

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Программа Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»
Зоологический институт РАН

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ В ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Под редакцией
академика РАН А.Ф. Алимова
и Н.Г. Богуцкой

Товарищество научных изданий КМК
Москва – Санкт-Петербург ❖ 2004

Коллектив авторов: *А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая, М.И. Орлова, В.Ф. Зайцев, С.Я. Резник, В.Е. Панов, А.Э. Айрапетьяни, Н.В. Аладин, В.Я. Бергер, Н.А. Березина, В.С. Болдырев, П.В. Большагин, Д.Е. Быченков, Д.В. Гельтман, С.М. Голубков, В.И. Гонтарь, М.Б. Дианов, Л.В. Жакова, О.В. Ковалев, О.Е. Кравченко, П.И. Крылов, Л.А. Кудерский, А.Л. Лобанов, А.М. Насека, Е.Н. Науменко, А.Д. Наумов, В.А. Паевский, И.С. Плотников, Ю.Ю. Полунина, А.А. Протасов, В.Г. Сиделева, А.О. Смуров, В.В. Сподарева, П.П. Стрелков, И.В. Телеи, А.Н. Тельпуховский, Т.У. Турриот, И.М. Фокин, Т.А. Харченко, Н.В. Шадрин, Ф.М. Шакирова, В.С. Шестаков*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ В ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.

Монография обобщает многолетние результаты работ Зоологического института Российской академии наук и его партнеров в области изучения формирования биоразнообразия в водных и наземных экосистемах под влиянием чужеродных видов. В книге на современном уровне проанализирована и систематизирована терминология, характеризующая предмет и различные аспекты инвазионной биологии, дано общее представление о биологических инвазиях как частном случае расселения организмов и оценены масштабы этого явления. В ряде разделов книги проанализированы основные причины и закономерности процесса антропогенного расселения видов в сравнении с естественным на примере конкретных видов и надвидовых таксонов в условиях конкретных водных и наземных экосистем. Особенное внимание уделено значению видов-вселенцев в формировании фаун и флор, влиянию на структурно-функциональные характеристики экосистем. Дана также оценка возможностей применения информационных технологий в изучении чужеродных видов. Книга содержит обширный новый фактический материал по отдельным аспектам биологических инвазий и представляет интерес для широкого круга читателей и специалистов в области зоологии, ботаники, гидробиологии, систематики, биогеографии, экологии и эволюции, для специалистов в управлении водными и наземными биологическими ресурсами, а также для преподавателей и студентов высших учебных заведений.

Библиография содержит 1530 назв., ил. 51, табл. 31.

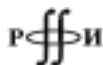
Редакционная коллегия:

А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая

Рецензенты:

акад. РАН С.Г. Инге-Вечтомов (Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербургский научный центр РАН),
проф. С.Н. Оленин (Клайпедский университет, Литва)
проф., д.б.н В.Р. Дольник (Зоологический институт РАН)

*Издание осуществлено при поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований по проекту № 04-04-62037*



© Коллектив авторов, 2004

© Зоологический институт РАН, 2004

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2004

ISBN 5-87317-158-0

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Programme of the Presidium of RAN «Scientific Bases
of the Conservation of Biodiversity of Russia»
Zoological Institute RAN

**BIOLOGICAL INVASIONS
IN AQUATIC AND TERRESTRIAL
ECOSYSTEMS**

Edited by
A.F. Alimov and N.G. Bogutskaya

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow – Saint Petersburg ❖ 2004

A.F. Alimov, N.G. Bogutskaya, M.I. Orlova, V.F. Zaitzev, S.Ya. Reznik, V.E. Panov, A.E. Airapetyants, N.V. Aladin, V.Ya. Berger, N.A. Berezina, V.S. Boldyrev, P.V. Bolshagin, D.E. Bychenkov, D.V. Geltman, S.M. Golubkov, V.I. Gontar, M.B. Dianov, L.V. Zhakova, O.V. Kovaliev, O.E. Kravchenko, P.I. Krylov, L.A. Kudersky, A.L. Lobanov, A.M. Naseka, E.N. Naumenko, A.D. Naumov, V.A. Paevsky, I.S. Plotnikov, Yu. Yu. Polunina, A.A. Protasov, V.G. Sideleva, V.V. Spodareva, A.O. Smurov, P.P. Strelkov, I.V. Telesh, A.N. Telpukhovskiy, T.W. Therriault, I.M. Fokin, T.A. Kharchenko, N.V. Shadrin, F.M. Shakirova, V.S. Shestakov.

BIOLOGICAL INVASIONS IN AQUATIC AND TERRESTRIAL ECOSYSTEMS.

Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2004. 436 p.

The monograph generalizes results of long-term research conducted by the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and its partners in studies of formation of biodiversity in aquatic and terrestrial ecosystems under the influence of non-indigenous species. The book analyzes and systematizes terminology and definitions characterizing the subject and different aspects of invasion biology. Assessed is the general idea of biological invasions as a particular case of dispersal of organisms and scale of this phenomenon. In a number of chapters of the book the major reasons and regularities of the process of anthropogenic dispersal of species are analyzed as compared to natural ones by the example of individual species and superspecies taxa under conditions of particular water and terrestrial ecosystems. Special emphasis is placed on invasive species in formation of faunas and floras, influences on structural-functional characteristics of ecosystems. Assessment of possibilities of application of information technologies in the study of invasive species is given. The book contains extensive new factual material on separate aspects of biological invasions, and is of interest to a wide audience and specialists in management of aquatic and terrestrial biological resources, and also for teachers and students of higher educational institutions.

References include 1529 titles, Il. 51, Table 31.

Editorial Board:

A.F. Alimov, N.G. Bogutskaya

Reviewers:

Acad. RAS S.G. Inge-Vechtomov (St. Petersburg University,

St. Petersburg Scientific Centre RAS)

Prof. S.N. Olenin (Klaipeda University, Lithuania)

Prof. V.R. Dol'nik (Zoological Institute RAS)

Введение

В XX столетии биологические инвазии различных организмов в результате интенсификации промышленности, сельского хозяйства и экономических отношений стали причиной изменения границ биогеографических областей. Рост народонаселения планеты и повышение уровня технической и энергетической вооруженности человека послужил основой колоссальных изменений экосистем. Проблема антропогенной трансформации естественных систем тесно связана с различными политическими, экономическими и культурными процессами: говорят даже об антропогенной эволюции экосистем (Миркин, Наумова, 2001) и новом типе биоразнообразия — ксеноразнообразии, образованном чужеродными видами (Leppkoski, Olenin, 2000). Особое внимание уделяется повреждающему аспекту вселения чужеродных видов. Инвазии адвентивных организмов признаны одними из ведущих факторов трансформации природных экосистем и являются платой за создание высокопродуктивных агроценозов, повышение эффективности гидростроительства, торговли сельскохозяйственной продукцией и экзотическими организмами, туризма, звероводства и аквакультуры, спортивного лова и охоты. В историческое время мы наблюдаем не просто быстрое изменение видового разнообразия отдельных экосистем, но и необратимое преобразование ландшафтов целых регионов (Средиземноморья, Новой Зеландии, зоны экваториальных лесов в целом, прерий Северной Америки, бассейна Аральского моря и т.д.).

Используя концепцию К.Б. Городкова (1997) о динамическом взаимодействии ареалов разных видов, можно говорить о том, что, по-видимому, никогда ни один вид не оказывал столь сильного и специфического ареалогенного воздействия, как *Homo sapiens*. С точки зрения межвидовых отношений, человек выступает как сильнейший конструктор, особенно аменсал (через формирование антропогенных ландшафтов и, соответственно, разрушение естественных биоценозов, загрязнение среды, вырубки, перевыпас, пожары и др.), а также как хищник (охота, рыболовство и т. д.). Очень велика роль человека как мутуалиста (разведение домашних животных, культурных растений и др., которые, в свою очередь, оказывают заметное влияние на природную среду). Процветают также виды-комменсалы человека, очень большое значение приобретают антропохоры и синантропы. Наконец, под воздействием человека идет ускоренное формообразование (селекция domestикатов, включая локальные расы, породы, сорта и т.д., появление новых сорняков и вредителей, формирование устойчивости к пестицидам и инсектицидам).

Глобальный характер антропогенного распространения видов растений и животных все более очевиден, особенно сейчас, в эпоху так называемой глобализации процессов мирового развития, обостренного войнами регионального характера, которые способствуют переносу большого числа не контролируемых карантинными службами организмов, в том числе и патогенных (с беженцами из стран, участвующих в конфликтах, с военными и гражданскими грузами, направляемыми в разные части света, и т.п.).

Изучение закономерностей протекания биологических инвазий становится специальной областью биологических исследований. Этот процесс затронул и тер-

риторию бывшего СССР, занимающего основную часть Северной Евразии. Только в последние три года в Российской Федерации проведено несколько международных конференций (http://www.zin.ru/projects/invasions/rc_news.htm). К их числу следует, прежде всего, отнести международный американо-российский семинар по инвазионным видам, проходивший в Институте биологии внутренних вод РАН 27–30 августа 2001 г., где был очерчен основной круг наиболее важных направлений исследований чужеродных видов в рамках международного сотрудничества. Основные итоги исследования видов-вселенцев в наземных и водных экосистемах были подведены на заседании круглого стола, проходившего 4–6 июня 2002 г. в Институте проблем экологии и эволюции РАН с участием представителей учреждений РАН, других министерств и ведомств, а также на открытом заседании Совета по проблемам общей биологии Санкт-Петербургского научного центра РАН “Биологические инвазии в наземных и водных экосистемах” 5 декабря 2002 г. В 2003 г. состоялись конференции “Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ” (Новиков, Щербаков, 2003) и “Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны” (Матишов и др., 2003). Эти встречи показали, в частности, необходимость разработки унифицированной терминологии.

Показательно также и то, что ряд международных научных обществ имеет в своей структуре секции и рабочие группы по чужеродным организмам, а международные конференции, организуемые этими обществами, как правило, посвящают одну из своих секций вопросам биоинвазий. Существуют также специальные конференции, посвященные только биологическим инвазиям, например, “International zebra mussel and aquatic nuisance species conference” и “International Marine Bioinvasions Conference”, заседания которых проходят ежегодно в США и Канаде, куда приглашаются и европейские ученые. С 1969 г. проводятся регулярные международные симпозиумы по биологическому контролю сорняков (International Symposium on Biological Control of Weeds), посвященные почти исключительно проблеме борьбы с инвазионной сорной растительностью.

Можно предположить, что настоящий период изучения инвазий следует охарактеризовать как переходный от описаний фактов вселения видов в новые районы к анализу причин и последствий этого явления. В 2000 г. был опубликован сборник трудов “Виды-вселенцы в европейских морях СССР” по итогам конференции, проходившей в Мурманском биологическом институте (Матишов, Денисов, 2000). В 2002 г. выпущена коллективная монография “Invasive aquatic species in Europe. Distribution, impacts and management” (Leppkoski et al., 2002), где представлены исследования большинства ученых, занимающихся биологическими инвазиями в водных экосистемах Европы.

В Зоологическом институте РАН (ЗИН РАН) изучение основных закономерностей расширения ареала видами животных, частным случаем которого и является биологическая инвазия в нашем понимании, имеет богатую предысторию. Начало систематическому накоплению сведений о распространении животных на территории Российской империи было положено экспедициями Императорского Зоологического музея под руководством Д.Г. Мессершмидта, И.Г. Гмелина, Г.В. Стеллера, С.П. Крашенинникова, П.С. Палласа и многих других великих российских

зоологов. В частности, в 1769 г. П.С. Палласом был описан один из наиболее известных видов среди тех, которые считаются теперь инвазионными, — *Dreissena polymorpha* (= *Mytilus polymorphus* Pallas). Появление ряда фундаментальных научных трудов по систематике, фаунистике, зоогеографии и экологии вряд ли было бы возможно без собираемых в течение более чем двух веков богатейших коллекций и описательных материалов Зоологического музея Императорской академии наук, а затем и Зоологического института СССР и РАН. Так, например, коллекции были использованы Н.А. Андрусовым при написании основополагающей монографии по ископаемым и рецентным группам сем. Dreissenidae (Андрусов, 1897). Именно в этом труде, благодаря всестороннему — морфология, филогения, экология, распространение, палеонтология — подходу к предмету исследований, автору удалось показать значение естественных (геологических и палеоклиматических) и антропогенных факторов в иммиграции и экспансии некоторых видов дрейссен в прошлом и в историческое время. Он отметил отдельные элементы сходства в явлениях, которые мы трактуем как “палеоинвазия” и “инвазия”. В ЗИН РАН в рамках многочисленных фаунистических и таксономических исследований продолжается накопление данных о распространении и расселении животных, что позволяет анализировать динамику ареалов в сравнительном аспекте. Кроме того, полевые наблюдения часто позволяют выявлять механизмы и векторы расселения. Эти сведения послужили основой многих работ, рассматривающих различные аспекты инвазий в широком смысле.

Отметим очень немногие из работ, сделанных в Петербурге, имеющих прямое или опосредованное, но, несомненно, важное значение в формировании представлений о биологической инвазии. Изучение и систематизация сведений о современном распространении отдельных таксонов и фаунистических комплексов рыб позволило Л.С. Бергу (1909, 1949 и др.) предложить свою схему зоогеографического районирования водоемов Евразии. Эта система не только достаточно универсальна и пригодна для анализа естественного распространения других групп водных животных, но и является отправной точкой в зоогеографических исследованиях чужеродной фауны внутренних водоемов. Материалы фундаментального труда В.А. Жадина и С.В. Герда (1961), посвященного системному описанию континентальных водоемов СССР и оценке изменений, произошедших в них в ходе гидростроительства, помогают пониманию причин экспансии ряда видов гидробионтов в меридиональном направлении. Обобщение результатов исследований прежних лет и анализ собственных фактических данных по ракообразным СССР позволили Е.Ф. Гурьяновой (1951) выдвинуть гипотезу о путях иммиграции ледниковых реликтов (палеоинвазии) в водоемы Евразии. Ее исследования, наряду с работами П.Л. Пирожникова (1937 и др.) по рыбам, можно считать важной предпосылкой разработки иммиграционной теории (Segestrele, 1962), описывающей причины, механизмы и последствия некоторых палеоинвазий в Евразии и Северной Америке.

Зоогеографическое направление исследований отражено в монографии Я.И. Старобогатова (1970), где, наряду с естественными причинами, обуславливающими распространение различных групп моллюсков в континентальных водоемах, подчеркивается важность антропогенного фактора. По его мнению, фактический ареал для

целого ряда видов много меньше потенциального. Такая разница между реальными и потенциальными возможностями видов обусловлена, в частности, наличием множественных географических барьеров и критических зон, в механическом преодолении которых антропогенные факторы в историческое время играют основную роль. Значение таких зон в биологических процессах на примере зоны критической солености в эстуарных экосистемах можно оценить, ознакомившись с книгой В.В. Хлебовича (1974), где на основе анализа экологии представителей широкого спектра таксономических групп выявлены причины распространения некоторых водных животных в чрезвычайно широком диапазоне значений соленостного фактора. Не затрагивая непосредственно проблему биологических инвазий, этот труд может иметь большое значение в будущих прогностических исследованиях. Основу таких прогнозов, несомненно, заложили работы И.И. Николаева (1951, 1963, 1974, 1979, 1985).

Особая область исследований — разработка основ “классического” биометода, т.е. интродукций естественных врагов для снижения плотности популяции инвазионного вида и уменьшения приносимого им ущерба. Среди сотрудников ЗИН РАН, уделявших особое внимание биометоду как таковому, следует в первую очередь упомянуть И.А. Рубцова, который был активным защитником и пропагандистом биологического метода борьбы и на протяжении многих лет своей жизни указывал на опасность злоупотребления инсектицидами и на необходимость разработки теоретических основ биологического метода борьбы с вредными насекомыми. В сущности, к теоретическим основам биологического метода борьбы с вредными насекомыми можно отнести, например, практически все работы многих поколений систематиков, занимавшихся как таксонами, позднее давшими практике агентов биометода (жесткокрылыми, перепончатокрылыми, двукрылыми), так и потенциальными объектами контроля — вредными насекомыми. В 1959 г. в Зоологическом институте была создана лаборатория экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода, которую возглавил Д.М. Штейнберг. Заложенные им основы научных направлений до сих пор разрабатываются его научными последователями и учениками. После Д.М. Штейнберга лабораторию в течение 40 лет возглавлял В.А. Заславский, непревзойденный специалист по экологии и физиологии насекомых. Исследования в области биологического контроля сорных растений в нашей стране были начаты в 70-х годах прошлого столетия О.В. Ковалевым, который и по сей день является авторитетнейшим ученым в разработке теории контроля сорных растений на основе моделирования сопряженной эволюции членистоногих-фитофагов и высших растений.

