. В., Сон М. О.** *Corbicula fluminalis* — новый вид двустворчатого моллюска для фауны Украины // Вестн. зоол. — 2002. — 36, 6. — С. 94.
- Гиляров М. С.** Способы расселения и типы развития у пресноводных двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. — 1970. — 69, 4. — С. 621–633.
- Голиков А. Н., Старобогатов Я. И.** Понто-каспийские брюхоногие моллюски в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. журн. — 1966. — 45, 3. — С. 352–362.
- Гребельный С. Д.** Много ли на свете клональных видов. Ч. 2. Клонирование в природе, его роль в формировании разнообразия фауны и флоры // Зоология беспозвоночных. — 2006. — 3, 1. — С. 77–109.
- Гринбарт С. Б.** Зообентос лиманов Северо-Западного Причерноморья и смежных с ними участков моря: Дисс. ... докт. биол. наук. — Одесса: Одесский государственный ун-т, 1967. — 830 с.
- Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И.** Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. str. (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1981. — 60, 9. — С. 1325–1338.
- Жадин В. И.** Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.
- Жукинский В. Н., Харченко Т. А., Ляшенко А. В.** Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 1. Водные беспозвоночные // Гидробиол. журн. — 2006. — 42, 6. — С. 58–69.
- Журавель П. А.** О расселении дрейссены бутской в искусственных водоемах // Гидробиол. журн. — 1967. — 3, 2. — С. 87–90.
- Зинченко Т. Д., Антонов П. И.** Биоинвазивные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения // Чужеродные виды в Голарктике (Боррок-2). Тез. докл. Второго межд. симпозиума по изучению чужеродных видов. — Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. — С. 78–79.
- Кантор Ю. И., Сысоев А. В.** Каталог моллюсков России и сопредельных стран. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 627 с.
- Кафанов А. И., Старобогатов Я. И.** *Pettancylus petterdi* в СССР и аутинтродукция аквариумных моллюсков в природные водоемы // Зоол. журн. — 1971. — 50, 6. — С. 933–935.
- Ковалев О. В.** Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Энтомол. обзор. — 1994. — 73, 4. — С. 753–776.
- Корнюшин А. В.** Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики: Фауна, систематика, филогения. — К., 1996. — 175 с.
- Корнюшин А. В.** О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестн. зоол. — 2002. — 36, 1. — С. 9–23.

- Круглякова Л. Л., Степанов В. Н. Сасык. Морской лиман или водохранилище? — Одесса, 1993. — 48 с.
- Логвиненко Б. М., Старобогатов Я. И. Кривизна фронтального сечения как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. — 1971. — 5. — С. 7–10.
- Львова А. А., Старобогатов Я. И. Новый вид дрейссены из Охридского озера // Зоол. журн. — 1982. — 61, 11. — С. 1749–1752.
- Ляшенко А. В., Сеницына О. О., Волошкевич Е. В. Донные беспозвоночные — вселенцы в водоемы низовий Дуная // Гидробиол. журн. — 2005. — 41, 4. — С. 58–69.
- Марковский Ю. М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бугский лиман. — К.: Изд-во АН УССР, 1954. — 207 с.
- Махлин М. Д. Путешествие по аквариуму. — М.: Колос, 1993. — 301 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентизация растительности в приросте идей современной экологии // Журн. общ. биол. — 2002. — 63, 6. — С. 500–508.
- Миронов С. С., Шадрин Н. В., Гринцов В. А. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма // Экология моря. — 2002. — 61. — С. 43.
- Монченко В. И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. — К.: Наук. думка, 2003. — 350 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — 288 с.
- Мунасыпова-Мотях И. А. О современной фауне двустворчатых моллюсков подсемейства Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) Северо-Западного Причерноморья // Вестн. зоол. — 2006. — 40, 1. — С. 41–48.
- Набоженко М. В. Особенности распределения двустворчатых моллюсков рода *Hypanis* Menetries 1832 (Bivalvia, Cardioidea: Limnocardiidae) в Таганрогском заливе // «Понт Эвксинский-2005» (24–27 мая 2005 г.). — Севастополь, 2005. — С. 101–103.
- Орлова М. И. Каспийский бассейн как регион-донор и регион-реципиент биоинвазий водных беспозвоночных // Виды-вселенцы в европейских морях России. — Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2000. — С. 58–75.
- Поліщук В. В., Люрин І. Б. Про знаходження *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) (Gastropoda, Mollusca) в Прип'ятському Поліссі // Доп. АН УРСР, сер. б. — 1976. — 4. — С. 364–366.
- Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 3. Состав, распределение и генезис крымской малакофауны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1927. — 36. — С. 221–282.
- Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. 1. Моллюски горного Крыма // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1925. — 33. — С. 48–104.

- Путь А. Л., Поліщук В. В. Нові види моллюсків з нижньої ділянки Дунаю // Доп. АН УРСР. — 1969. — 7. — С. 651–653.
- Сверлова Н. В., Сон М. О. Моллюски-интродуценты и их место в городских малакоценозах // Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. — Львов, 2006. — С. 42–59.
- Сон М. О. Брюхоногие моллюски временных водоемов центральной части Одесской области // Вісник Житомирського педагогічного ун-ту. — 2002. — Вип. 10. — С. 102–104.
- Сон М. О. Моллюски-вселенцы азиатского происхождения в экосистемах взморья Килийской дельты Дуная // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тез. докл. международной конф. (Ростов-на-Дону, 16–19 июня 2003 г.). — Ростов-на-Дону, 2003. — С. 130–131.
- Сон М. О. Новые сведения о расселении моллюсков рода *Potamopyrgus* // Екологічні проблеми Чорного моря: Одеськ. центр наук.-техніч. та економіч. інформації. — Одеса: ОЦНТЕП, 2004. — С. 426–429.
- Сон М. О. Коллекция моллюсков И. И. Пузанова // Известия музейного фонда им. И. И. Браунера. — 2, 1. — 2005а. — С. 17–20.
- Сон М. О. Малакофауна урбанизированных местообитаний г. Одессы // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Серія «Біологія. Екологія». — 2005б. — 13, 2. — С. 175–179.
- Сон М. О. Моллюски дельты Днестра // Причорноморський екологічний бюлетень. — 2005в. — 3–4. — С. 151–157.
- Сон М. О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго межд. симпозиума по изучению чужеродных видов. — Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005г. — С. 119–120.
- Сон М. О. Пути преодоления зоогеографических барьеров неморскими моллюсками // Современные проблемы зоологии и экологии. — Одесса: Феникс, 2005д. — С. 280–283.
- Сон М. О. Моллюски малых рек и ручьев Северо-Западного Причерноморья // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований: Материалы международной конференции. — Херсон, 2006а. — С. 191–193.
- Сон М. О. Напрямки експансії неендемічних видів моллюсків у внутрішні води України // Вісник ОНУ. Біологія. — 2006б. — 11, 9. — С. 169–173.
- Сон М. О. Проблема моллюсков-вселенцев в малых водотоках Азово-Черноморского бассейна // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, 18–22 сентября 2006 г.), тез. докл., т. 2. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006в. — С. 164.
- Сон М. О. Современное состояние азово-черноморских реликтовых малакокомплексов // Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем. Материалы Междунар. науч. конф.

- Ростов-на-Дону, 9–12 октября 2006 г. — Ростов-на-Дону, 2006г. — С. 393–395.
- Сон М. О.** Экзотические моллюски (Mollusca: Bivalvia, Gastropoda) в пресных и солоноватых водах Украины // Эколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Вип. 2. — Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006д. — С. 308–311.
- Стадниченко А. П.** К экологии *Pettancylus australicus* (Tate) (Bulinidae, Migratestinae) — недавнего вселенца в пресные воды СССР // Фауна и экология животных Кавказа. — Орджоникидзе: Б. и., 1987. — С. 31–36.
- Стадниченко А. П.** Обзор фауны пресноводных моллюсков Крыма // Вестн. зоол. — 1979. — 13, 4. — С. 44–49.
- Старобогатов Я. И.** Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. — 20. — М.: ВИНТИ, 1985. — С. 1–94.
- Старобогатов Я. И.** Систематика и палеонтология // Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. — М.: Наука, 1994. — С. 18–46.
- Старобогатов Я. И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 392 с.
- Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М.** Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. — Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. — СПб: Наука, 2004. — С. 9–491.
- Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Затравкин М. Н.** Состав семейства Physidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Сибири и Дальнего Востока СССР (с замечаниями о европейских физидях) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1989. — 94, 1. — С. 62–76.
- Старобогатов Я. И., Фильчаков В. А., Антонова Л. А., Пирогов В. В.** Новые данные о моллюсках и высших ракообразных дельты Волги // Вестн. зоол. — 1994. — 28, 4–5. — С. 8–12.
- Филипенко С. И., Лейдерман А. И.** Динамика развития популяции дрейссены в Кучурганском водохранилище-охладителе Молдавской ГРЭС // Academician Leo Berg. — 130. — Bender: Eco-Tiras, 2006. — P. 116–118.
- Халиман И. А., Анистратенко В. В.** *Melanooides granifera* — еще один чужеродный вид моллюсков в фауне Украины // Вестн. зоол. — 2006. — 40, 4. — С. 320.
- Харченко Т. А.** Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. — 1995. — 31, 3. — С. 3–21.
- Цееб Я. Я.** Иван Иванович Пузанов // Гидробиол. журн. — 1965. — 1, 3. — С. 66–68.
- Цееб Я. Я., Алмазов А. М., Владимиров В. И.** Закономерности изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с зарегулированием стока Днепра и их влияние на биологическое и санитарное состояние водохранилищ // Гидробиол. журн.