Большое внимание в ЗИН РАН уделяется инвазиям в водных экосистемах. В период с конца 1980-х до середины 1990-х гг. были проведены первые исследования видов-вселенцев в водной системе “Ладожское озеро – Нева – Невская губа – восточная часть Финского залива”, начавшиеся с обнаружения и изучения особенностей распространения байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* в Ладожском озере (Панов, 1994; Panov, 1996). При поддержке Ленкомэкологии и ФЦНТП “Биоразнообразие” были проведены первые работы по распространению и биологии чужеродных видов в эстуарии Невы, Ладожском и Псковско-Чудском озерах (Панов и др., 1997; Орлова и др., 1999; Panov et al., 1996; Krylov, Panov, 1997; Krylov et al., 1999; Panov et al., 2000). Одним из важных прикладных результатов этих работ было научное обо-

снование необходимости разработки и выполнения специальной региональной программы, направленной на решение проблемы биологического загрязнения в бассейне Финского залива (Алимов и др., 1998). Кроме того, впервые была обоснована необходимость специального учета чужеродных видов при проведении государственного гидробиологического мониторинга (Балушкина и др., 1999).

С 1998 г. начался период планомерных исследований распространения и биологии водных чужеродных видов, поддержанных первым в России грантом по данной тематике в рамках ФЦНТП “Биоразнообразия” (“Динамика биоразнообразия водных сообществ бассейна Балтийского моря под влиянием видов-вселенцев”). Эти исследования проводились группой сотрудников лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии под руководством академика РАН А.Ф. Алимова. Результаты были опубликованы в большой серии работ (Orlova et al., 1999; Panov, 1999a; Panov et al., 1999; Телеш и др., 2000, 2001; Алимов и др. 2001; Березина и др., 2001; Литвинчук и др., 2001; Орлова, Щербина, 2002; Панов, 2002; Orlova, 2002; Panov, Berezina, 2002; Reid, Orlova, 2002). В этот же период впервые была обоснована необходимость разработки национального плана действий по предотвращению интродукций чужеродных видов во внутренние и прибрежные воды России (Алимов и др., 2000) и разработаны основы системы мер защиты водной системы “Ладожское озеро – Нева – Невская губа – восточная часть Финского залива” от биологического загрязнения (Алимов и др., 2002). В 2001–2002 гг. ЗИН РАН и Санкт-Петербургским научным центром РАН были проведены международные семинары по проблемам биологического загрязнения акватории Невы, Невской губы и восточной части Финского залива с участием Комитета по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности администрации Санкт-Петербурга и Генерального консульства США в Санкт-Петербурге. Важным направлением работ было создание информационных систем для учета чужеродных видов, и впервые в России были созданы базы данных по водным чужеродным видам с ГИС-приложениями (Panov et al., 1999b; Панов и др., 2000) и тематический информационный сайт в сети Интернет (<http://www.zin.ru/projects/invasions/>).

Данная монография является результатом междисциплинарного, межинститутского и международного сотрудничества. В написании книги приняли участие ученые разных специальностей из организаций России, Украины, Туркменистана и Канады.

Материал в книге представлен следующим образом:

Глава 1. Общие представления о биологических интродукциях и инвазиях.

1.1. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат. Рассмотрены общие вопросы теории биологических инвазий. Проведен обзор основных проблем, связанных с феноменом антропогенного расселения организмов разных таксономических групп и интеграции их в новые экосистемы. Особое внимание уделено содержанию и обоснованию терминов, используемых при изучении инвазий. *А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая, М.И. Орлова, В.А. Паевский, С.Я. Резник (ЗИН РАН), О.Е. Кравченко (Всероссийский институт растениеводства), Д.В. Гельтман (Ботанический институт РАН).*

1.2. Биометод и биоразнообразие: два взгляда на проблему инвазий. Раздел посвящен обсуждению неоднозначности последствий расширения видового ареала, что делает весьма важной проблему способов и критериев оценки влияния чужеродных видов на естественные и антропогенные биоценозы. Обоснована необходимость комплексной количественной оценки влияния вселяемого вида на окружающую среду. При этом особую остроту приобретает проблема выбора критериев оценки позитивных и негативных последствий. В сравнительном плане рассмотрены экономические и экологические критерии для оценки последствий интродукций и инвазий, а также степень их влияния на биоразнообразие. **В.Ф. Зайцев, С.Я. Резник (ЗИН РАН).**

1.3. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия “ювенильных” таксонов. Предложена новая концепция формирования биосферных инвазий, объясняющая их успех экспансией филогенетически молодых видов. “Ювенильные” таксоны являются начальными этапами в эволюции надвидовых таксонов, обеспечивая быстрое заполнение экологических ниш при экспансиях в разрушенные системы. В эволюционном процессе это “ценофобы”, нередко занимающие начальные серии сукцессий нерекombинирующими формами. Эти таксоны, сохраняя нестабильное состояние генома, при инвазиях в разрушенные экосистемы провоцируются к экспансии на новой территории. Для ряда видов коэволюционной системы “насекомое-растение” в области инвазии показано существенное изменение некоторых популяционных показателей, в частности увеличение численности и возрастание размаха фенетической изменчивости. **О.В. Ковалев (ЗИН РАН).**

1.4. Обзор чужеродных видов свободноживущих водных беспозвоночных и рыб в водоемах европейской части России и сопредельных стран. Данный раздел демонстрирует масштаб обсуждаемого явления и основные тенденции в его протекании на примере водоемов европейской части России и сопредельных стран. Анализ таксономического и фаунистического состава гидробионтов, демонстрирующих успешную инвазию, показал лидирующее значение отдельных фаунистических комплексов (например, эстуарных видов) и регионов в качестве источников инвазий и позволил высказать предположение о различной восприимчивости водных экосистем к инвазиям и о ведущем значении довольно ограниченного числа векторов в успехе интродукции.

1.4.1. Свободноживущие беспозвоночные. **М.И. Орлова (ЗИН РАН), Н.В. Шадрин (Институт биологии южных морей Национальной академии наук Украины).**

1.4.2. Рыбы. **А.М. Насека, Н.Г. Бозуцкая (ЗИН РАН).**

Глава 2. Примеры, причины и механизмы расселения видов.

2.1. Канадская элодея — характерный пример инвазии высшего водного растения на территории России. Описывается история инвазии одного из самых известных и наиболее агрессивных видов-вселенцев, часто называемого “водяной заразой” или “водяной чумой”. Показано, что заросли *Elodea canadensis* могут играть как положительную, так и отрицательную роль в функционировании экосистем водоемов. **Л.В. Жакова (ЗИН РАН).**

2.2. Инвазии хищных планктонных Cladocera и возможные причины их успеха. Детально рассмотрены примеры инвазий хищных Cladocera в ряд водо-

емов Европы и Северной Америки. Проанализирована динамика популяций *Cercopagis pengoi*, *Bythotrephes longimanus* и *Leptodora kindtii* в области инвазии. Показано, что в большинстве случаев вселение новых видов не сопровождалось подавлением популяций местных хищных кладоцер. Сделан вывод, что успешная натурализация хищных кладоцер в новых местообитаниях — одно из последствий антропогенного изменения ихтиоценозов водоемов (изменение способов и орудий лова, интродукция новых видов рыб и др.), что привело к ослаблению контроля развития зоопланктона со стороны рыб-планктофагов. **П.И. Крылов, П.В. Большагин, В.Е. Панов** (ЗИН РАН), **Д.Е. Быченков** (Законодательное собрание Санкт-Петербурга), **Е.Н. Науменко** (Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии), **Ю.Ю. Полунина** (Атлантическое отделение Института океанологии РАН).

2.3. Основные причины сходства и различия инвазий родственных видов на примере *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae). Проведен сравнительный анализ литературных источников и фактических данных в свете современных представлений о причинах успеха расселения организмов на примере двух родственных инвазионных видов дрейссен и оценка значения внутренних и внешних факторов в протекании и завершении процесса инвазии. При выявлении основных предпосылок, причин и особенностей современного антропогенного расселения инвазионных дрейссенид и палеоинвазий основное внимание уделено ныне живущим понто-каспийским *Dreissena polymorpha polymorpha*, *D. bugensis* и *D. rostriformis*. **М.И. Орлова** (ЗИН РАН), **Т.В. Турпиот** (Pacific Biological Station, Department of Fisheries and Oceans, Canada), **А.А. Протасов, Т.А. Харченко** (Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины), **Ф.М. Шакирова** (Институт пустынь Академии наук Республики Туркменистан).

2.4. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий. В этом разделе проиллюстрированы основные понятия и категории, связанные с явлением расширения ареалов пресноводных рыб на территории России, на отдельных примерах. По данным авторов, не менее 120 видов найдено вне пределов их исторических ареалов. Такие адвентивные виды, а также механизмы и сам процесс их расселения классифицированы по многим критериям, в частности по расположению региона донора по отношению к границам Российской Федерации, природе фактора, обусловившего изменение характеристик ареала, способу проникновения в регион-реципиент, характеру интродукции, цели и технологии аквакультуры, успеху натурализации, степени экспансии. Согласно классификации чужеродных видов проанализирован состав рыбного населения речных бассейнов Волги и Кубани. **Н.Г. Богуцкая, Л.А. Кудерский** (Институт озерадения РАН), **А.М. Насека, В.В. Сподарева** (ЗИН РАН).

2.5. Инвазионные виды рыб в озере Байкал и Байкальском регионе. Проанализирована современная фауна рыб бассейна оз. Байкал. Показано, что из 12 инвазионных видов в Байкале натурализовалась половина видов, из которых 4 (амурский сазан, восточный лещ, амурский сом и ротан) обитают совместно с рыбами сибирского комплекса, а 2 вида (пелядь и ряпушка) — с рыбами сибирско-байкальского комплекса. В оз. Байкал прибрежная зона с глубинами до 50 м, на которой

могут обитать рыбы сибирского комплекса и вселенцы, составляет всего 8% общей площади озера. Геоморфологические и климатические особенности оз. Байкал препятствуют увеличению численности прибрежных видов рыб, в том числе и интродуцированных видов. Показано, что вселенцы не оказали большого влияния на экосистему оз. Байкал. **В.Г. Сиделева (ЗИН РАН), А.Н. Тельпуховский (Лимнологический институт СО РАН).**

2.6. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия. В обзоре суммированы фактические данные по срокам, темпам и территориям расселения 9 видов птиц из отрядов пластинчатоклювых, голубеобразных, дятлообразных и воробьиных, а также обсуждены объяснения причин их экспансии, предложенные разными авторами. **В.А. Паевский (ЗИН РАН).**

2.7. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах. Рассматривается быстрое расширение ареала и освоение новых типов ландшафтов 3 видами палеарктических рукокрылых — типичных синантропов, почти утративших связь с естественными убежищами. Показано, что антропогенные преобразования природы способствуют быстрому расселению этих видов преимущественно в северном направлении, что, вероятно, связано с потеплением климата Европы. **П.П. Стрелков (ЗИН РАН).**

2.8. Расселение морских донных животных как механизм биологической инвазии. С помощью уравнения Пикколи-Сартори рассмотрено расселение бореальных и бореально-арктических донных животных атлантического происхождения на шельфе арктических евразийских морей. Вероятно, расселительный потенциал различных таксонов может зависеть от преобладающего в группе способа размножения и от наличия пелагической расселительной стадии. Обсуждается вопрос о возможности использования указанной математической модели для проверки гипотез о соответствии числа видов таксона в локальной фауне теоретически ожидаемому и для выявления инвазионной способности отдельных групп морских животных. **А.Д. Наумов, В.И. Гонтарь (ЗИН РАН).**

2.9. Причины и тенденции антропогенного расселения эстуарных организмов. Данный раздел демонстрирует неоднородность солоноватоводной фауны. Высказано предположение о том, что в пределах одного и того же вида наиболее инвазионны популяции и подвиды, обитающие в геологически молодых эстуарных районах одной и той же зоогеографической провинции (например, понто-каспийского региона). Показано также, что к источникам успешных вселенцев можно причислить и те эстуарные районы, которые характеризуются резкими и непериодическими колебаниями гидродинамических и гидрохимических характеристик (эстуарии муссонного климата восточной Азии). Анализ структуры донных сообществ эстуарных районов использован для объяснения причин такого явления, наблюдаемого в последние несколько десятилетий, как сопряженная инвазия двух или нескольких видов. **В.В. Хлебович, М.И. Орлова (ЗИН РАН).**

2.10. Колонизация Белого моря различными видами в голоцене: естественная и антропогенная составляющие. На примере двустворчатых моллюсков и других групп животных показано, что наиболее интенсивно естественная инвазия (палеоинвазия) морских животных в Белое море проходила во время атлантической кли-

матической фазы. В настоящее время фауна Белого моря продолжает пополняться как за счет естественного расселения организмов, так и за счет инвазионных и интродуцированных видов (антропогенный процесс). *А.Д. Наумов, В.Я. Бергер (ЗИН РАН).*

2.11. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря. Рассматриваются история и пути проникновения гидробионтов в Каспийское море из других водоемов как в прошлом, так и в настоящее время, а также их роль в формировании фауны данного солоноватоводного водоема. Особое внимание уделено роли недавних вселенцев в экосистеме Каспийского моря и их влиянию на биологическое разнообразие. *Н.В. Аладин, И.С. Плотников (ЗИН РАН).*

Глава 3. Роль чужеродных видов в сообществах и экосистемах-реципиентах и модели инвазионного процесса.

3.1. Влияние чужеродных видов на функционирование водных экосистем. Рассмотрены характеристики “биологического загрязнения” в экосистемах водоемов, такие как самовоспроизводимость, самоусиление, инвариантность, многосторонность, непредсказуемость и практическая неустранимость, делающие его специфической и весьма мощной формой антропогенного воздействия. Отмечено, что вселения чужеродных видов в новые для них экосистемы представляют собой крупномасштабные эксперименты, позволяющие в природных условиях исследовать механизмы функционирования экологических систем. Рассмотрены изменения структурно-функциональных показателей экосистем и направлений развития (сукцессии) экосистемы под влиянием видов-вселенцев. *С.М. Голубков (ЗИН РАН).*

3.2. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы. В разделе рассмотрены основные антропогенные и естественные процессы, способствующие увеличению скорости дисперсии (как локальной, так и масштабной) чужеродных видов амфипод. На примере некоторых видов амфипод демонстрируются основные закономерности роста численности популяций натурализовавшихся видов, рассмотрены характеристики, определяющие успех инвазии, обсуждаются различные механизмы воздействия и последствия воздействий чужеродных амфипод на различные компоненты экосистемы-реципиента. *Н.А. Березина (ЗИН РАН).*

3.3. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* (Pallas) и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря). Дано сравнительное количественное описание воздействия вида-эдификатора на пелагические сообщества водоема-реципиента, основанное на новом фактическом материале и литературных данных. *И.В. Телеш, М.И. Орлова (ЗИН РАН).*

3.4. Роль чужеродных видов животных в экосистеме Аральского моря. Анализируются последствия как плановых интродукций, так и случайного проникновения чужеродных видов в этот водоем. Особое внимание уделено роли вселенцев в современной экосистеме Арала в связи с резким снижением биоразнообразия в результате осолонения. *Н.В. Аладин, И.С. Плотников, А.О. Смуров, В.И. Гонтарь (ЗИН РАН).*

3.5. Бычки *Neogobiinae* (Teleostei, Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озер. Рассмотрено подсемейство рыб, широко распространенных в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей, для анализа

причин и механизмов расселения ряда видов за пределы исторического ареала. Эта группа видов может служить моделью для проверки гипотезы о том, что инвазии близкородственных и экологически сходных видов начинаются из областей, дающих большое число иммигрантов, таких как, например, эстуарные районы понто-каспийского бассейна. Проанализированы морфологические особенности и особенности образа жизни 7 видов, которые имеют наибольший инвазионный потенциал. *Н.Г. Богуцкая, В.С. Болдырев (Волгоградское отделение Государственного института озерного и речного рыбного хозяйства), А.М. Насека (ЗИН РАН).*

3.6. Интродуцированные млекопитающие в России: экологический и экономический эффект. Раздел посвящен анализу интродукций млекопитающих и их результатам на территории бывшего СССР с особым вниманием к Северо-Западу России. Показано, что в общей сложности на территории бывшего СССР для обогащения фауны пушно-промысловыми формами или внедрения специализированных хищников с целью ведения биологической борьбы с нежелательными компонентами биоценоза было выпущено более 470 тысяч экземпляров млекопитающих, принадлежащих к 47 видам. Из них только небольшое количество видов успешно натурализовалось и продолжает расселяться. При этом экономическая выгода даже от успешных акклиматизаций весьма сомнительна. Анализ всех приведенных примеров подчеркивает необходимость научно обоснованного подхода к любым акклиматизациям млекопитающих. *И.М. Фокин (ЗИН РАН), А.Э. Айрапетьянц (Санкт-Петербургский государственный университет).*

3.7. Интродукция амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) как модель инвазионного процесса. Раздел посвящен краткому анализу результатов интродукции амброзиевого полосатого листоеда для борьбы с злостными инвазионными сорняками — амброзиями. Система “листоед-амброзия” близка к “идеально простой” модели для исследований: листоед не питается ничем, кроме амброзии, а амброзия не поедается практически никем, кроме листоеда. Подобная модель позволила выявить и сформулировать ряд закономерностей, применимых и к более сложным ситуациям. *С.Я. Резник (ЗИН РАН).*

Глава 4. Значение открытых информационных систем и баз данных по чужеродным видам.