- 1966. — 2, 3. — С. 3–18.
- Чухчин В. Д.** Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. — К.: Наук. думка, 1984. — 176 с.
- Юршиинец В. И., Корнюшин А. В.** Новый для фауны Украины вид двустворчатых моллюсков *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), его диагностика и возможные пути интродукции // Вестн. зоол. — 2001. — 35, 1. — С. 79–84.
- Яковлев В. Н.** Экспансия видов-вселенцев и эволюция экосистем крупных водохранилищ // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. Второго межд. симпозиума по изучению чужеродных видов. — Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. — С. 34.
- Aleksandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V.** Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine // Aquat. Aquat. invasions. — 2007. — In print.
- Anderson M.** Colorado River, Glen Canyon National Recreation Area // New Zealand Mudsnail in the Western USA: Conference 2002. — 2002. — P. 5–6.
- Anderson R.** An annotated list of the non-marine Mollusca of Britain and Ireland // J. of Conchol. — 2005. — 38, 6. — P. 607–637.
- Anistratenko V. V.** Is the European occurrence of *Potamopyrgus* (Gastropoda: Tateidae) anthropochorous or autochthonous? // Heldia, 1997. — 4. — Sonderheft 5. — P. 141–142.
- Baur B., Ringeis B.** Changes in gastropod assemblages in freshwater habitats in the vicinity of Basel (Switzerland) over 87 years // Hydrobiologia. — 2002. — 479. — P. 1–10.
- Beran L.** First record of *Sinanodonta woodiana* (Mollusca, Bivalvia) in the Czech Republic // Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae Praha. — 1997. — 61, 1. — P. 1–2.
- Boettger C. R.** La distribution actuelle de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith) en France // Journal de Conchyliologie. — 1954. — 94. — P. 31–38.
- Boettger C. R.** Uber die Ausbreitung der Muschel *Congeria cochleata* Nyst in europaischen Gewassern und ihr Auftreten im Nordostseekanal // Zoologischer Anzeiger. — 1933. — 101. — P. 43–48.
- Brancotte V., Vincent T.** Présence de *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) (Gastropoda, Hydrobiidae) dans la Loire, à Saint-Pryvé (Loiret, France) // Recherches Naturalistes en Région Centre. — 2002. — 11. — P. 49–51.
- Bunje P. M. E.** Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae) // Mol. Ecol. — 2005. — 14. — P. 4323–4340.
- Bunje P. M. E., Lindberg D. R.** Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development // Mol. Phylogenet. Evol. — 2007. — 42. — P. 373–387.
- Carlton J. T.** Introduced marine and estuarine molluscs of North America: An end-of-the-20th-century perspective // J. of Shellfish Res. — 1992. — 11. — P. 489–505.