Обсуждается значение открытых информационных систем и баз данных по чужеродным видам, в том числе в связи с требованиями международного законодательства (“Конвенция о биологическом разнообразии”). Дан обзор основных международных и национальных источников информации по проблеме в сети Интернет. Обосновывается необходимость разработки открытой национальной информационной системы по чужеродным видам России, которая должна быть создана с учетом международных рекомендаций и стандартов. Предлагается концепция национальной информационной системы по чужеродным видам, которая должна представлять собой сеть открытых совместимых тематических баз данных, доступ пользователей к которым может осуществляться через центральный Интернет-портал. *В.Е. Панов, А.Л. Лобанов, М.Б. Дианов, В.С. Шестаков (ЗИН РАН).*

Словарь терминов содержит определения всех основных понятий, использованных в тексте книги. Он отражает критически проанализированную терминологию

гию, принятую в современной литературе, и оригинальное мнение авторов данной монографии.

Список литературы включает 1551 публикацию, отражающую все области инвазионной биологии, а также дающую сведения о распространении и экологических особенностях многих групп организмов — от вирусов до млекопитающих. Авторы монографии ставили своей задачей сделать обзор литературы по рассматриваемым вопросам как можно более полным и надеются, что список литературы может послужить своего рода библиографией для всех, кто интересуется вопросами биологических инвазий.

Без финансовой поддержки со стороны Российской академии наук, Российского фонда фундаментальных исследований, Министерства промышленности, науки и технологий Российской Федерации и ряда других организаций представленная работа была бы невозможной. Монография подготовлена в рамках следующих программ, проектов и грантов:

— программа Отделения биологических наук РАН “Проблемы общей биологии и экологии”, в том числе темы “Изучение пространственного распределения, функциональной экологии, динамики популяций и роли в экосистемах интродуцированных видов как научной основы прогноза их распространения и контроля” и “Разработка информационных систем для ведения учета интродуцированных видов”;

— программа Президиума РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России” (6.4. Изучение влияния чужеродных видов на биоразнообразие России, разработка методов прогноза и превентивных методов борьбы с инвазиями);

— программа фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” (2. Оценка состояния и динамики важнейших биологических ресурсов, научные основы управления биоресурсами на уровне видов, сообществ и экосистем);

— “Конкурсный фонд индивидуальной поддержки ведущих ученых и научных школ” Министерства промышленности, науки и технологий РФ (“Школа производственной гидробиологии”, “Петербургская ихтиологическая школа”, “Санкт-Петербургская диптерологическая школа”);

— инициативные проекты Российского фонда фундаментальных исследований №№ 01–04–485424, 01–04–49550, 01–04–49560, 02–04–48617, 02–04–48646, 02–04–49993; 04–04–49207;

— гранты INTAS Aral Sea 2000–1053, 2000–1030, 2000–1039;

— грант Совета “The Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)”, Канада;

— грант фонда “Maj and T r Nessling Foundation”, Финляндия.

За поддержку и помощь в исследованиях авторы выражают свою искреннюю признательность С.А. Белокобыльскому, Е.Б. Виноградовой, О.В. Ковалеву, А.Л. Лобанову, И.А. Спасской (ЗИН РАН) и всем другим участникам комплексных экспедиций по борьбе с амброзией.

Мы надеемся, что эта монография внесет вклад в развитие основных направлений современной науки о биологических инвазиях и их последствиях.

Глава 1. Общие представления о биологических интродукциях и инвазиях

1.1. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат

В отношении человека и человечества к природе — естественной природе в целом (тому, что принято называть “биосферой”), экосистемам и отдельным видам — можно выделить три аспекта (Elton, 1958). Первый из них является, в сущности, этическим. Он заключается в том, что человек не вправе вмешиваться в жизнь животных и растений, разрушать или переделывать сообщества, истреблять виды, т.е. должен признавать “право” природных сообществ и систем на независимое от человека существование. Возрождение (до некоторой степени) этического подхода мы наблюдаем в появлении и развитии концепции биологического разнообразия.

Второй аспект можно назвать “эстетическим” или “интеллектуальным”. Мы можем сказать, что природа — все виды дикой живой природы с окружающей их средой — интересна, а также красива и способна возбуждать эмоции. Это — источник вдохновения для людей искусства, источник материала и удовольствия для натуралистов и ученых и, наконец, место отдыха и развлечений.

Третий, наиболее заметный аспект — практический. Человечество издавна использует растения, животных, неживые объекты природы с утилитарными целями и изменяет или уничтожает то, что кажется ненужным или вредным. “Мы не можем ждать милости от природы, взять их у нее — наша задача”, — высказывание, вполне применимое не только к отечественной практике взаимодействия человека с живой природой. Осуждая такой подход в его утрированном виде, тем не менее, было бы крайне наивно утверждать, что во имя сохранения “естественного” биоразнообразия и невмешательства в экологические системы человечество полностью откажется от их эксплуатации, а также культивирования пищевых и иных ресурсов (сельского хозяйства, аквакультуры, озеленения населенных пунктов, пушного хозяйства и т.п.), использования абиотических ресурсов окружающей среды или выведения техногенных продуктов и продуктов своей жизнедеятельности.

В современную эпоху интенсивных антропогенных преобразований экосистем можно констатировать, что в подавляющем большинстве случаев происходит более или менее быстрое обеднение естественных сообществ и трансформация естественных экосистем. Аборигенные флора и фауна и естественные экосистемы сохраняются лишь на ограниченных территориях, где влияние человеческой активности сдерживается, как правило, лишь благодаря особым факторам, например, исключительной отдаленности, эффективному заповедному режиму и т.п. Главной составляющей процесса современной эволюции экосистем называют “гомогенизацию” биосферы, т.е. “великое переселение” видов из одного региона в другой, появление в экосистемах видов, которых там ранее не было. Считается, что резкое

увеличение темпов расселения чужеродных видов в последние десятилетия обусловлено, в первую очередь, антропогенными факторами (Elton, 1958; Николаев, 1985; Carlton, 1996a, 1996b и мн. др.). Результатом взаимодействия аборигенных видов и видов-вселенцев часто является снижение таксономического разнообразия за счет прямого уничтожения аборигенных видов или их подавления (Heywood, 1989; Lodge, 1993; Миркин, Наумова, 2001 и др.). Снижения количества таксонов в системе может не происходить, но таксономический состав меняется кардинальным образом. Так, необычайно возросший поток мигрирующих видов оказывает огромное влияние на дикорастущую и культурную флору. По литературным данным, отмечается тенденция к уменьшению во флоре удельного веса местных видов (Ильминских, 1982; Терехина, 2000). Во флорах разных районов европейской части России заносные виды составляют 20–30% (Миркин и др., 2001). К концу текущего столетия значительно возросла частота обнаружения новых видов в прибрежных морских, солоноватоводных и пресноводных экосистемах всего мира. Только во внутренних морях России и сопредельных стран и в каскадах водохранилищ на крупных реках обнаруживается более 150 видов свободноживущих беспозвоночных, ранее не свойственных этим экосистемам. Среди рыб, зарегистрированных в пресных водах России, около 1/3 видов обнаруживаются вне пределов их исторических ареалов.

В последнее время процессы, связанные с появлением и воздействиями на сообщества и экосистемы чужеродных видов, принято называть “биологическими инвазиями”. Под биологической инвазией в широком смысле понимается “вторжение в какую-либо местность нехарактерного для нее вида животного, включение в сообщество новых для него видов” (Реймерс, 1988), “все случаи проникновения живых организмов в экосистемы, расположенные за пределами их первоначально (обычно естественного) ареала” (Дгебуадзе, 2002), или “... все случаи распространения организмов, как вызванные деятельностью человека (интродукция), так и естественные перемещения видов за пределы их обычного распространения (естественное расширение ареала)” (Панов, 2002). Терминология, связанная с ареалом, подробно рассматривается ниже (см. также “Словарь терминов”).

В сводках, посвященных инвазиям (Elton, 1958; Crosby, 1986; Drake et al., 1989; Helgeveld, 1989; di Castri et al., 1990; Clout, Sarah, 1996; Williamson, 1996; Leppkoski et al., 2002 и мн. др.), приводятся многочисленные естественные и антропогенные причины, способствующие расселению чужеродных видов. В самом общем виде к инвазиям в широком смысле относят миграцию и вселение видов в результате — естественного расширения ареала по типу диффузии; — квазиестественных перемещений, связанных с флуктуациями численности и климатическими изменениями, в том числе перемещений в результате экстраординарных климатических или геологических явлений; к таким перемещениям близок скачкообразный тип естественного расселения некоторых организмов; — антропогенных изменений абиотических факторов окружающей среды, повлекших за собой соответствующие изменения границы ареала; — преднамеренной интродукции и реинтродукции важных с утилитарной точки зрения (“полезных”) организмов;

— случайных заносов (с балластными водами, с импортной сельскохозяйственной продукцией, вместе с “полезными” интродуцентами, багажом и т.п.).

Расселение, которое можно полностью отнести за счет “естественных” причин (причин, не связанных с развитием человеческой цивилизации), строго говоря, есть предмет изучения биогеографии. Обычно такие “естественные изменения” ареалов видов или областей распространения таксономических групп или нетаксономических группировок видов (сообществ, ценозов) происходят сравнительно медленно. По В.И. Вернадскому (1926), любому организму (живому веществу) изначально присуще свойство расселяться, занимая все новые и новые пространства. При успешном расширении ареалов основной стратегией является постепенное и последовательное заселение новых местообитаний. Геологические и эволюционные события, однако, связаны неразрывным континуумом с событиями, детерминированными человеческой историей (Di Castri, 1989). При этом механизмы расселения видов естественным путем в процессе исторического развития биосферы оказываются во многом сходны с механизмами распространения, индуцированного человеческой деятельностью (см. ниже разделы, посвященные распространению видов в арктических, Каспийском и Аральском морях).

Временной аспект может служить одним из критериев отличия “антропогенных” изменений от “естественных” — эволюционных или биогеографических, имеющих гораздо более крупный временной масштаб. Изменения, вызванные прямо или косвенно деятельностью человека (развитием цивилизации), происходят обычно заметно быстрее (регистрируются одним или немногими поколениями людей) и происходят в данный отрезок времени или происходили сравнительно недавно. Большое (наибольшее) количество регистрируемых изменений ареалов связано, прежде всего, с самым последним периодом развития человеческой цивилизации. Однако есть много и относительно древних примеров, связанных с преднамеренными и сопутствующими перемещениями. Так, еще в Древнем Египте перевозили рыб для разведения в водоемах, отдаленных от их мест обитания. Весьма вероятно, что распространение целого ряда средиземноморских видов растений (включая многие наши обычные сорняки) связано с их заносом при древних торговых контактах. Вряд ли подлежит сомнению, что такие исторические явления, как великое переселение народов в первом тысячелетии нашей эры, монгольское нашествие на Русь, крестовые походы и т.п., способствовали распространению целого ряда видов за пределы их естественных ареалов.

Существует большое число фундаментальных работ, посвященных прямо (Elton, 1958; Иоганзен, 1963; Карпевич, 1975, 1998; Drake et al., 1989; Williamson, 1996; Ижевский, 2002; Leppkoski et al., 2002 и др.) или косвенно (Буторин, Мордухай-Болтовской, 1960; Segestrelle, 1962; Старобогатов, 1970 и мн. др.) процессу современного расселения видов, его стадиям, причинам, его вызывающим, а также механизмам, моделям расселения и последствиям внедрения вида в экосистему-реципиент. Однако в силу объективных причин, вызванных, в первую очередь, спецификой рассматриваемых объектов, в литературе можно обнаружить как различные термины для описания одних и тех же явлений, так и множественность толкования одних и тех же понятий. Так, в “Словаре терминов и понятий, связанных с

охраной живой природы” (Реймерс, Яблоков, 1982) “инвазия”, “внедрение”, “вселение” и “интродукция” трактуются почти однозначно. Терминология, связанная с феноменом инвазии, находится в процессе разработки как в англоязычной (Miller, 1999; Carlton, 2002), так и в русскоязычной литературе. Используемые нами определения многих терминов представлены в “Словаре терминов”.

В целом большинство авторов различает биологические инвазии, произошедшие в силу естественных причин, и инвазии, вызванные прямо или косвенно деятельностью человека, и, соответственно, употребляют для них различные термины. Так, Д. Карлтон и другие авторы (Carlton, 1996a, 1997; Buchan, Padilla, 1999) выделяют “расширение ареала” (“range expansion”), с одной стороны, и “интродукцию”, или “антропогенную инвазию” (“introduction”, “man-mediated invasion”) — с другой, как явления, различающиеся способами расселения и преодоления естественных барьеров, временным и пространственным масштабами процесса расселения, а также тем, насколько сообщества-реципиенты предрасположены принять новых вселенцев. Однако для более четкого разграничения относительно давних исторических событий, детерминированных исключительно естественными причинами (“палеоинвазий”), и явлений, происходящих в период развития человеческой цивилизации, мы ограничиваем определение “инвазии” (“биологической инвазии”) расселением вида за пределы исторического ареала после неолита, вызванное (прямо или косвенно) деятельностью человека. Начало неолита (5–6 тыс. лет до н.э.) считают условной временной границей, поскольку, даже если ранее человек и осуществлял интродукции, то эти интродукции были равнозначны переносам видов дикими животными (Webb, 1985; Kowarik, 1995).

Вместе с тем естественный процесс расширения ареала является частью или неотъемлемым продолжением антропогенно индуцированного. “Естественное расширение ареала”, “естественное расселение”, “саморасселение”, “самоакклиматизация” — суть синонимы, отражающие расселение организмов под воздействием иных, нежели непосредственно антропогенных, причин. Самостоятельное расселение, как и интродукция, — один из вариантов инвазии, но осуществляется чаще не через преодоление барьера, а после его разрушения (т.е. увеличения вероятности преодоления барьера-границы первичного ареала вплоть до 100%). Самостоятельное расселение может следовать за интродукцией: организмы, будучи тем или иным образом занесены в регион-реципиент и натурализовавшись там (в случае благоприятных условий для образования самоподдерживающихся популяций), способны к самостоятельной колонизации экосистемы-реципиента без всяких поддерживающих усилий со стороны человека. Такое “вторичное самостоятельное расселение” следует отличать от “самостоятельного расселения” в общем смысле. Расширение ареала и колонизация экосистемы-реципиента в обоих случаях могут осуществляться двумя основными путями — по принципу “диффузии” и скачкообразно (“saltation”) (Johnson, Carlton, 1996; MacIsaac, 2001). В случае диффузии скорость приращения площади ареала сравнительно невелика, поскольку является равнодействующей между естественной дисперсией расселительных стадий или активно расселяющихся особей в пространстве и всеми внешними силами (условия среды, всевозможные физические барьеры, биотические взаимодействия), ограни-

чивающими расселительный потенциал популяции, или, напротив, способствующими расселению. Скачкообразный (сальтаторный) тип естественного распространения некоторых организмов вместе с течениями, ветрами и т. д., в общем, является частным случаем диффузного и обусловлен канализацией некоторых воздействий (например, течений), которые не препятствуют, а наоборот, усиливают дисперсию вида, но только в каком-то одном направлении (“jumping dispersal”).

Следует отметить, что термин “инвазия” используется и в более узком смысле, нежели предложено выше, для обозначения “экспансии”, быстрого активного расселения, в том числе с завоеванием новых биотопов и экологических ниш. Такое использование термина “инвазия” в русском языке обусловлено, по-видимому, тем, что при переводе книги Ч. Элтона (Elton, 1958) на русский язык понятие “invasion” было переведено и интерпретировано как “нашествие” (Элтон, 1960), что подчеркивает быстрый — “экспансивный” — характер наблюдаемого расширения ареала некоторых видов. У ряда авторов, анализирующих расселение растений, термин “инвазия” применяется только к экспоненциальной фазе расселения чужеродных видов после вселения их в новые местообитания (Connolly, 1977; Trepі, 1984; Trewick, Wade, 1986; Perrins et al., 1993; Pysek, Prach, 1993) или даже только к активной (агрессивной) натурализации адвентивного вида, сопровождающейся вытеснением видов местной (аборигенной) флоры (Новиков, Щербаков, 2003).