- Čejka T. First record of the New Zealand mollusk *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843), (Gastropoda: Hydrobiidae) from the Slovak section of the Dunaj river // *Biologia*, Bratislava. — 1994. — **49**. — P. 657–658.
- Chapman J. W., Miller T. W., Coan E. V. Live seafood species as recipes for invasion // *Conserv. Biol.* — 2003. — **17**, 5. — P. 1386–1395.
- Coadă V., Popa V. Diversitatea malacologică a fluviului Nistru în porțiunea or. Otaci — or. Vadul-lui-Vodă // *Academician Leo Berg*. — **130**. — Bender: Eco-Tiras, 2006. — P. 66–68.
- Csanyi B. Spreading invaders along the Danubian highway: first record of *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) and *C. fluminalis* (O. F. Müller, 1774) in Hungary (Mollusca: Bivalvia) // *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*. — 1998–1999. — **23**. — P. 343–345.
- Darr A., Zettler M. L. Erstnachweis von *Congeria leucophaeata* (Conrad, 1831) in Mecklenburg-Vorpommern (Bivalvia: Dreissenidae) // *Malakologische Abhandlungen*. — 2000. — **20**. — P. 197–200.
- Devin S., Bollache L., Noel P.-Y., Beisel J.-N. Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates // *Hydrobiologia*. — 2005. — **551**. — P. 137–146.
- Dillon R. T. J., Wethington A. R., Rhett J. M., Smith T. P. Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra* // *Invertebrate Biology*. — 2002. — **121**. — P. 226–234.
- Domagała J., Łabecka A. M., Pilecka-Rapacz M., Migdalska B. *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) — a species new to the Polish malacofauna // *Folia Malacologica*. — 2004. — **12**, 3. — P. 145–148.
- Fabbri R., Landi L. Nuove segnalazioni di molluschi, crostacei e pesci esotici in Emilia-Romagna e prima segnalazione di *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) in Italia // *Quaderni di Studi e Notizie di Storia Naturale della Romagna*. — 1999. — **12**. — P. 9–20.
- Facon B., Pointier J.-P., Glaubrecht M., Poux C., Jarne P., David P. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic thiarid snails // *Mol. Ecol.* — 2003. — **12**. — P. 3027–3039.
- Falkner G., Proschwitz T. von. A record of *Ferrissia (Pettancyclus) clessiniana* (Jickelli) in Sweden, with remarks on the identity and distribution of the European *Ferrissia* species // *J. of Conchol.* — 1995. — **36**, 3. — P. 39–41.
- Falk-Petersen J., Bohn T., Sandlund O. T. On the numerous concepts in invasion biology // *Biol. Invasions*. — 2006. — **8**. — P. 1409–1424.
- Gelembiuk G. W., May G. E., Lee C. E. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // *Mol. Ecol.* — 2006. — **15**. — P. 1033–1050.
- Girardi H., Ledoux J. Presence d'*Anodonta woodiana* (Lea) en France (Mollusques, Lamellibranches, Unionidae) // *Bull. Mens. Soc. Linn.* — Lion, 1989. — **58**, 9. — P. 289–291.

- Glöer P., Zeittler M. L. Kommentierte Artenliste der Süßwassermollusken // *Deutschlands Malacologische Abhandlungen*. — 2005. — **23**. — P. 3–23.
- Gollasch S., Nehring S. National checklist for aquatic alien species in Germany // *Aquat. Invasions*. — 2006. — **1**, 4. — P. 245–269.
- Gomoiu M.-T., Begun T., Paraschiv G.-M., Opreanu P., Sosnovschi E. Contributions to the knowledge of the mollusk populations in the Razelm-Sinoe lagoonal complex (Romania) // *International Symposium of Malacology*. Sibiu, Romania (19–22 August, 2004). — Sibiu, 2004. — P. 48.
- Grigorovich I. A., Macisaac H. J., Shadrin N. V., Mills E. L. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* — 2002. — **59**. — P. 1189–1208.
- Grossu A. V. *Potamopyrgus jenkinsi*, gastropod nou pentru apele continentale ale Republicii Populare Romine // *Communicare Acad. R. P. R.* — 1951. — **1**, 7. — P. 593–596.
- Guelmino J. *Anodonta woodiana woodiana* Lea, 1834 (Mollusca: Bivalvia) prvi nalaz u donjem toku Tise // *Matica Srpska Prestampans iz zbornica matice srpske za prirodne Nauke Broj*. — 1991. — P. 80.
- Haesloop U. Establishment of the Asiatic clam *Corbicula cf. fluminalis* in the Tidal Weser River (N. Germany) // *Arch. Hydrobiol.* — 1992. — **126**, 2. — P. 175–180.
- Harada E., Nishino M. Differences in inhalant siphonal papillae among the Japanese species of *Corbicula* (Mollusca: Bivalvia) // *Publications of Seto Marine Biology Laboratory*. — 1995. — **36**, 6. — P. 389–408.
- Hartog Den C., Van den Brink F. W. B., Van der Velde G. Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? // *J. of Nat. Hist.* — 1992. — **26**. — P. 1121–1129.
- Hubenov Z. Corbiculidae — a new family to the Bulgarian recent malacofauna (Mollusca: Bivalvia) // *Acta zool. bulg.* — 2001. — **53**, 3. — P. 61–66.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. **International Code of Zoological Nomenclature**. Fourth Edition adopted by the International Union of Biological Sciences. The International Trust for Zoological Nomenclature, London. xxix + 306 pp.
- Jacobsen R., Forbes V. E. Clonal variation in life-history traits and feeding rates in the gastropod, *Potamopyrgus antipodarum*: performance across a salinity gradient // *Functional Ecology*. — 1997. — **11**. — P. 260–267.
- Jørgensen A., Kristensen T. K., Stothard J. R. An investigation of the “Anacyloplanorbidae” (Gastropoda, Pulmonata, Hygrophila): preliminary evidence from DNA sequence data // *Mol. Phylogenet. Evol.* — 2004. — **32**. — P. 778–787.
- Kinzelbach R. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae) // *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*. — 1991. — **29**. — P. 215–228.
- Kinzelbach R. Neue Nachweise der Flachen Mützenschnecke *Ferrissia wautieri* (Mirolli 1960) im Rhein-Einzugsgebiet und im Vorderen Orient. — *Hess. faun. Br.* — 1984. — **4**, 2. — P. 20–23.

- Kolar C. S., Lodge D. M.** Progress in invasion biology: Predicting invaders // Trends Ecol. Evol. — 2001. — **16**, 4. — P. 199–204.
- Komaru A., Konishi K., Kawamura K., Sakai H.** Morphological remarks on a *Corbicula* species collected in Saga Prefecture // Japan. Bulletin of the National Research Institute of Aquaculture. — 1998. — **27**. — P. 37–41.
- Korniushin A. V.** A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections // Hydrobiologia. — 2004. — **529**, 1. — P. 255–270.
- Košel V.** The first record of *Anodonta woodiana* (Mollusca, Bivalvia) in Slovakia // Acta zoologica Universitatis Comenianae Bratislava. — 1995. — **39**. — P. 3–7.
- Kučař P.** *Potamopyrgus jenkinsi* poprvé v Československu // Živa. — 1983. — **1**. — P. 23.
- Kuiper J. G. J.** The Sphaeriidae of Australia // Basteria. — 1983. — **47**. — P. 3–52.
- Łabęcka A. M., Domagała J., Pilecka-Rapacz M.** First record of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Poland // Folia Malacologica. — 2005. — **13**, 1. — P. 25–27.
- Laine A. O., Mattila J., Lehikoinen A.** First record of the brackish water dreissenid bivalve *Mytilopsis leucophaeata* in the northern Baltic Sea // Aquat. Invasions. — 2006. — **1**, 1. — P. 38–41.
- Lee C. E., Bell M. A.** Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // TREE. — 1999. — **14**, 7. — P. 284–288.
- Lee T., Siripattawan S., Ituarte C. F., O'Foighil D.** Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World // Amer. Malac. Bull. — 2005. — **20**, 1–2. — P. 113–122.
- Leppäkoski E., Olenin S.** The meltdown of biogeographical peculiarities of the Baltic Sea: The interaction of natural and men-made processes // Ambio. — 2001. — **30**. — P. 202–209.
- Lindholm W. A.** Materialien zur Molluskenfauna von Südwestrussland, Polen und der Krim // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. — 1908. — **31**. — С. 199–232.
- Madsen H., Frandsen F.** The spread of freshwater snails including those of medical and veterinary importance // Acta Tropica. — 1989. — **46**. — P. 139–146.
- Manganelli G., Bodon M., Favilli L., Castagnolo L., Giusti F.** Checklist delle specie della fauna d'Italia, molluschi terrestri e d'acqua dolce. Errata ed addenda, 1 // Bollettino Malacologico. — 1998. — **33**, 9–12. — P. 151–156.
- Marelli D. C., Gray S.** Conchological redescription of *Mytilopsis sallei* and *Mytilopsis leucophaeata* of the brackish Western Atlantic (Bivalvia: Dreissenidae) // Veliger. — 1983. — **25**. — P. 185–193.
- Mastitsky S. E., Samoilenko V. M.** The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new Ponto-Caspian species in Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquat. invasions. — 2006. — **1**, 3. — P. 161–170.