Термином “инвазия” могут также обозначаться явления, сопровождающие резкую вспышку численности у мигрирующих видов животных, главным образом птиц (Лэк, 1957; Svardson, 1957; Формозов, 1965; Паевский, 1985) и млекопитающих, которые на самом деле являются одним из механизмов регуляции численности путем элиминации популяционного излишка (Wynne-Edwards, 1962; Дольник, 1975) и, по-видимому, должны быть обозначены термином “выселение”. В большинстве орнитологических работ, посвященных “инвазиям” (в англоязычной литературе “irruption”, редко “invasion”), этим термином обозначают только нерегулярные, массовые и далекие передвижения популяций тех видов, которые в обычные годы оседлы или кочуют на ограниченных территориях. Термин “инвазия” также применяется к количественной характеристике одного из феноменов симбиоза — паразитизму (интенсивность и экстенсивность инвазии описывают распространение паразита в популяции хозяина и степень зараженности особи). Сравнение содержания термина “инвазия” в разных научных областях — экологии, популяционной генетике, эпидемиологии, биогеографии, математике — можно найти у Р. Хельгевельда (Helgeveld, 1989), который рассматривает инвазию как феномен, характеризующийся быстрым распространением (расселением) вида и подчеркивает динамические аспекты этого процесса.

Термин “интродукция” в широком смысле (как антипод “естественного расселения”) часто обозначает явление расселения, вызванное деятельностью человека. Часто не разделяют акт переноса, т.е. собственно интродукцию (“перемещение”, “вселение”) и следующий за ним процесс “натурализации” или “вторичного самостоятельного расселения” (если таковое имеет место), рассмотренный выше.

Термин “интродукция” встречается в литературе с XVI века. Сначала он обозначал введение в культуру дикорастущего организма. В российскую науку этот термин вошел в 30-е годы XX века, когда Всесоюзный институт растениеводства

под руководством академика Н.И. Вавилова развернул большую работу по освоению растительных ресурсов. Остановимся на термине “интродукция” как непосредственном механическом перемещении (преднамеренном или непреднамеренном) особей вида в регионы, где этот вид ранее не обитал, через барьеры, вероятность естественного преодоления которых данным видом приближается к нулю. Носителем при таком перемещении является человек, домашние животные или искусственно созданные средства передвижения. Синонимами “интродукции” в этом смысле являются часто употребляемые в англоязычной литературе (Williamson, 1996; Fuller et al., 1999; Elvira, 2001) термины “translocation” и “transplantation”, а также “transfer”.

К преднамеренной интродукции относятся:

- 1) перемещение без разведения для достижения прямым или косвенным образом любой утилитарной цели. Сюда относится и широко известная практика перемещения водных позвоночных и беспозвоночных животных с целью заполнить “пустующие” экологические ниши для повышения продуктивности экосистем;
- 2) разведение ценных для человека видов. Под разведением понимают искусственное поддержание и/или искусственное обеспечение отдельных составляющих жизненного цикла вида вне его естественного ареала. Такое разведение может быть условно подразделено на два основных типа:
 - разведение в техногенных, но не полностью замкнутых системах (полях, садках и т.п.), условия которых делают сравнительно маловероятной возможность попадания объектов содержания (разведения) в естественные системы; сюда относится, в основном, разведение с товарной, научной, декоративной, образовательной целью, (например, разведение домашних животных), другие отрасли сельского хозяйства, пчеловодство и т.п. Следует отметить, что разведение животных и растений в зоопарках, аквариумах и оранжереях, а также иные случаи обитания в сугубо техногенных замкнутых условиях формально к явлению биологической инвазии не относятся;
 - разведение с целенаправленным выпуском (высаживанием) особей в открытые системы для целей спортивного рыбоводства, звероводства, коммерческого рыбоводства нагульного типа, борьбы с обрастанием или зарастанием, садоводства, лесоводства и т.п.;
- 3) практика “классического” биологического контроля, т.е. целенаправленное расселение живых организмов (хищников, фитофагов, патогенов) для борьбы с вредными или нежелательными видами животных, растений или микроорганизмов;
- 4) преднамеренный выпуск (без утилитарных целей) объектов разведения; примером могут служить объекты аквариумного рыбоводства, выпущенные (“выброшенные”) в естественные водоемы, или выпущенная туда же купленная в магазине наживка.

К непреднамеренной интродукции относится большое число случаев переноса организмов, осуществленного случайно, без постановки конкретной цели переноса. Она может быть условно разделена на две группы явлений: 1) интродукция вида вместе с объектами преднамеренного вселения (например, “бракеражная” акклиматизация в рыбоводстве) и 2) интродукция на “небиологическом” или биологическом носителе. Небиологическими носителями могут выступать суда (балла-

тные воды, содержащие планктон, включая пелагические личиночные стадии донных гидробионтов; погруженные объекты с прикрепленными к ним взрослыми особями или молодью организмов-обрастателей), железнодорожный транспорт, самолеты и т.п. Именно этот спектр интродукций в основном попадает в категорию объектов карантинного контроля. На биологических носителях часто осуществляются интродукции насекомых (на растениях), паразитов, морских беспозвоночных (при импорте морепродуктов в упаковке из водорослей) и т.п.

Очень близок к термину “интродукция” термин “акклиматизация”, однако последний, как правило, используется для обозначения явлений, связанных с преднамеренной интродукцией, т.е. сознательным процессом “улучшения ненасыщенных” флор и фаун и “заполнения свободных экологических мест” с более или менее явной утилитарной целью (Карпевич, 1998). В теории и практике акклиматизации термин “интродукция” используется в основном в узком смысле. Наиболее полное определение такого рода дано В.П. Малеевым (1933, с. 8): “Всякое введение растения, принадлежащего к определенной систематической единице, виду или одной из низших категорий, в страну, где оно до сих пор еще не существовало, независимо от того, происходит ли это растение из страны с аналогичными или с сильно отличающимися естественно-историческими условиями, а также от тех методов, при помощи которых осуществляется приспособление этого растения к условиям данной страны, мы будем в дальнейшем, ... называть интродукцией”. Более краткую, но сходную, формулировку дает Н.А. Базилевская (1964, с. 15): “Интродукция... — введение новых видов в культуру дикорастущих растений как в пределах ареала, так и в новых областях, где эти виды не встречались до сих пор ни в диком, ни в культурном состоянии”. История становления термина “акклиматизация” в ботанике довольно подробно освещена в ряде работ (Соколов, 1957; Русанов, 1967; Лапин, 1972), поэтому здесь лишь напомним, что, начиная с работы А. Де Кандоля (De Candolle, 1855), в понятие “акклиматизация”, подразумевавшее в начале своего существования лишь “привыкание” растений к климату, со временем стали вкладывать более широкий смысл, а именно — приспособление организма к условиям существования (окружающей среде) нового района. Однако до сих пор нечетко определены границы термина “акклиматизация”, под которым исследователи понимают или “процесс приспособления организмов к новым условиям среды” (Соколов, 1957), или “деятельность человека по изменению организма для новых условий среды” (Базилевская, 1964; Русанов, 1967), или то и другое вместе. В итоге акклиматизацию растений рассматривают как “суммарную реакцию растений на изменившиеся условия среды или на воздействия человека при интродукции, приводящие к возникновению новых форм или видов с повышенной стойкостью и продуктивностью в новых условиях за пределами экологического ареала исходных видов” (Лапин, 1972). Кроме того, ряд определений просто подчеркивает факт устойчивого присутствия растений в флоре (культуре) нового региона.

В практике переселения водных организмов интродукция — это перенос организмов с целью введения их в новую область, водоем, биотоп, культуру и т.д. (Карпевич, 1960а; Иоганзен, Петкевич, 1972), т.е., согласно этим определениям, интродукция всегда является первым этапом процесса акклиматизации, но не всегда ин-

тродукция заканчивается акклиматизацией интродуцента. В прямом и нейтральном смысле слова “акклиматизация” есть “приспособление к новому климату”. Однако ввиду того, что климатическими факторами (температура, инсоляция, влажность и др.) не исчерпывается влияние среды на организмы, поскольку на них действуют и многие другие абиотические и биотические факторы, понятие термина “акклиматизация” в последующем расширилось и приобретало специфические оттенки у ботаников и зоологов, а также у гидробиологов. И.В. Мичурин (1941: цит. по Карпевич, 1975) выделял два типа акклиматизации — с переносом вида в новые для него местообитания, к которым акклиматизант должен приспособиться, развить новые адаптации с поддерживающим участием человека, и акклиматизацию как вселение вида в новый биотоп, где условия не отличаются от таковых в историческом или естественном ареале. В.В. Станчинский (1933) пишет, что акклиматизацией животных называется такое производимое человеком переселение диких или домашних животных из областей их естественного распространения в другие страны, при котором эти животные не теряют своей жизнеспособности и способности давать плодovitое потомство. Б.М. Житков (1934) — основоположник массового внедрения чужеродных охотничье-промысловых видов на территории бывшего Советского Союза — под термином “акклиматизация” понимал “привычку, приспособление организма к новому для него климату”, независимо от того, каким образом вид попал в не свойственную ему климатическую зону. В.Ф. Палий (1963) представлял себе процесс акклиматизации как возможность расширения видового ареала и подчеркивал, что акклиматизация происходит постоянно, так как любой вид стремится расширить свой ареал. Делая обзор терминологии и понятий, связанных с акклиматизацией, А.Ф. Карпевич (1975, с. 11) приводит следующее определение: “...акклиматизация — это единый процесс приспособления интродуцированных особей и их потомства к новым условиям среды, а также формирования в них новой популяции вида на основе ограниченного генофонда и под действием естественного отбора...”. Как и А.Ф. Карпевич, многие другие авторы середины прошлого века главным аспектом “акклиматизации” считали “привыкание” и “приспособление” (Гептнер, 1963; Иоганзен, 1963). Применительно к рыбам под акклиматизацией понимают целенаправленное вселение рыб в водоемы или рыбоводные емкости, расположенные за пределами природных ареалов, и содержание вселенцев в новых местообитаниях на протяжении ряда поколений (Кудерский, 2001). Акклиматизационные мероприятия в рыбоводстве преследуют две главные цели: 1) натурализацию, т.е. формирование в новых водоемах (естественных или техногенных) самовоспроизводящихся популяций рыб; 2) товарное рыбоводство, т.е. выращивание товарной рыбы в специализированных рыбоводных сооружениях без естественного воспроизводства вселенцев. В англоязычной литературе термином “acclimatization” называют существование в диком виде в не свойственном виду климате и условиях среды с помощью поддержки со стороны человека (Elvira, 2001).

В данной монографии мы рассматриваем термины “акклиматизация” и “преднамеренная интродукция” как очень близкие по значению друг другу и англоязычному понятию “intentional stocking” (см. “Словарь терминов”) и понимаем под ними преднамеренный перенос особей вида-акклиматизанта (вселенца) в новый биотоп

с целью дальнейшего практического использования самоподдерживающихся или искусственно поддерживаемых человеком популяций этого вида. Термины “акклиматизация”, “intentional introduction for stocking”, “deliberated release” могут также быть использованы для обозначения одного из антропогенных векторов биологической инвазии (Орлова, 2000; Grigorovich et al., 2002; Olenin et al., 2002).

Как следует из приведенного выше обзора явлений, связанных с появлением (расселением) вида в не свойственных ему ранее регионах, биотопах и экосистемах, основное значение в процессе инвазии приобретает факт образования им устойчивых самовоспроизводящихся популяций. Вид может не прижиться, исчезнуть из нового местообитания (в случае акклиматизации это происходит более или менее быстро после прекращения акклиматизационных мероприятий). В ботанике выделяют категорию таких чужеродных растений, которые могут существовать и даже изредка давать диаспоры на данной территории, но не могут формировать самоподдерживающиеся популяции, и поэтому их существование зависит от постоянно повторяющегося заноса.

Формирование устойчивых самовоспроизводящихся популяций, способных к самоподдержанию без повторяющегося заноса, является основой успеха инвазии. В литературе существует большой набор терминов, описывающих факт успешной инвазии или акклиматизации, с перечислением критериев, положенных в основу их определения. Наиболее распространенный термин — “натурализация”, который впервые был определен А. Де Кандолем (De Candolle, 1855) как высший этап акклиматизации, на котором растение приспосабливается к новым условиям, размножается, дичает и не уступает местным формам в борьбе за существование. А.Ф. Карпевич (1998) также применительно к практике акклиматизации приводит следующее определение: “Натурализация — это конечная фаза процесса акклиматизации, когда вселенец приспособился к новым условиям, определились его ниша и взаимоотношения с аборигенами в экосистеме заселяемого водоема, установилось подвижное равновесие численности новой популяции и выявилась возможность ее использования в кормовых или промысловых целях”. Если исключить утилитарный аспект (см. “Словарь терминов”), это определение полностью соответствует тому, как понимают натурализацию в работах, посвященных инвазиям животных, в том числе англоязычных, где “naturalization” считается синонимом таких терминов, как “establishment”, “colonization” и “successful introduction” (Harris, 1991; Fuller et al., 1999; Elvira, 2001).

Рассмотрев все многообразие и оттенки понимания термина “инвазия”, мы полагаем, что вряд ли возможно дать однозначное определение этого термина. Вместе с тем необходимо подчеркнуть два аспекта процесса. Инвазия в широком смысле этого понятия — это, прежде всего, один из случаев процесса расселения, обладающий всеми его свойствами, видимым (регистрируемым) результатом которого (так же, как и любого другого случая расселения) является долговременное присутствие популяций вида на ранее не свойственной ему территории (в новой акватории), а часто и постепенное дальнейшее расширение новоприобработанной области обитания при отсутствии барьеров. С другой стороны, инвазии как частному случаю расселения присущи и специфические черты, прежде всего в отношении индус-

цирующих факторов и механизмов протекания процесса, а также скорости, результатов и последствий. Инвазии в широком смысле, как уже упоминалось, мы считаем возможным подразделить на собственно инвазии как случаи, где индуцирующим фактором является человек, а основные векторы и механизмы сопряжены с его хозяйственной и иной деятельностью, и палеоинвазии как события, сходные по масштабам и скорости с собственно инвазиями, но протекавшие в доисторическое время и индуцированные снятием лимитирующих распространение барьеров благодаря геологическим и климатическим событиям.

Субъектом процесса инвазии формально является вид-вселенец. Следует отметить, однако, что фактически в новые регионы, биотопы и т.д. попадает не вид, а некоторое количество особей вида, причем их количество, физиологическое состояние, стадия развития, генетические и другие характеристики имеют непосредственное отношение к успеху инвазии. Формально термин “особь” мы применяем как к собственно взрослому организму или его отдельным жизненным стадиям, так и к “потенциальной особи”, т.е. семенам, яйцам, вегетативным частям и т.п., которые могут выжить и получить развитие до собственно “особи”, или “индивидуума”, способного к размножению, т.е. ко всему спектру возможных субъектов интродукции (“propragule” в англоязычной литературе, “рекруты” в отечественной литературе по акклиматизации). Таким образом, ключевым моментом является факт определения — является ли вид “местным” (“аборигенным”, “нативным”) или, напротив, видом привнесенным, “неаборигенным”, “чужеродным”. “Местным”, или “аборигенным” (“indigenous”, “native”) видом считают вид, который произошел на данной территории или иммигрировал (расселился, распространился, проник) благодаря только естественным причинам, т.е. в доисторическое время (Thellung, 1922; Камышев, 1961; Schroeder, 1969 и др.) (см. выше о временной шкале). Соответственно, “неаборигенный”, “адвентивный” или “чужеродный” (“nonindigenous”, “alien”, “adventive”, “non-native”; у некоторых авторов также “exotic”) — это вид, обнаруживаемый за пределами своего естественного (исторического, анцестрального) ареала (Di Castri, 1989; Pysek et al., 1995; Fuller et al., 1999; Миркин, Наумова, 2001; Elvira, 2001 и мн. др.).