- May B., Marsden J. E.** Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes // Can. J. of Fish. Aquat. Sci. — 1992. — **49**. — P. 1501–1506.
- Meier-Brook C.** Artauffassungen in Bereich der limnischen Mollusken und ihr Wand im 20. Jahrhundert // Arch. Moll. — 1993. — **122**. — P. 133–147.
- Melnychenko R., Pavlyuchenko O., Stadnichenko A.** The distribution, morphology and peculiarities of ecology of new in the fauna of Ukraine species *Sinanodonta woodiana* (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) // Molluscs, Quaternary, faunal changes and environmental dynamics. A Symposium on occasion of 80th birthdays of Vojen Lozek. — Prague, 25–28 July 2005. — P. 23–24.
- Micu D., Telembici A.** First record of *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1897) from the Romanian stretch of River Danube // International Symposium of Malacology. Sibiu, Romania (19–22 August 2004). — Sibiu, 2004. — P. 48.
- Morton B.** *Corbicula* in Asia — an updated synthesis // Am. Malacol. Bull., Special Edition. — 1986. — **2**. — P. 113–124.
- Morton B.** *Corbicula* in Asia // Proceedings of the First International Corbicula Symposium. Texas Christian University Research Foundation, Fort Worth. — 1979. — P. 15–38.
- Morton B., Tan K. S.** *Brachiodontes striatulus* (Bivalvia: Mitilidae) introduced into Singapore // The Raffles Bulletin of Zoology. — 2006. — **54**, 2. — P. 435–439.
- Müller O. F.** Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusorium, helminthicorum et testaceorum, non marinorum, succincta historia, Vol. 2, Testacea. — Havnie et Lipsiae, 1774. — 214 p.
- Murray H. D.** *Tarebia granifera* and *Melanoides tuberculata* in Texas // Bull. Am. Malac. Union. — 1964. — P. 15–16.
- Nehring S.** Four arguments why so many alien species settle into estuaries, with special reference to the German river Elbe // Helgol. Mar. Res. — 2006. — **60**. — P. 127–134.
- Oliver P. G., Holmes A. M., Mettam C.** *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad 1831) (Bivalvia: Dreissenoida). A species new to the British fauna // J. of Conchol. — 1998. — **36**. — P. 13–18.
- Orlova M. I., Therriault T. W., Antonov P. I., Shcherbina G. K.** Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquat. Ecol. — 2005. — **39**. — P. 401–418.
- Paavola M., Olenin S., Leppäkoski E.** Are invasive species most successful in habitats of native species across European brackish water seas? // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 2005. — **64**. — P. 738–750.
- Panov V. E., Gollasch S.** Aquatic Invasions — the new European journal of applied research on biological invasions in aquatic ecosystems // Aquat. Invasions. — 2006. — **1**, 1. — С. 1–3.
- Paunovic M., Csányi B., Simic V., Stojanovic B., Cakic P.** Distribution of *Anodonta* (*Sinanodonta*) *woodiana* (Rea, 1834) in inland waters of Serbia // Aquat. Invasions. — 2006. — **1**, 3. — P. 154–160.

- Persat H., Keith P.** La répartition géographique des poissons d'eau douce en France: qui est autochtone et qui ne l'est pas? // Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture. — 1997. — **344/345**. — P. 15–32.
- Petro E.** The occurrence of *Anodonta woodiana woodiana* Lea, 1834 in Hungary // Allattani Közlemények. — 1984. — **71 (84)**. — P. 189–191.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B.** Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia) // J. Evol. Biol. — 2002. — **15**. — P. 1–13.
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D.** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States // Ecological Economics. — 2005. — **52**. — P. 273–288.
- Pinter L.** *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. Smith) in Ungarn // Soosiana. — 1978. — **6**. — P. 15.
- Pointier J. P.** Conchological studies of *Thiara (Melanoides) tuberculata* (Mollusca: Gastropoda: Thiariidae) in the French West Indies // Walkerana. — 1989. — **3**. — P. 203–209.
- Pointier J. P., Samadi S., Jarne P., Delay B.** Introduction and spread of *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) in Martinique, French West Indies // Biodiversity and Conservation. — 1998. — **7**. — P. 1277–1290.
- Pointier J. P., Pernot A. F., Thaler L., Delay B.** Invasion of the Martinique Island by the parthenogenetic snail *Melanoides tuberculata* and succession of morphs // Acta Oecologica. — 1993. — **14**. — P. 33–42.
- Protasov A. A., Afanasiev S. A., Sinicyna O. O., Zdanovski B.** Composition and fluctuation of benthic communities // Arch. Ryb. Pol. — 1994. — **2, 2**. — P. 257–284.
- Rabitsch W., Essl F.** Biological invasions in Austria: patterns and case studies // Biol. Invasions. — 2006. — **8**. — P. 295–308.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Bij de Vaate A.** Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the river Rhine // Archiv für Hydrobiologie. — 2000. — **149**. — P. 403–420.
- Reischutz P. L.** Vorschlag für deutsche Namen der in Österreich nachgewiesenen Schnecken- und Muschelarten. Nachrichtenblatt der Ersten orarlberger // Malakologischen Gesellschaft. — 1998. — **6**. — P. 31–44.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M. L., Moreteau J. C.** Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers // Mol. Ecol. — 2000. — **9**. — P. 2009–2016.
- Ricciardi A., MacIsaac H. J.** Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species // Trends Ecol. Evol. — 2000. — **16**. — P. 62–65.
- Salgado-Barraga J., Toledano-Granados A.** The false mussel *Mytilopsis adamsi* Morrison, 1946 (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) in the Pacific waters of Mexico: a case of biological invasion // Hydrobiologia. — 2006. — **563**. — P. 1–7.

- Samadi S., Mavarez J., Pointier J. P., Delay B., Jarne P.** Microsatellite and morphological analysis of population structure in the parthenogenetic freshwater snail *Melanoides tuberculata*: insights into the creation of variability // Mol. Ecol. — 1999. — **8**. — P. 1141–1153.
- Sarkany-Kiss A.** *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) a new species in Romania (Bivalvia, Unionacea) // Travaux du Museum d'Histoire Naturelle — «Grigore-Antipa». — 1986. — **28**. — P. 15–17.
- Schlesch H.** Bemerkungen über die Verbreitung der Süßwasser- und Meeresmollusken im östlichen Ostseegebiet // Tartu Loodusuurijate Seltsi Aruaned. — 1937. — **43**. — P. 37–64.
- Šefrová H., Laštůvka Z.** Catalogue of alien animal species in the Czech Republic // Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis. — 2005. — **53, 4**. — P. 151–170.
- Simberloff D., Von Holle B.** Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? // Biol. Invasions. — 1994. — **1**. — P. 21–32.
- Skolka M.** Increase of biodiversity by immigration — new species in the Romanian fauna — *Beroe ovata*, *Corbicula fluminea*, *Doridella obscura*, *Eriocheir sinensis*, *Callinectes sapidus* // Univ. Bacău, Studii și Cerc. de Biol. — 1998. — **4**. — P. 235–240.
- Smith D. G., Boss K. J.** The occurrence of *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Veneroidea, Dreissenidae) in Southern New England // Veliger. — 1996. — **39**. — P. 259–360.
- Son M. O.** Studies on Pulmonata in steep waterbodies of South-West Ukraine // International Symposium of Malacology. Sibiu, Romania (19–22 August 2004). — Sibiu, 2004. — P. 68.
- Son M. O.** Invasive molluscs in Danube Delta // Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century. Book of abstracts, a brief G. G. Winberg's biography and bibliography. — St. Petersburg, 2005a. — P. 90.
- Son M. O.** Molluscs of genus *Theodoxus* Montfort, 1810 (Gastropoda, Neritidae) of Ukrainian Black Sea Coast and hypothesis of its descent in Black Sea bays // Molluscs, Quaternary, faunal changes and environmental dynamics. A Symposium on occasion of 80th birthdays of Vojen Lozek. — Prague, 25–28 July 2005b. — P. 31.
- Son M. O.** North American freshwater limpet *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) — the cryptic invader in the Northern Black Sea Region // Aquat. invasions. — 2007. — **2, 1**. — P. 55–58.
- Souza de J. R. B., Rocha da C. M. C., Lima de M. P. R.** Ocorrência do bivalve exótico *Mytilopsis leucophaeta* (Conrad) (Mollusca: Bivalvia), no Brasil // Revista Brasileira de Zoologia. — 2005. — **22, 4**. — P. 1204–1206.
- Städler T., Frye M., Neiman M., Lively C. M.** Mitochondrial haplotypes and the New Zealand origin of clonal European *Potamopyrgus*, an invasive aquatic snail // Mol. Ecol. — 2005. — **14**. — P. 2465–2473.
- Stohlgren T. J., Schnase J. L.** Risk Analysis for Biological Hazards: What We Need to Know about Invasive Species // Risk Analysis. — 2006. — **26, 1**. — P. 163–173.

- Swinnen F., Leynen M., Sablon R., Duvivier L., Vanmaele R.** The Asiatic clam *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in Belgium // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belgique Biol.; Bull. K. Belgisch. Inst. Nat. Biol. — 1998. — **68**. — P. 47–53.
- Tan K. S., Morton B.** The invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) introduced to Singapore and Johor Bahru, Malaysia // The Raffles Bulletin of Zoology. — 2006. — **54**, 2. — P. 429–434.
- Taylor D. W., Sitnikova T.** Studies on Physidae (Gastropoda: Hygrophila) in Siberia, Ukraine and Mongolia // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. — Житомир: Волинь, 2004. — С. 218–219.
- Therriault T. W., Docker M. F., Orlova M. I., Heath D. D., MacIsaac H. J.** Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Mol. Phylogenet. Evol. — 2004. — **30**, 3. — P. 479–489.
- Tittizer Th., Taxacher M.** Erstnachweis von *Corbicula fluminea/fluminalis* (Müller, 1774) (Corbiculidae, Mollusca) in der Donau // Lauterbornia. — 1997. — **31**. — P. 103–107.
- Vaate Bij De A., Greijdanus-Klaas M.** The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands // Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam. — 1990. — **13**. — P. 13–16.
- Vaate Bij de A., Jazdzewski K., Ketelaars H. A. M., Gollasch S., Velde Van der G.** Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Can. J. of Fish. Aquat. Sci. — 2002. — **59**. — P. 1159–1174.
- Velde Van der G., Roelofs J. G. M.** *Ferrissia wautieri* (Gastropoda, Basommatophora) in the Netherlands // Basteria. — 1977. — **41**, 5–6. — P. 73–80.
- Verween A., Vincx M., Mees J., Degraer S.** Seasonal variability of *Mytilopsis leucophaeata* larvae in the harbor of Antwerp: implications for ecologically and economically sound biofouling control // Belgian Journal of Zoology. — 2005. — **135**. — P. 91–93.
- Vincent T., Brancotte V.** Répartition actuelle et modes de progression de *Corbicula* spp. en France // Bull. Soc. Fr. — 2002. — **127**, 3. — P. 241–252.
- Vrabec V., Cejka T., Sporka F., Hamerlik L., Kral D.** First records of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) from Slovakia with a note about its dispersion in Central Europe // Biológia. — 2003. — **58**, 5. — P. 942–965.
- Walther A. C., Lee T., Burch J. B., O'Diarmid F.** *Acroloxus lacustris* is not an ancyliid: A case of misidentification involving the cryptic invader *Ferrissia fragilis* (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila) // Mol. Phylogenet. Evol. — 2006a. — **39**. — P. 271–275.
- Walther A. C., Lee T., Burch J. B., O'Diarmid F.** Confirmation that the North American ancyliid *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) is a cryptic invader of European and East Asian freshwater ecosystems // J. Mollus. Stud. — 2006b. — **72**. — P. 318–321.