Однако различие “местного”, или “аборигенного”, вида и “неаборигенного”, или “чужеродного”, часто сложно или условно (Sukopp, 1972; Smith, 1986; Heywood, 1989; Pysek et al., 1995; Carlton, 1996b, 2002). Некоторые авторы (Pysek et al., 1995) специально подчеркивают, что, анализируя локальную флору или фауну, исследователь-инвазионист полностью зависит от мнения систематиков (если таковое существует) — является ли вид аборигенным или привнесенным. Решения часто могут быть ошибочны, если основаны на неверной интерпретации палеонтологических данных или некритической, часто эмоционально окрашенной, априорной позиции (Webb, 1985). Д. Уэбб (Webb, 1985) предложил восемь критериев для оценки аборигенного статуса вида, но данные для их использования (ископаемые остатки, достоверные исторические указания) могут часто отсутствовать. Обширный критериальный кодекс для различения местных и заносных видов растений предложен в работе В.В. Туганаева и А.Н. Пузырева (1988). Дискуссию о методах определения аборигенного и неаборигенного статуса можно найти также в ряде других публикаций (Протопопова, 1966; Майтулина, 1980; Ильминских, 1982, 1993;

Вьюкова, 1984; Чичев, 1984, 1985; Пузырев, 1986; Preston, 1986; Smith, 1986; Игнатов, 1989; Туганаев, 1989; Бурда, 1991; Ишбирдин, Ишбирдина, 1993; Третьяков, 1998). Характерными признаками аборигенного вида считают устойчивость репродукции, определенность и устойчивость ареала, устойчивость экологической и ценологической приуроченности и рисунка внутривидовой изменчивости (Скворцов, Зайцева, 1989). Адвентивные виды, напротив, обладают неустойчивостью этих показателей. Суммируя данные из процитированных выше работ, можно заключить, что вид будет отнесен к адвентикам, если 1) приурочен только к вторичным местообитаниям, 2) не был ранее найден на данной территории 3) не был найден в археологических раскопках на данной территории, 4) встречается очень редко (и на вторичных местообитаниях), 5) не проходит весь жизненный цикл или проходит его исключительно редко, 6) на данной территории не имеет близкородственных видов, 7) его местонахождение удалено от основного ареала, 8) основным фактором распространения является человек. Однако заносный вид приурочен к вторичным местообитаниями преимущественно, но не строго, поскольку есть и заносные натурализовавшиеся виды. Кроме того, многие заносные виды находят в археологических раскопках, если возраст заноса больше возраста раскопа. Такие виды классифицируются как археофиты, и к ним относятся многие культурные и сорно-полевые растения. Есть и другие сложности: наличие или отсутствие на данной территории близкородственных видов часто ничего не доказывает; осуществляющий экспансию заносный вид может расширять свой вторичный ареал без разрывов и т.д. В некоторых случаях отсутствует достоверная информация о заносе вида, и автору приходится пользоваться не только знанием, но и интуицией. Таким образом, “ни один из критериев, взятый в отдельности, не является достаточным основанием для отнесения растения к определенной группе” (Туганаев, Пузырев, 1988).

В целом большинство авторов считает, что основным критерием неаборигенного статуса вида является зависимость его интродукции и/или расселения от человеческой активности. Тем не менее, и критерий зависимости от деятельности человека в широком смысле (включая перемещения с помощью домашних животных) не всегда может быть использован, если отсутствует информация о механизмах (векторах) иммиграции. Для вида, происхождение которого на данной территории неизвестно, был предложен термин “криптогенетический” (Carlton, 1996a).

Следуя приведенному выше определению инвазии (в широком смысле), ее субъектом (и, соответственно, парным термином) следует считать “чужеродный (=неаборигенный) вид”. Такое понимание находит свое отражение в ряде фундаментальных работ по биологическим инвазиям (Kolar, Lodge, 2001; MacIsaac et al., 2001), в которых используется термин “nonindigenous species, NIS” (а не “invasive”) как понятие, применяемое к расселяющемуся виду (“invading species”). В качестве синонимов или близких по значению терминов к понятию “чужеродный” (“alien”) считают применяемые к виду термины “интродуцированный” (“introduced”), “non-native”, “exotic”, “invader” (Webb, 1985; Pysek, 1995; Leppikowski, Olenin, 2000; Elvira, 2001).

В русскоязычной литературе термин “инвазионный” также не всегда является синонимом термина “неаборигенный” или “чужеродный”. Обычно “инвазионным” называют вид, попавший в новые биотопы и водоемы благодаря самостоятельному

расселению как после предваряющей его интродукции, так и без таковой, т.е. вид, демонстрирующий инвазию в узком смысле, т.е. экспансию. Более того, в решении 6-й Конференции сторон конвенции по биологическому разнообразию (Secretariat..., 2002) определение “invasive” относится только к такому чужеродному виду, чья интродукция и/или распространение угрожает биологическому разнообразию (видам, местообитаниям или экосистемам), и, соответственно, часто именно в таком значении употребляется в отечественной литературе в виде “кальки” с английского — “инвазивный”. Таким образом, в контексте многих документов и публикаций, связанных с Конвенцией по биологическому разнообразию или Международным союзом охраны природы (Lyons, Miller, 1999; SSC Invasive Species Group, 2000; McNeely et al., 2001; Wittenberg, Cock, 2001 и мн. др.), “invasive alien species” — это вредные чужеродные виды, т.е. чужеродные виды, расселение которых имеет отрицательные последствия. При этом подчеркивают, что такие виды составляют очень небольшую долю среди всех чужеродных (“alien”) видов (Mooney, 2001). Согласно так называемому “правилу 10%” (Williamson, 1996), только 10% интродукций оканчиваются натурализацией; при этом только 10% случаев успешной натурализации могут быть отнесены в разряд вредителей (“pests”). Некоторые авторы еще более сужают определение инвазионного вида, определяя его как вид, который играет заметную роль в экосистеме-реципиенте и распространение которого приносит экономический ущерб (Boudouresque, Verlague, 2002). Очевидна относительность (и антропоцентричность) использования критериев, связанных с субъективной оценкой “отрицательных последствий”, для определения тех видов, которых следует считать “invasive alien”, в особенности в полустественных и искусственных системах.

Весьма показателен анализ, проведенный рядом авторов (Pysek, 1995; Richardson et al., 2000), чтобы показать, как часто и в каком контексте авторы научных публикаций употребляют термин “invasive” и “naturalized”. По их мнению, “инвазионным” (“invasive”, синоним “naturalized”) следует считать чужеродный (“alien”) вид, который демонстрирует расширение области обитания и увеличение численности (Prach, Wade, 1992; Binggeli, 1994; Pysek, 1995), т.е. термин “invasive” применительно к виду не является полностью парным термину “invasion” (т.е. от него не образован), а в пару к понятию “инвазия” ставится термин “чужеродный”. Основным выводом — не каждый чужеродный вид является инвазионным. Таким образом, в отличие от авторов (Mack, 1985; Kowarik, 1995), считающих термины “инвазионный” и “чужеродный” синонимами, П. Пышек с соавторами (Pysek, 1995; Richardson et al., 2000) разделяют мнение ряда других авторов (Prach, Wade, 1992; Binggeli, 1994; Rejmanek, 1995), что при определении инвазионного вида основным является такой критерий, как натурализация (“naturalization”, “successful establishment”).

Кроме того, термин “инвазионный” применяется не только в биогеографическом смысле, но и в экологических работах для описания колонизации сообщества новым для этого сообщества видом (Sloan, Turelli, 1986; Van Hulst, 1987; Wacquant, 1990; Silvertown et al., 1994) и в палеонтологических исследованиях в отношении мигрирующих видов (Bennett, 1987; Coope, 1987; Davis, 1987).

Широко используемые в отечественной литературе понятия “акклиматизант” и “интродуцент” также не имеют четкого и однозначного определения. Основыва-

ясь на контексте, в котором их употребляют, можно заключить, что они относятся, прежде всего, к объекту преднамеренной интродукции (акклиматизации) вне зависимости от того, происходит последующая экспансия вида или нет.

Следует сказать, что в ботанике существует собственная терминология. Специальный словарь терминов, используемых в отечественной ботанической литературе, приведен как приложение к материалам недавно прошедшего совещания по изучению адвентивной и синантропной флоры (Новиков, Щербаков, 2003). Для заносного или адвентивного растения используются понятия “адвентик”, “антропофит”, “антропохор”, которые подчеркивают тот факт, что это — виды, иммигрировавшие с помощью человека. Первая более или менее логичная схема их классификации была предложена немецкими учеными в начале XX века (Rikli, 1903, Thellung, 1915, 1922). Следующая волна интереса к их изучению, а в особенности к выработке терминологии по заносным растениям, возникла в 50–60-е годы прошлого века (Jalas, 1955; Kreh, 1957; Камышев, 1959, 1961; Sukopp, 1962; Протопопова, 1966; Holub, Jirasek, 1967; Kornas, 1968; Schroeder, 1969 и др.). Классификация чужеродных растений, которая с определенными оговорками применима и к животным, осуществляется по трем основным критериям: 1) по степени акклиматизации и натурализации (в основе этой классификации лежат представления о развитии заносного растения на новом месте после процесса заноса. Следует отметить, что именно к этой группе терминов принадлежит понятие “инвазионный” вид — вид, распространяющийся из новых местообитаний; 2) по способу заноса (применительно к дикорастущим адвентикам); 3) по времени заноса. В отличие от классификации животных-вселенцев, для растений принято деление на две большие группы по времени заноса: старозаносные виды, или “археофиты” (Thellung, 1922 и др.) — виды, занесенные человеком в “доколумбовое” время, и новозаносные виды, или неофиты (Schroeder, 1969 и др.) — виды, занесенные в “современное” время (от 1492 г., когда в Европе появились первые американские адвентики).

Следует отметить, что отечественная традиция в этом вопросе опирается на немецкую фитогеографическую школу, в которой понятие “инвазионный вид” практически не используется. Так, например, этот термин отсутствует в недавней обстоятельной сводке, посвященной растениям, многие из которых с полным правом можно назвать “инвазионными” в Центральной Европе (Lohmeyer, Sukopp, 1992). Только совсем недавно международным коллективом ботаников опубликована статья (Richardson et al., 2000), достаточно корректно вводящая термин “инвазионный вид” применительно к растениям. В этой работе инвазионные (“invasive”) виды определяются как “такие натурализовавшиеся растения, которые часто образуют потомство в очень большом количестве и на значительном расстоянии от родительских растений и, таким образом, обладают потенциальной способностью распространения на значительной территории”. К натурализовавшимся видам, в свою очередь, относятся такие чужеродные (“alien”) растения, которые могут постоянно размножаться и формировать устойчивые популяции в течение многих жизненных циклов без прямого дополнительного заноса человеком; они часто легко дают потомство, но не обязательно внедряются в естественные, полустественные или искусственные экосистемы.

Таким образом, основным отличием инвазионных видов является их активное внедрение в естественные и полустественные растительные сообщества. Отмеченными выше авторами специально выделена группа трансформеров — таких инвазионных растений, которые изменяют характер, условия, аспект или природу экосистем на территории, существенной по отношению к общей площади, занимаемой этими экосистемами. Если принимать традиционную ботаническую терминологию, то инвазионные виды попадают в основном в группу агриофитов. Этот термин был введен Н.С. Камышевым (1959) и получил признание среди специалистов, занимающихся данной проблемой. По Н.С. Камышеву, агриофиты — это такие заносные растения, которые “нормально развиваются в естественных условиях, выдерживают конкуренцию с туземными растениями и почти неотличимы от них”. Помимо агриофитов, Н.С. Камышев выделял также еще две группы антропохоров: хомофиты — распространяющиеся по пустырям и агрофиты — по полям. Представляется, что достаточно резкую грань между агриофитами и хомофитами не всегда легко провести из-за нечеткости определения “естественности” и “ненарушенности” сообщества. Это противоречие в какой-то мере снимается введением в определение агриофитов понятия “современная естественная растительность” (“*heutigen natuerlichen Vegetation*”) (Lohmeyer, Sukopp, 1992). С нашей точки зрения, инвазионные виды представляют собой все-таки более узкую группу растений, чем собственно агриофиты. Для них характерен активно идущий в настоящее время процесс распространения и захвата новых территорий и экологических ниш. При этом следует учесть, что в абсолютном большинстве случаев речь идет о внедрении в хотя бы частично нарушенные сообщества.

В настоящее время наука располагает целым рядом подробно описанных примеров расширения ареалов и резкого увеличения численности с глобальными экологическими, экономическими, а иногда и социальными последствиями (Elton, 1958; Hengeveld, 1989; Lever, 1994; Williamson, 1996; Mack et al., 2000; Weidema, 2000; Неронов, Луцкеина, 2001; Shaw et al., 2001 и мн. др.). Ряд инвазий принес огромный экономический ущерб (Devine, 1998; Kasulo, 1999; Secretariat, 2001; McNeely et al., 2001 и мн. др.). Так, в североамериканских Великих озерах на контроль численности морской миноги требуется 10 млн долларов ежегодно, а борьба с дрейссеной только в 2002 г. обошлась в 4 млрд. долларов (Baron et al., 2003).

Однако соотношение инвазии и биологического разнообразия, как и экономические или социальные последствия инвазии, не может однозначно рассматриваться в категориях “плохо” — “хорошо” (Miller, 1999; Carlton, 2002). Критериям оценки последствий биологических инвазий посвящен раздел 1.2 этой книги.

В случае очевидно отрицательного воздействия (с точки зрения человека) видов-вселенцев на экосистему или хозяйственную деятельность можно говорить о так называемом “биологическом загрязнении” экосистем, под которым понимается вселение и развитие популяций чужеродных видов организмов, преднамеренно или непреднамеренно занесенных человеком в природные экосистемы. Применение термина “загрязнение” в данном случае вполне правомерно. Так, одно из определенных “загрязнений”, данное загрязнению морской среды, но применимое и в широком смысле — “антропогенное выведение в окружающую морскую среду, прямо

или косвенно, субстанций или энергии, в результате которого возникают такие отрицательные последствия, как ущерб животным и растительным ресурсам, угроза здоровью людей, помеха человеческой деятельности, в том числе рыболовству, ухудшение качества используемой воды и уменьшение эстетической привлекательности” (GESAMPT, 1991, с. 13). Сходство и отличия химического и биологического типов загрязнения подробно разбираются в статье М. Эллиотта (Elliott, 2003). Проблема биологического загрязнения рассматривается также ниже, в разделе 3.1. Близка к проблеме биологического загрязнения проблема так называемого “генетического загрязнения”. Бурное развитие в последнее десятилетие биотехнологии, в первую очередь генной инженерии, создало новую экологическую опасность — возможное аварийное попадание из лабораторий в природную среду организмов с новыми свойствами, в частности рекомбинантных штаммов болезнетворных микроорганизмов, которые могут вызвать непредсказуемые последствия для человека, животных, растений и микроорганизмов. Аварии в медицинских или ветеринарных лабораториях при работе с высоковирулентными и контагиозными культурами возбудителей болезней, приводящие к выходу этих возбудителей во внешнюю среду, могут вызывать внутрилабораторное заражение сотрудников с последующим широким распространением возбудителей среди населения.

В настоящее время вредные чужеродные виды считаются второй по значению угрозой биоразнообразию (после разрушения мест обитания), одной из угроз естественным аборигенным экосистемам, устойчивости биологических ресурсов и здоровью людей (Ruesink et al., 1995; Simberloff, 1996; Vitousek et al., 1997; Simberloff, Von Holle, 1999; Everett, 2000; Byers et al., 2002). Осознание мировым сообществом глобального характера этой экологической проблемы стало причиной появления специальных международных соглашений и программ, в частности специальных решений Конвенции о биологическом разнообразии и Глобальной программы по вредным чужеродным видам. Конвенция о биологическом разнообразии, заключенная в Найроби в 1992 г. (Convention on Biological Diversity, <http://www.biodiv.org>), ратифицированная более чем 170 государствами, включая Россию, в настоящее время является основным международным юридическим документом по проблеме инвазий чужеродных видов, их контроля и уничтожения (Панов, 2002). На современном этапе все более очевидной становится необходимость создания единой информационной системы, которая бы объединяла данные об инвазионных видах в глобальном масштабе (Ricciardi et al., 2000).

Суммируя последствия расселения видов, индуцированных в результате человеческой активности, можно говорить о трех взаимосвязанных составляющих феномена появления (и проявления) нового вида в ранее не заселенных им местообитаниях: во-первых, изменение границ распространения отдельных таксонов и нетаксономических группировок; во-вторых, освоение видами новых для них биотопов, в том числе антропогенных; в-третьих, изменение структуры и функционирования отдельных экосистем в связи с изменением доминантов, хищников, замыкающих трофическую цепь (“top predators”) и эдификаторов в сообществах, а также посредством изменения абиотических факторов среды. Рассмотрим каждую из них отдельно.

1.1.1. Изменение ареала вида

“Естественный”, или “исторический” (“native”, “historical”), ареал а также “первичный”, или “анцестральный”, ареал — понятия, весьма условные и различающиеся по смыслу, хотя и употребляемые часто как синонимы для обозначения исходного (до начала инвазии) ареала вида. В соответствии со смыслом, вкладываемым в понятие инвазии как процесса, предполагающего в той или иной мере участие человека, в качестве исходного следует считать ареал, которым вид обладал до неолитической революции (второй половины голоцена), т.е. до того периода, когда хозяйственная деятельность начала приобретать масштабы, приведшие к преобразованию ландшафтов, а также до начала развития транспортных средств, обеспечивших перемещения небольших групп людей (вместе с запасами, необходимыми для их жизнедеятельности) на значительные расстояния. Однако, установить точные границы раннеголоценового ареала для подавляющего большинства видов не представляется возможным, и, по-видимому, речь может идти лишь о той области распространения вида, где он был зарегистрирован до появления первых сообщений о расселении за ее пределы. На наш взгляд, при уместности употребления всех перечисленных понятий наиболее точным и предпочтительным является понятие “исторический”, соответствующее англоязычному “historical”.

Термин “новый”, “новоприобретенный”, “приобретенный” (“non-native”) ареал обычно используют для обозначения территорий и биотопов, на которых вид появляется вследствие расширения “естественного”, или “исторического”, ареала или изменения его конфигурации. Следует помнить, что использование слова “ареал” в подобных комбинациях условно, поскольку фактически речь идет о “новой части ареала” (новый ареал минус исходный ареал). Определение статуса ареала (части ареала) может встретить те же сложности, что и определение статуса вида, описанные выше.

“Ареал — такое же историческое понятие, как и вид” (Синская, 1948, с. 36). Он является таким же обязательным атрибутом каждого вида, как особенности морфологии, физиологии, поведения и т.п. Строго говоря, ареалов, стабильных в полном смысле этого слова, не существует: все их границы в той или иной степени подвижны. Имеются исчезающие виды, ареал которых постоянно сокращается, и виды, находящиеся в стадии экспансии. Можно с большой степенью уверенности считать, что изменения границ ареала многократно наблюдались в истории любого вида (Элтон, 1960; Воронов, 1963; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Городков, 1990а, б, 1997). При рассмотрении вопросов, связанных с ареалом (как уже подчеркивалось выше при рассмотрении общих вопросов инвазии), следует различать, насколько это возможно, “расширение ареала” или “расселение” отдельных видов как следствие прямой или опосредованной деятельности человека в отличие от эволюционных или исторических преобразований.

Бурная история плейстоцена, по-видимому, не оставила неизменным ни одного ареала, по крайней мере в пределах полярных и умеренных поясов. Многие из них полностью смещались, теряли и восстанавливали целостность. Наиболее крупные потрясения закончились только в начале голоцена, менее 10 тыс. лет назад, по

окончании последней ледниковой эпохи. В историческое время наблюдалась кажущаяся стабильность окружающей среды. Восприятие большинства исторических ареалов как стабильных (квазистабильных) вызвано рядом причин, в том числе потому, что: 1) пренебрегают кратковременными флуктуациями границ, связанными с особенностями условий отдельных лет; 2) рассматривают ареал в таком географическом масштабе, в котором незначительные флуктуации несут незначительные; 3) материал по естественной динамике ареала подавляющего большинства видов весьма ограничен (часто это только те разрозненные фактические данные, которые дает коллекционный материал); 4) как статичный рассматривают и очень медленно изменяющийся ареал. Принимая за эталон такой квазистабильный ареал, можно выявить сравнительно быстрое изменение ареала за счет усиления антропогенного воздействия.

Сделаем краткий обзор лишь тех проблем, связанных с учением об ареале, которые имеют прямое отношение к пониманию характера и закономерностей расселения видов — субъектов биологической инвазии.

1.1.2. Учение об ареале. Границы ареала

Любой наблюдаемый ареал представляет больший или меньший фрагмент потенциального ареала (Городков, 1985). Понятие “потенциального ареала” позволяет лучше понять причины успешного расширения (изменения) реализованного ареала, т.е. инвазии. Реализованный (наблюдаемый) ареал близок к потенциальному у процветающих молодых, вполне конкурентоспособных, достаточно вагильных, эврибионтных и сравнительно широко распространенных видов (почти полностью захвативших весь доступный им ареал). Значительно большее несовпадение реализованного и потенциального ареалов — у локальных эндемиков или у немногочисленных популяций реликтовых видов; реализованный ареал почти полностью утрачивается у последних особей вымирающих таксонов. Например, дикие лошади, истребленные в оптимальных для них условиях степей, существовали в виде реликтовых популяций в экстремальных для них условиях пустынь и в лесах.

Значительная часть территории потенциального ареала обычно остается незанятой в результате воздействия неблагоприятных биотических факторов. Болезни, паразиты, хищники, конкуренты, отсутствие специфических пищевых ресурсов, биоценотические условия и многое другое могут мешать виду заселить любую часть ареала, в том числе и наиболее оптимальную. Часть площади потенциального ареала может быть неиспользованной в результате затопления морем, непреодолимых барьеров и т.д. Постепенное осушение шельфа, как, например, по берегам Балтики или арктических морей, образование вулканических островов, таких как Сюртсей около Исландии и заселение его (Lindroth et al., 1973), могут служить примерами частичного расширения используемой части потенциального ареала наземных организмов в силу естественных причин, как и расселение морских организмов в морях Северного Ледовитого океана после того, как северный шельф Евразии освободился от ледникового режима (см. раздел 2.8).

Существование нереализованной части пространства потенциального ареала также обусловлено экологической валентностью вида. Иными словами, вид оказы-

вается приспособленным и к среде, в которой он реально не обитает. Эти адаптации могут иметь характер толерантности как к обычно ненаблюдаемым в природе экстремальным значениям отдельных экологических факторов, так и к необычному сочетанию нормальных значений факторов.

1.1.3. Граница ареала как сложная система

Для описания характера границ реализованного (наблюдаемого) ареала В.В. Станчинский (1922) использовал следующие термины. Он разделял стативные (устойчивые, сложившиеся в предшествующие эпохи) границы ареала на: 1) импедитные (граница ареала определяется наличием физико-географических преград и совпадает с ними); 2) стационарные (граница ареала определяется отсутствием стаций, т.е. биотопов, необходимых для развития вида); 3) ривалитатные (граница ареала зависит от конкуренции с близкими видами); 4) реликтовые (границы, сложившиеся в давние времена и не объясняемые ни одним из указанных выше условий). Упрощая, можно выделять только два типа границ реализованного (наблюдаемого) ареала:

1) границы, определяемые географическими преградами (аналогичны “топографическим преградам” А.И. Толмачева):

— граница четкая;

— расселение скачкообразно;

— преодоление возможно, но маловероятно (вероятность обратно пропорциональна выраженности преграды). Роль антропогенного фактора заключается, прежде всего, в увеличении этой вероятности до значимых величин (рано или поздно произошли бы и трансконтинентальные переселения, но для этого потребовались бы сотни миллионов лет);

— размножение после случайного заноса происходит только при наличии пригодных местообитаний (см. ниже о факторах среды).

2) границы, определяемые факторами окружающей среды:

— граница размытая;

— расселение градуально;

— преодоление невозможно без микроэволюционных изменений;

— антропогенный фактор способствует изменению характеристик окружающей среды.

Однако наблюдаемые границы распространения представляют обычно сложное явление: они дают непрерывную гамму постепенных переходов от зоны оптимума с наиболее многочисленной популяцией через пессимум с низкой численностью до территорий или акваторий, где живые особи не могут оказаться ни при каких условиях, кроме завоза человеком.

Очень интересный анализ границ ареала в пелагиали сделал К.В. Беклемишев (1969). Его положения в основном приемлемы и для наземной биоты, особенно для вагильных видов; весьма существенны и представления о вероятностном подходе к границам ареала. В известной мере обратную задачу обсуждал Дж. Симпсон (Simpson, 1952) — вероятностный подход к барьерам.

В целом пространственные параметры ареала включают не только его размер и конфигурацию (положение границ), но и степень дискретности, поскольку в границах ареала вид обитает только в пределах пригодных станций (биотопов).

Могут быть выделены несколько типов границ распространения (Eckman, 1935; Арнольди, 1957; В.Н. Беклемишев, 1960, 1969; Стебаев, Сергеев, 1982; Городков, 1985):

- 1) граница зоны условно сплошного распространения;
- 2) граница зоны островного распространения;
- 3) граница зоны периодического вымирания (здесь за счет активного или пассивного расселения в благоприятные годы или ежегодно вид может давать одно или несколько поколений, но полностью вымирает в неблагоприятные сезоны или экстремальные годы — временные популяции К.В. Беклемишева. В случае создания относительно устойчивых популяций с редким вымиранием можно говорить о многолетних пульсациях границы ареала. У особо вагильных видов — как, например, у перелетной саранчи — эта территория может быть огромной, причем даже здесь вид имеет большое экономическое значение);
- 4) граница зоны стерильного выселения (экспатриации) (стерильная зона выселения очень важна для вида, поскольку позволяет преодолевать барьеры и заселять изолированные пригодные для существования территории, а также расширять ареал при улучшении климата или повышении предела толерантности вида; по существу, это — пространство, которое вид пытается заселить, но до некоторого времени безуспешно);
- 5) граница зоны выноса остатков организмов (к ареалу уже не относится).

Пространство дисперсии непосредственно связано со способностью вида к расселению — вагильности, которая непосредственно зависит от экологической валентности вида. В случае высокой вагильности вид легко занимает изолированные пригодные станции по периферии ареала и имеет очень широкую зону стерильного выселения. Это позволяет немедленно использовать любое благоприятное для него изменение в климатической или биотической обстановке для расширения ареала. Виды с низкой вагильностью (например, многие бескрылые жуки и моллюски) плохо осваивают периферийные изоляты, а временами и большую часть потенциального ареала, отделенную неширокими преградами. Однако чаще всего наблюдаются случаи промежуточного характера.

Пространство ареала погружено внутрь пространства дисперсии, внешние поверхности которого и представляют весьма нечеткие границы зоны стерильного выселения. Дж.Г. Симпсон (Simpson, 1952) проанализировал характер дисперсии. При колонизации видами новых территорий весьма существенна даже такая низкая вероятность успешного преодоления барьера, как 1 раз за 1 млн. лет.

Математическая сторона различных случаев колонизации обсуждалась Р. Маккартуром и Е. Вильсоном (MacArthur, Wilson, 1967), большой фактический материал по миграциям насекомых был проанализирован К. Вильямсом (Williams, 1958) и К. Джонсоном (Johnson, 1969).

Динамика ареалов многообразна. Достаточно абстрактный подход к динамике ареала можно встретить уже у Дж.Г. Симпсона (Simpson, 1940), где на весьма выразительной схеме он иллюстрирует “миграцию”, “экспансию” и “контрактацию”

ареала (Simpson, 1940, с. 139, рис. 1). К.Б. Городков (1990а) разработал систему элементарных процессов — модусов ареагенеза, выделяя группы пространственных и филетических модусов. В общем виде изменение распространения вида может быть представлено как результат следующих процессов:

1. Вид преодолел преграду и реализует потенциальный ареал; при этом географическая среда стабильна, и вид сохраняет свою экологическую валентность.
2. Изменилась географическая среда, соответственно меняется и ареал.
3. Изменилась экологическая валентность при формо-, расо- и видообразовании, что приводит к последующим изменениям ареала на фоне неизменной географической среды.
4. Изменились и вид, и среда, соответственно меняется и ареал: это — наиболее общий случай.
5. Если такие изменения идут замедленно, то в течение некоторого промежутка времени вид имеет более или менее неизменный ареал. Это — состояние динамического равновесия с географической средой, оно воспринимается как стабильный ареал.

Особенно важным для рассмотрения вопроса о распространении инвазионных видов оказывается модель взаимодействия ареалов (Городков, 1997). На модели простейшего ареадинамического взаимодействия двух видов К.Б. Городков проанализировал комбинаторику 4 случаев воздействия ареала одного вида на ареал другого (0, +, -, ±), дающую 10 сочетаний:

1 (00). Отсутствие ареагенного воздействия — полная взаимная нейтральность. Виды заметно не влияют на распространение друг друга. Это наиболее частый случай: отсутствие существенных связей между видами внутри биоты и соответственно ареадинамического эффекта — обычное и нормальное явление, хотя теоретически все виды и в пределах биотопа, и в биосфере в целом взаимосвязаны. Сюда же относятся и различные случаи биотических отношений, в том числе и существенных, однако не приводящих к изменению ареалов. Необходимо также помнить, что важная для ареадинамики связь может быть опосредованной и хорошо замаскированной. Например, распространение промежуточного хозяина, лимитирующего распространение патогенного паразита, может влиять на ареал окончательного хозяина. Ареал вида, резервуара инфекции, может ограничить расселение другого вида. В целом выявление сложных или замаскированных связей требует длительного изучения и поэтому пока нереально для большинства видов.

2 (0+). Одностороннее расширение ареала — простая дилатация. Захватывается ареал вида-дилататора (например, нового хозяина) малопатогенным паразитом или комменсалом. В настоящее время — обычный случай для вредителей сельского хозяйства при расширении области возделывания культур, которые сами дают пример антропогенной дилатации.

3 (0-). Одностороннее сужение ареала — простая констрикция. В налегающих частях ареала вид исчезает: например, полифаг может полностью истребить второстепенный кормовой вид, что, однако, не отразится на его собственном распространении; обычный случай при вторжении вида-вселенца в островные биоты. К ана-

логичным результатам приводит воздействие очень сильного конкурента или аменсала.

4 (0±). Одностороннее ограничение ареала — простая лимитация. Монофаги не могут выйти за пределы ареала кормового вида, а в силу своей зависимости, как правило, не ограничивают его распространение. Это — обычный случай при биологическом контроле, когда интродуцированный специализированный энтомофаг понижает численность вредителя, вида-лимитатора, но не сокращает его ареал.

5 (++) . Двухстороннее расширение ареалов — взаимная дилатация. При мутуализме адаптивные возможности каждого вида повышаются, и они могут заселить ареалы друг друга (микориза, опылители, кишечные симбионты и многие другие).

6 (+−). Уничтожение одного ареала — дилатация констриктора. При соприкосновении ареалов вида-дилататора с видом-констриктором длительное сосуществование пары невозможно: система с момента контакта стремится к самоуничтожению; проследить в природе этот случай сложно из-за кратковременности события. Уже при первом соприкосновении захватывается весь ареал дилататора, он истребляется; затем здесь происходит вымирание констриктора, и его ареал сокращается до исходного.

7 (+±). Расширение ареала лимитатора — дилатация лимитатора. После возникновения пары вид-лимитатор совместно с видом-дилататором заселяют весь его потенциальный ареал. По сути дела, формируются два независимых ареала: один — вида-лимитатора в нормальных для него условиях, а второй — мутуалистической пары: лимитатор и его дилататор. Эти ареалы могут существовать независимо. Примером может служить заселение человеком новых территорий (часто весьма удаленных) за счет интродукции домашних животных и культурных растений.

8 (−−). Двухстороннее сокращение ареалов — взаимная констрикция. Антагонизм при частичном наложении ареалов приводит к их взаимной деформации, при их полном совпадении происходит еще большее обоюдное равновесное ограничение. Примером могут служить равные по силе конкуренты или взаимоуничтожение свободно скрещивающихся видов, дающих стерильное потомство — генетическое уничтожение зигот, как у некоторых жуков-долгоносиков.

9 (−±). Полная зависимость от истребляемого вида — констрикция лимитатора. В чистом виде — маловероятный случай, так как такая система исходно стремится к самоуничтожению и, если и возникает, то существует короткое время. В природе этот случай часто имитируется заносом эффективного констриктора (болезни, паразита, хищника) в островные местообитания, где вымирают и хозяин, и констриктор, что может представлять одну из причин обеднения островных биот.

10 (±±). Двухстороннее ограничение ареалов — взаимная лимитация. Возможны только полностью совмещенные ареалы, как, например, у облигатных симбионтов. Впоследствии формирование коареала может стать предпосылкой для его дальнейшего расширения, если симбиоз окажется удачным. Довольно частый и важный случай, хотя обычно он не привлекает внимания.

1.1.4. Вид в пределах исторического ареала и в области инвазии

Особым аспектом исследования проблем расширения видом ареала является вопрос о сохранении (или изменении) видом своих особенностей (морфологических, генетических, экологических и т.д.) в области инвазии.

Сравнительное изучение вида в пределах исторического ареала и области инвазии до настоящего времени почти не проводилось, хотя такие данные могут заметно прояснить механизм инвазии. С одной стороны, на новых территориях вид оказывается обедненным генетически и морфологически по сравнению с историческим ареалом. С другой стороны, в области инвазии (если инвазия является повторяющейся) получают возможность для контакта и генетического обмена представители различных географических популяций вида (особенно в случаях обширного исторического ареала), в естественных условиях разобщенные. Благодаря этому вид на новой территории получает новые комбинации генов и, как следствие, новые свойства, которые и могут определять его способность успешно конкурировать с местной биотой. Не исключена и гибридизация с близкородственными видами, как местными, так и заносными. В отдельных случаях можно говорить о формировании в области инвазии новых географических рас (Камелин и др., 2001). В поддержку высказанной точки зрения свидетельствует и мнение Н.Н. Цвелева (1981, с. 68) о том, что "...многие широко и активно распространяющиеся виды" возникли в результате "массовой интрогрессивной гибридизации пар относительно близких видов..." и такая гибридизация "...была, очевидно, обычным явлением в плейстоцене". Подобным путем, весьма вероятно, возник такой широко и активно распространяющийся вид как крапива двудомная (Гельтман, 1990). Примером гибридизации близких форм (или видов) может служить и успешная натурализация в оз. Севан гибридной формы сига, которая образовалась после вселения в этот водоем сига-лудоги и чудского сига. Другим примером может служить расселение на территории европейской части России волко-собачьих гибридов, численность которых увеличивается. Эти новые хищники наносят большой ущерб, и бороться с ними значительно сложнее, чем с волком. Эти примеры позволяют предположить, что в ряде случаев гибридизация (между представителями различных географических популяций или близких видов) в области инвазии способствует началу активного завоевания видом новых территорий и экологических ниш. Во всяком случае, этот вопрос требует специального изучения.