- Watters G. T.** A synthesis and review of the expanding range of the Asian freshwater mussel *Anodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) // Veliger. — 1997a. — **40**. — P. 152–156.
- Watters G. Th.** Metamorphosis of freshwater mussel glochidia (Bivalvia: Unionidae) on Amphibians and Exotic Fishes // Am. Midl. Nat. — 1997b. — **139**, 1. — C. 49–57.
- Wautier J.** Premières données sur la répartition en Europe de *Ferrissia wautieri* (Gastropoda, Ancyliidae) // Bulletin de la société zoologique de France. — 1974. — **99**, 4. — P. 715–723.
- Yildirim M. Z.** Türkiye Prosobranchia (Gastropoda: Mollusca) türleri ve zoocoğrafik yayılışları. 1. Tatlı ve Acı Sular // Turk. J. of Zool. — 1999. — **23**. — P. 877–900.
- Yildirim M. Z., Gümüş B. A., Kebapçı Ü., Koca S. B.** The basommatophoran pulmonate species (Mollusca: Gastropoda) of Turkey // Turk. J. of Zool. — 2006. — **30**. — P. 445–458.
- Yusa Y., Sugiura N., Wada T.** Predatory potential of freshwater animals on an invasive agricultural pest, the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in southern Japan // Biol. Invasions. — 2006. — **8**. — P. 137–147.

Научное издание

М. О. Сон

**Моллюски-вселенцы
в пресных и солоноватых водах
Северного Причерноморья**

Монография

Верстка

С. Б. Кобринская

Корректор

С. Н. Митина

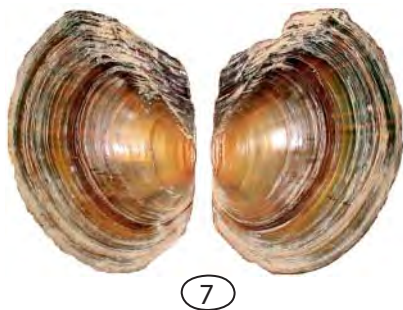
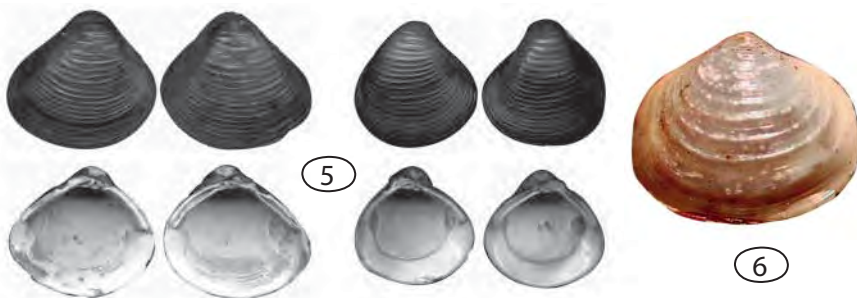
Подписано в печать 18.06.2007. Формат 60×84¹/₁₆
Гарнитура Petersburg. Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл. печ. л. 7,67. Тираж 300 экз. Заказ № ??

Отпечатано с оригинал-макета
в типографии издательства «Друк»

*Одесса, ул. Канатная, 83, оф. 709,
тел. (048) 728-37-50*

Приложение 1

Фотографии моллюсков





9



10



11



12



13



14



15



16



17



18





19



20



21



22



23



24



25