Гибридизация, конечно, не является единственно возможным способом формирования новых рас; в ряде случаев действуют и иные генетические механизмы, в первую очередь, дрейф генов. Принципиально важно то, что вид в области инвазии не всегда эквивалентен себе в области исторического ареала. Так, для ряда видов жуков-листоедов в области инвазии показано существенное изменение некоторых популяционных показателей и возрастание размаха фенетической изменчивости, что подробно рассматривается в разделе 1.3.

Очень близким к понятию "инвазионный вид" является "потенциально инвазионный вид". Под это понятие, очевидно, подпадают все виды, обладающие определенными биологическими особенностями, обеспечивающими успех расселения

(“invasiveness”) за пределы исторического ареала (Буторин, Мордохай-Болтовской, 1960; Lodge 1993; Ricciardi, MacIsaac 2000; McMahon, 2002) при благоприятном стечении внешних обстоятельств, таких как восприимчивость (“invasibility”, “susceptibility”) потенциальной экосистемы-реципиента к инвазии (Elton, 1958; Williamson, 1996; Levine, D’Antonio, 1999) или ее “приемная емкость” (Карпевич, 1975) и имеющиеся в наличии векторы — естественные или антропогенные — переноса (“available vectors”, “corridors”) (Ricciardi, MacIsaac, 2000). По одной из современных концепций, выдвинутой О.В. Ковалевым (см. раздел 1.3), свойством “инвазионности” обладают (при благоприятном стечении внешних обстоятельств) прежде всего так называемые “ювенильные” таксоны. Таковых, по-видимому, сравнительно много в относительно молодых и нестабильных экосистемах, например эстуариях понто-каспийской области и Дальнего Востока (см. раздел 2.9). Некоторые из ювенильных таксонов лишь в последние десятилетия начали быструю и успешную экспансию в антропогенно трансформированные экосистемы, часто вытесняя ранее вселившиеся виды, обладающие сходным образом жизни (см. разделы 2.3, 3.2, 3.5).

Большое число современных работ посвящено выявлению потенциально инвазионных видов. Очевидно, успех биологической инвазии — натурализации вида в новой экосистеме — определяется особенностями вида-вселенца, особенностями протекания процесса интродукции и условиями в сообществе (экосистеме) — реципиенте. Во многих публикациях (Crosby, 1986; Drake et al., 1989; Di Castri et al., 1990; Clout, Lowe, 1996; Williamson, Fitter, 1996b; Ross et al., 2001 и др.) приводится перечень многочисленного ряда естественных и антропогенных причин, способствующих расселению пришельцев. Например, показано, что успех инвазии положительно скоррелирован с числом особей, подвергшихся интродукции, и числом повторных вселений (Lonsdale, 1999; Levine, 2000; Ruiz et al., 2000; Mack, Lonsdale, 2001; Ricciardi, 2001), а также с числом одновременно вселяющихся видов (Hewitt, Nuxel, 2002). Особый интерес представляет вопрос, имеются ли такие характеристики вида (особенности морфологии, образа жизни, популяционной и генетической структуры), которые предопределяют его превращение в инвазионный (Kolar, Lodge, 2001). У потенциально инвазионных видов всегда обнаруживаются такие особенности морфологии, физиологии и образа жизни, которые позволяют им осваивать биотопы, более или менее отличающиеся от условий обитания в нативных стациях, а также успешно конкурировать с аборигенными видами за общие ресурсы. В самом общем виде особенности вида, способного стать инвазионным, по-видимому, включают высокую эврибионтность (при завоевании новых биотопов) и высокую конкурентоспособность (для успешной конкуренции с аборигенными обитателями осваиваемых регионов и экосистем). Очевидно, что эти свойства имеют относительный характер и с трудом поддаются априорной оценке. Некоторые авторы подчеркивают отсутствие общего закона при оценке “способности инвазировать” (di Castri, 1989) или вообще отрицают возможность выявления будущего инвазионного (адвентивного) вида (Hengeveld, 1989; Roy, 1990; Williamson, 1996; Миркин, Наумова, 2001). Однако, по мнению других авторов, быстрое развитие количественных методов изучения инвазионного процесса дает возможность выработки критериев оценки будущего успеха инвазии (Kolar, Lodge, 2001).

Для понимания, имеются ли характеристики потенциальной “инвазионности” у конкретного вида, определенное значение может иметь сравнение реально инвазионных и потенциально инвазионных видов, близких в таксономическом отношении, сходных по происхождению и /или относящихся к сходным экологическим группировкам (“экологически эквивалентные” виды) (Пронин, 2002). Модели выявления потенциально инвазионных видов (Kolar, Lodge, 2001; Muller, 2001) показывают, что виды рода, в котором уже известны инвазии, часто расселяются вместе или в близкой последовательности. При этом инвазии, как правило, начинаются из областей, дающих большое число выселений (например, Понто-Каспийский бассейн в случае с водными беспозвоночными и рыбами). Фундаментальными для успеха инвазии считают генетические свойства популяции вселенца, которые определены числом, генетическим разнообразием и источником особей-родоначальников, а также стохастическими и селективными факторами, которые влияют на сохранение и воспроизведение конкретных генотипов в области инвазии (Williamson, 1996; Holland, 2000, Tsutsui, Case, 2001, Lee, 2002; Garcia-Ramos, Rodriguez, 2002; Stepien et al., 2002). Высокое генетическое разнообразие группы (популяции) особей-вселенцев прямо связано с их способностью натурализоваться, расширять область инвазии и внедряться в новые биотопы (Williamson, 1996; Shea, Chesson, 2002; Garcia-Ramos, Rodriguez, 2002; Stepien et al., 2002). Анализ литературы доказывает, что возможность выявления потенциально инвазионного вида является лишь одним из многих аспектов предсказания возможности потенциальной инвазии, ее успеха и степени повреждения колонизируемой аборигенной экосистемы. Особенности системы-реципиента рассматриваются ниже.

1.1.5. Чужеродный вид и сообщество-реципиент

В пределах каждой географической и ландшафтной зоны существует множество экосистем, естественных и антропогенно трансформированных, в которых можно обнаружить условно однотипные участки — биотопы; местообитания; станции, сходные в отношении основных абиотических параметров и степени и характера антропогенных воздействий. Эти участки населены определенным количеством популяций видов, сосуществующих совместно и находящихся в этих участках условия, достаточно благоприятные для жизни. Эти группировки самоподдерживающихся популяций не случайны, и совместное сосуществование их членов обусловлено не только сходными требованиями к абиотической составляющей окружающей среды, образом жизни, особенностями жизненного цикла и всем многообразием взаимоотношений каждого организма со средой, но, в первую очередь, согласованным функционированием этих сосуществующих популяций, основанном на многообразных биотических связях между ними. Такие взаимосвязанные группировки живых организмов, приуроченные пространственно и функционально к определенным биотопам, издавна получили название “биоценоза”, “биотического сообщества” или просто “сообщества живых организмов”, “сообщества”, (“community”, “assemblage”).

Интеграции нового вида (интродуцированного), как правило, уже предшествует целый ряд изменений, приводящих исходный (естественный, интактный) биоценоз

в состоянии восприимчивости. Успех инвазии зависит, в первую очередь, от таких особенностей системы-реципиента, которые обеспечивают саму реализацию инвазии. При этом эти особенности могут быть двух родов — особенности общего свойства (общая подверженность системы к неустойчивости при воздействии на нее любых инвазий) и конкретные особенности, обеспечивающие успех инвазии отдельных вселенцев. К первой группе можно отнести, в первую очередь, наличие нарушений (“disturbance”) в системе, отклонений от того, что можно считать нормальным или естественным для данной системы. Так, общепринятым считается, что нарушенные (как в силу естественных, так и в силу антропогенных причин) экосистемы более восприимчивы к инвазиям (McNeely et al., 2001; Leppkoski et al., 2002 и др.). Таковыми являются, например, сообщества большинства искусственных экосистем (например, агроценозы); экосистем, испытавших антропогенное воздействие, приведшее к почти полному разрушению структуры нативных сообществ (водохранилища); экосистем эволюционно молодых водоемов (Балтийское и Белое моря, оз. Балхаш) или характеризующихся изменчивыми абиотическими условиями (эстуарии рек). Кроме того, причиной успеха внедрения вида в биоценоз считают наличие в нем свободных ниш (Элтон, 1960; Карпевич, 1975; Di Castri, 1990). Наличие таких “свободных” ниш, как правило, связывают с обедненным в видовом отношении сообществом. Традиционно считается, что богатые видами многокомпонентные сообщества менее подвержены инвазиям. Нет очевидных примеров внедрения растений в климаксовые зональные растительные сообщества (например, старовозрастные еловые леса). Однако вопреки этой парадигме можно найти примеры внедрения новых видов и в сообщества с высоким видовым разнообразием (Levine, d’Antonio, 1999). Важной предпосылкой вселения может быть также и изменение биотических связей между представителями различных трофических уровней при отсутствии видимых серьезных вмешательств человека в естественные сукцессии экосистем и сообществ, входящих в их состав. Так, вселению хищных ветвистоусых рачков в ряд водоемов предшествовало падение численности рыб-планктофагов и, как следствие, снижение пресса рыб на хищный зоопланктон (см. раздел 2.2). Конкретные особенности сообществ и экосистем, обеспечивающие успех инвазии отдельных вселенцев, многообразны. Многие примеры такого рода, включая палеоинвазии, рассматриваются во всех разделах данной книги.

Естественно предположить, что любая интеграция нового вида в сообщество влечет за собой изменения в его структуре и функционировании, однако не всегда эти изменения заметны для наблюдателя и могут быть оценены количественно. Заметны, как правило, те изменения, которые наносят ощутимый экономический ущерб хозяйственной деятельности человека, приводят к нарушениям привычных ландшафтов, к исчезновению видов и подпадают под понятие “биологического загрязнения” (см. выше, а также разделы 3.1, 3.2). Заметные прямые эффекты вселенцев могут наблюдаться, как правило, в сообществах, бедных видами, тогда как в зрелых, богатых видами сообществах и саму инвазию, и ее последствия заметить намного труднее (Moyle, Light, 1996). Выраженность эффекта инвазии зависит и от экологических особенностей видов — наиболее сильные воздействия на сообщества оказывают виды-эдификаторы и виды, замыкающие трофические цепи (обычно хищники), или виды-конкуренты местных видов (Moyle, Light, 1996).

Заметные изменения структуры и границ биоценозов связаны, прежде всего, с появлением (заменой) видов-эдификаторов и перераспределением видового состава и количественных показателей нативных видов, вплоть до исчезновения некоторых. Сам вид-эдификатор является доминантом. Местные виды по отношению к эдификатору-вселенцу можно подразделить, как минимум, на две группы — консорты нового вида (Каратаев и др., 1994), связанные с ним топически и трофически, занимающие в обновленном сообществе субдоминантное положение по количественным показателям, и прочие виды.

Структура биоценозов, подвергшихся замене эдификатора, претерпевает изменения видового состава и другим путем. В большинстве экосистем реципиентов число чужеродных видов с течением времени растет (Алимов и др., 2000), причем, в том числе, и за счет видов из одного и того же региона реципиента. Это явление характерно, в частности, для крупных водоемов, таких как североамериканские Великие озера (Ricciardi, MacIsaac, 2000), Балтийское (Leppkoski, Olenin, 2001) и Каспийское (Орлова, 2000) моря, за счет облегчения интеграции других видов-вселенцев, свободно живущих, но сопряженных исторически с видом — эдификатором (раздел 2.9). Это явление получило название “invasion meltdown” (Simberloff, Von Holle, 1999), а наиболее приемлемым русским эквивалентом, на наш взгляд, может служить понятие “сопряженная инвазия” (см. “Словарь терминов”). Некоторые виды привносят с собой своих эндосимбионтов и паразитов (Molloy et al., 1997), и последние становятся членами сообществ (в том числе паразито-хозяйственных систем) экосистемы-реципиента (Бисерова, 1996; Molloy et al., 1997). В случае сопряженной инвазии комбинация нескольких инвазионных видов может оказывать синэргический эффект на сообщество или экосистему (Simberloff, Von Holle, 1999; Ricciardi, MacIsaac, 2000).

Большинство замен видов в сообществах носит опосредованный характер — через пищевой ресурс, появление или исчезновение убежища, но есть и случаи прямого воздействия одного вида (вселенца) на другой — это случаи, связанные с массовым развитием хищника, вредителя, паразита или конкурента. Структура ценозов, подвергшихся интеграции хищника, насекомого-фитофага, паразита или патогена, заметно и необратимо меняется (Pimentel et al., 2000; Holmgren, 2002). Появление хищника или потребителя какого-либо нативного вида может привести к резкому снижению плотности популяции или даже вытеснению (уничтожению) видов-жертв из сообщества (разделы 3.1, 3.2), хотя во многих случаях влияние интродуцента оказывается пренебрежимо малым. Взаимоотношения видов-конкурентов, чьи ниши (например, трофическая) в той или иной мере перекрываются, тоже могут вызывать заметное перераспределение количественных показателей сообщества в сторону вида-вселенца, вплоть до полного исчезновения нативного вида со сходными экологическими требованиями (“экологического эквивалента”) (Каратаев et al., 1997; Пронин, 2002). Особенно это характерно для взаимоотношений родственных видов (Byers, 1999; Crooks, 2001).

Субъективное восприятие влияния инвазии на сообщество связано, прежде всего, с элиминацией местных видов и снижением видового разнообразия сообщества в целом, но есть примеры и иного рода. Так, появление гастроподы *Potamopyrgus*

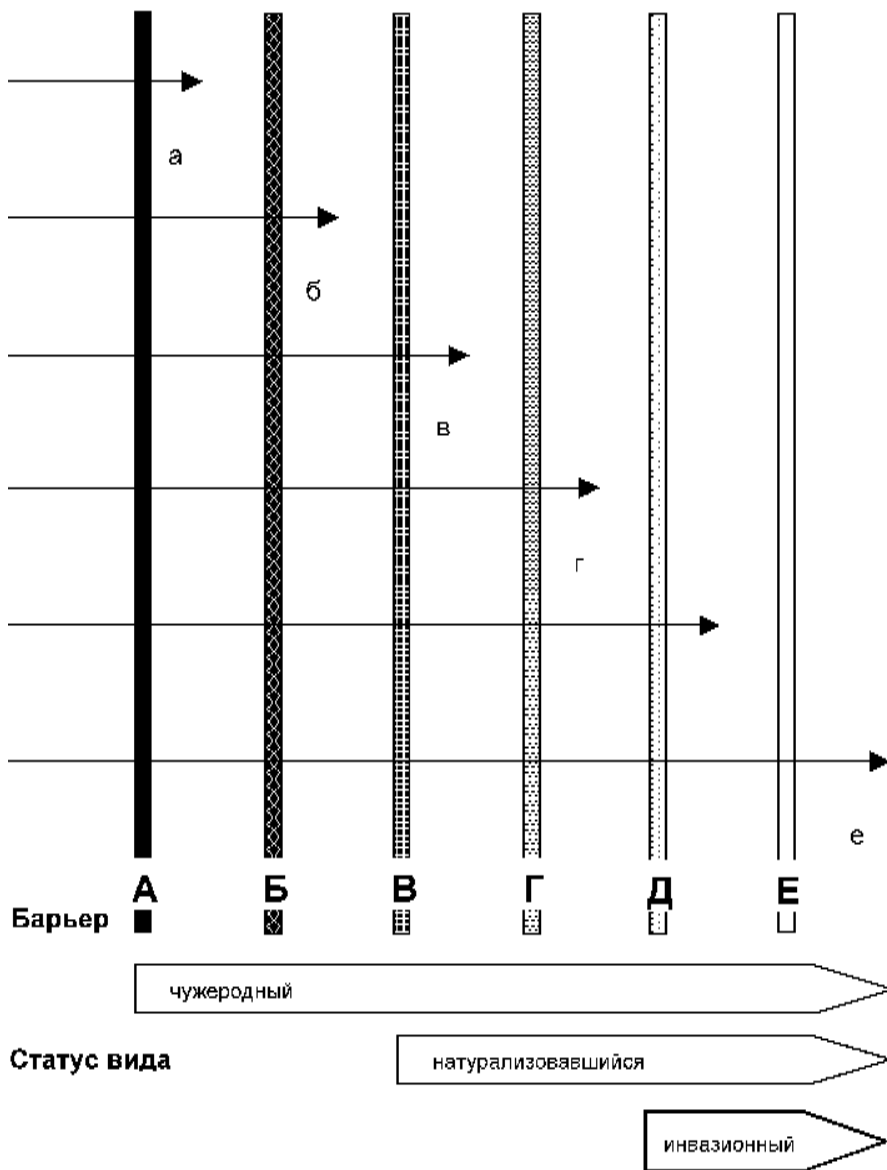


Рис. 1 Схема, иллюстрирующая последовательные барьеры и фазы, проходимые (или не проходимые) видом в процессе инвазии. **А** — преодоление географического барьера; **Б** — освоение биотических и абиотических особенностей нового биотопа; **В** — возникновение способности к регулярному размножению (натурализация); **Г** — преодоление барьеров на пути расселения из места интродукции; **Д** — освоение нарушенных экосистем во всей области инвазии; **Е** — освоение естественных экосистем во всей области инвазии (из Richardson et al., 2000 и McNeely et al., 2001, с изменениями).

antipodarum Gray существенно повысило общее число видов и количественное обилие большинства обычных донных беспозвоночных в одном из ручьев Австралии (Schreiber et al., 2002).

Ряд видов-вселенцев (прежде всего те из них, которых можно отнести к числу эдификаторов) может заметно менять облик всей экосистемы или ее отдельных участков (см. разделы 3.1, 3.2 и 3.3). Так, донные сестонофаги-фильтраторы рода *Dreissena* не только формируют собственные сообщества в водоемах-реципиентах, но способны также существенно повлиять на низшие трофические уровни и на общее состояние среды, вызвать изменения количественных характеристик в планктонных сообществах.

Важно подчеркнуть, что инвазия — это процесс, содержанием которого является преодоление различных барьеров и, соответственно, прохождение разных стадий (Шилов, 2001; Kolar, Lodge, 2001; McNeely et al., 2001). В ботанике процесс от первого появления адвентивного вида дикорастущим на новой для себя территории до внедрения его в естественную растительность наравне с аборигенными видами подразделяют на следующие подпроцессы или состояния (De Candolle, 1855; Clos, 1865, цит. по: Андреев, Зуева, 1990; Thellung, 1922; Камышев, 1959; Трети, 1990; Миркин, Наумова, 2002 и др.): 1) возникновение способности к самовозобновлению в новых экологических условиях окружающей среды, неполная натурализация или акклиматизация; 2) проявление способности к расселению, экспансия; 3) способность к внедрению в естественную растительность, полная натурализация. Обобщая для всех групп организмов, можно выделить ряд “вселение-натурализация-интеграция” (“arrival-establishment-integration”) (Vermeij, 1996), т.е. собственно процесс инвазии по отношению к биоценозам завершается интеграцией (Moyle, Light, 1996). Период натурализации вида, т.е. существование популяции за счет самовоспроизведения, не всегда может быть длительным, если интеграция вида по каким-то причинам не состоялась. Видимым итогом интеграции является постоянство (долговременность) присутствия нового вида в биотопе, а в ряде случаев — его высокие количественные показатели, регистрируемые постоянно или флуктуирующие во времени. Будучи постоянным компонентом биоценоза, новый вид включается (интегрируется) в трофические сети сообщества и, соответственно, во все связанные с ними потоки вещества, энергии и информации. Весьма удачной является схема Д. Ричардсона и др. (Richardson et al., 2000), которая концептуализирует процесс инвазии в целом и может быть применима ко всем группам организмов (рис. 1).

Совершенно особую область инвазионных исследований составляет моделирование. Развитие моделирования тесно связано с идеей о возможности не только предсказать возможные инвазии, но и оценить их возможные последствия (Helgeveld, 1989; Ramcharan et al., 1992; Ricciardi, Rassmussen, 1998; Павлов и др., 2001; Hayes, 2002a, 2002b; Hewitt, Huxel, 2002; Marco et al., 2002). Кроме того, моделирование возможных инвазий может служить для их предупреждения (Wittenberg, Cock, 2001; Kolar, Lodge, 2001, 2002; McIsaac et al., 2001).

намеренная акклиматизация и гидростроительство, связанное как с заполнением водохранилищ, так и с постройкой каналов всевозможного назначения.

Значительна роль эстуарных и прибрежных районов Земного шара как источника наиболее успешных вселенцев среди беспозвоночных. Анализ таксономического состава показал, что наиболее широко представлены ракообразные, то есть группа, обладающая совершенными механизмами осморегуляции, что позволяет ей осваивать широкий градиент водоемов.

1.4.2. РЫБЫ

К настоящему времени во внутренних водоемах европейской части России было отмечено 104 чужеродных вида бесчелостных и рыб, которые относятся к 64 родам 26 семействам 15 отрядов (табл. 2). Основную массу составляют виды, принадлежащие фауне России (71 вид), чуть менее трети всего списка видов (33 вида) является представителями ихтиофауны других стран или континентов. Наибольшее число видов, появившихся по разным причинам в новом ареале, приходится на долю представителей отряда Сургиниформес — 31 вид, затем идут представители Салмониформес — 25 и Перциформес — 24 вида.

По причинам и способу появления в новых местах чужеродные виды могут быть разделены следующим образом. Как видно из табл. 2, основная масса видов (более 70) была преднамеренно ввезена или перемещена как объект рыбоводства или аквариумистики; незначительная часть была случайно занесена вместе с рыбоводным и аквариумным материалом, и лишь небольшое число видов по разным причинам мигрировало в новые участки ареала из соседних областей или дало вспышку численности в пределах своего ареала и впоследствии расселилось, расширяя его границы (т.е. путем условно естественного расселения).

Основное число видов принадлежит к исключительно пресноводным (49) или солоноватоводным-пресноводным (18), остальные 37 видов в разной степени эвригалинные, т.е. обладают широкой толерантностью к соленостным условиям среды и имеют популяции или живут в отдельные периоды своего жизненного цикла как в морской, так и в солоноватоводной и пресноводной среде.

Среди чужеродных видов основу составляют виды, не мигрирующие или частично мигрирующие, которые имеют, как правило, только одну жилую форму (71), 7 проходных видов и остальные виды (26), отдельные популяции которых в своем жизненном цикле имеют и проходные формы, и жилые.

Таблица 2. Рыбы-вселенцы в водоемах европейской России и прилегающих территорий.

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципient	Натуральная ситуация	Источники
1 <i>Saipromyzon kessleri</i> (Kessler, 1870)	морской-пресноводный; морской-речной; проходной; ? плавайт-детритофаг	бассейн Каспийского моря	преднамеренная интродукция	бассейн Дона	нет	Тихий, 1953; Бурмакль, 1963
2 <i>Eubotrymazon mullae</i> (Beig, 1931)	пресноводный; речной; жилай; ? детритосаг	бассейн Дона	неизвестен	бассейн Волги (р. Сура)	локально	Певлн, 2001
3 <i>Acipenser baeri</i> Brandt, 1869	пресноводный; речной-озерный; жилай; бентофаг	реки Сибири	преднамеренная интродукция; аквакультура	бассейн Балтийского (озера Педажское и Псковско-Чудское) и Каспийского морей (оз. Селигер, водохранилища Горьковского, Самарское и Волгоградское)	нет	см. сведения Карпезич, 1988; Кудерский, 2001
4 <i>Acipenser gmelinensis</i> Brandt et Ratzeburg, 1833	солончатководный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; ? жилай-проходной; бентофаг	бассейн Волги	преднамеренная интродукция; реинтродукция; аквакультура	основные речные бассейны европейской части России	нет	см. сведения Карпезич, 1988; Слынькс и др., 2000; Кудерский, 2001
5 <i>Acipenser ruthenus</i> Linnaeus, 1758	пресноводный; речной; жилай; бентофаг	бассейн Волги	преднамеренная интродукция; аквакультура	основные речные бассейны европейской части России	локально	см. сведения Карпезич, 1988; Новоселов, 2000; Кудерский, 2001
6 <i>Acipenser stellatus</i> Pallas, 1771	солончатководный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; проходной; бентофаг	бассейн Волги	преднамеренная интродукция; аквакультура	бассейн Волги; рыбодоводств на теплых водах	нет	см. сведения Карпезич, 1988; Кудерский, 2001
7 <i>Huso huso</i> (Linnaeus, 1758)	солончатководный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; проходной; хищник	бассейн Волги	преднамеренная интродукция; аквакультура	бассейн Волги (водохранилища волжского каскада); бассейн Урага (оз. Челкар)	нет	см. сведения Карпезич, 1988; Кудерский, 2001

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
8 <i>Polydora spatulata</i> (Malmgren, 1792)	прес-сводный; речной; трохоидной; планктофаг-эврифаг	Сев. Американа	Acipenseriformes: Polyodontidae аквакультура	бассейны Волги и Кубани (Краснодарское водохранилище)	нет	см. сводку Кудерский, 2001
9 <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	морской-пресноводный; морской-эстуарный-речной-сзерный; проходной; хищник-эврифаг	Балтийского моря	Anguilliformes: Anguillidae пред-американная интродукция, аквакультура, естественное расселение	запад европейской части России; бассейн Волги (водохранилища); Московская обл.; оз. Сегитер, волжские водохранилища)	нет	Кохненко, 1958; Казгезич, Пискуна, 1965а, б
10 <i>Cyprina turgida</i> (Linnaeus, 1758)	морской-солончатководный-прес-сводный; морской-эстуарный-речной-сзерный; жилой; планктофаг	Балтийское море	Cypriniformes: Cyprinidae пред-американная интродукция	бассейн Дона (Пролетарское водохранилище)	нет	Казгезич, Боккова, 1963
11 <i>Cyprina turgida</i> (Linnaeus, 1758)	морской-солончатководный-прес-сводный; морской-эстуарный-речной-сзерный; жилой; планктофаг	Нижняя Волга	естественное расселение	бассейны Днепра, Дона и Волги (водохранилища)	широко	Позняк, 1967б Слынько и др., 2000; Яковлев и др., 2001; Антонов, Козловский, 2001
12 <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	сог-сноватоводный-тресноводный; эстуарный-речной-сзерный; жилой-полупроходной; бентофаг	европейской части России	Cypriniformes: Cyprinidae водоёмы пред-американная интродукция	озера в Латвии, Литве, Московской области, на Урале	широко	Казгезич, 1988; Пересохин, 2000
13 <i>Abramis sapa</i> (Pallas, 1814)	сог-сноватоводный-тресноводный; эстуарный-речной-сзерный; жилой-полупроходной; бентофаг	? бассейн Верхней Волги; эрхсыя Сев. Двины	естественное расселение	р. Северная Двина от верховьев до дельты и устьев притоков	локально	Соловкина, 1975; Новоселов, 2000; Новоселов, Студенов, 2000 2002
14 <i>Abyrtus chalcoides</i> (Güldenstädt, 1772)	прес-сводный; эстуарный-речной; жилой-полупроходной; планктофаг	? бассейн Азовского моря	пред-американная интродукция — аквакультура, естественное расселение	бассейн Дона (эзерховья; Сенгилеевское и др. водохранилища)	локально	Попова, 1961; Козлов, 1977; Бихтеева и др., 1980

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
15 <i>Aspius aspius</i> (Linnaeus, 1758)	пресноводный; астуарный-речной-озерный; жилой-полупроходной; хищник	? бассейн Верхней Волги	естественное расселение из соседних областей	р. Северная Двина от Верховьев до Архангельска	локально	Новоселов, 2000; Новоселов, Студенов, 2002; Бонзак, 2003
16 <i>Aristichthys lobifolius</i> (Richardson, 1845)	пресноводный; речной-озерный; планктофаг	Китай (? Янцза)	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура	бассейны Волги, Дона, Днепра, Кубани (в европейской части России примерно до 55° с.ш. и севернее как объект аквакультуры на теплых водах ГЭС, АЭС и ТЭЦ)	нет	см сводки Богучкав, 1998; Кудерский, 2001
17 <i>Barbus brachycephalus</i> Kessler 1872	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-астуарный-речной; жилой-полупроходной-проходной; бентофаг-звриффаг	бассейн Каспийского моря	преднамеренная и н-тродукция	Иркли-ские водохранилище (Урал), Азовское море (Ах-аннзовский лиман)	нет	см сводку Карпевич, 1998
18 <i>Barbus ciscaucasicus</i> Kessler, 1877	пресноводный; речной; жилой; бентофаг-звриффаг	бассейн Каспийского моря (р. Кура)	естественное расселение (по каналу)	р. Восточный Маньч (Чограйское водохранилище)	локально	Позняк, 1987а
19 <i>Sarpoeta sarpoeta</i> (Güldenstadt, 1773)	пресноводный; речной-озерный; жилой; звриффаг	оз. Севач	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура	Урал (Ирклинское водохранилище); рыбободные хозяйства в Эстонии	нет	Картевич, Бонкова, 1983
20 <i>Sarassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	пресноводный; речной-озерный; жилой; бентофаг-планктофаг-звриффаг	Китай (? Янцза)	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура	локально в европейской части России в Украине	? локально	см сводки Мовчан, Смирнов, 1983; Szczerbowski, 2001
21 <i>Sarassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	пресноводный; речной-озерный; жилой; бентофаг-планктофаг-звриффаг	водоемы европейской части России бассейн Амура	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура; естественное расселение	повсеместно в Европе	широко	см сводки Колупов 1993; Абраменко, 2001; Szczerbowski, 2001
22 <i>Sarassius gageanus</i> (Linnaeus, 1758)	пресноводный; речной-озерный; жилой; бентофаг-планктофаг-звриффаг	водоемы европейской части России	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура; естественное расселение	локально в бассейнах основных рек Восточной Европы (пруды, озера, водохранилища)	локально	см сводки Мовчан, Смирнов, 1983; Szczerbowski, Szczerbowski, 2001

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
23 <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	пресноводный; речной-озерный; жилой; макрорифаг	Китай (? Янцзы), бассейн Амура	преднамеренная интродукция, аквакультура	системы Днепра, Волги, Кубани, водоемы Северо-Западного Кавказа	нет	см. сводку Карпевич, 1998
24 <i>Syrphius castris</i> Linnaeus, 1758	солончаково-оводный-пресноводный; астуарный-речной-озерный; жилой-полупресноводный; бентофаг-эврипелаг; пресноводный; речной-озерный; планктофаг	водоемы европейской части России	преднамеренная интродукция; аквакультура, естественное расселение	повсеместно в Европе	широко	см. сводку Batous et al., 2001
25 <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> Valenciennes, 1844	пресноводный; речной-озерный; планктофаг	Китай (? Янцзы)	преднамеренная интродукция, аквакультура	Бассейны Волги, Дона, Днепра, Кубани (в европейской части России преимущественно до 55° с.ш. и севернее как объект аквакультуры на теплых водах ГРЭС, АЭС и ТЭЦ)	? нет	Мовчан, Смирнов, 1981; Абду-самадов, 1986; Богущая, 1998; Кудерский, 2001
26 <i>Leuciscus bleekeri</i> (Heckel, 1843)	пресноводный; речной-озерный; жилой; планктофаг	? водоемы европейской части России	непреднамеренная интродукция	Ленинградская обл.; озеро Абрау; Пиманчик; Армения	локально	Руденко, 1968; Пилоян, 1998; Кудерский, 1999; Лужняк, 2001
27 <i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	пресноводный; речной-озерный; жилой; эврифаг	водоемы европейской части России	преднамеренная интродукция, аквакультура; непреднамеренная интродукция (? естественное расселение)	повсеместно в Европе (гл. образом, искусственные водоемы); лиманы и низовья Кубани	? возможно	Троицкий, 1939; Делягура, 1964; Плотникова, 2000
28 <i>Myxopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846)	пресноводный; речной-озерный; жилой; бентофаг	Китай (? Янцзы), бассейн Амура	преднамеренная интродукция, аквакультура	системы Днепра, Волги, Кубани, водоемы Сев.-Зап. Кавказа	нет	см. сводку Карпевич, 1998
29 <i>Pezomachus belizensis</i> (Basilevsky, 1855)	пресноводный; речной-озерный; жилой; эврифаг	бассейн Амура	преднамеренная интродукция	бассейн Волги (пруды Московской области)	нет	Строганов, 1964

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
30	<i>Pelecus syntattus</i> (Linnaeus, 1758); солонатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный жилзол-полулужход-ой; хищник-эврифаг	? бассейн Волги	? естественное расселение	бассейн Сев. Двины	локально	Бозн-ак, 2001, 2003
31	<i>Pseidodromus</i> (Temminck et Schlegel, 8-6) эврифаг	Китай (? Янцзы)	непреднамеренная интродукция; естественное расселение	бассейны Черного и Азовского морей	широко	www.zin.ru/animalia/risces также см. раздел 2.4
32	<i>Rhodius alatus</i> (Bloch, 1782) пресноводный; речной-озерный; жуг-ой; планктофаг-эврифаг	бассейны Волги и Дона	? непреднамеренная интродукция; расселение	бассейны Волги (Москва-река и Ока, низовья Волги) и Кубани	широко	см раздел 2.4.
33	<i>Rotundobolus</i> (Naseka et Feyhof, 2003) пресноводный; речной; жилой; бентосаг-эврифаг	? Дона	естественное расселение (постройка канала)	бассейн Дона (р. Егорлык)	локально	наши данные
34	<i>Rotundobolus dentatichius</i> (Naseka et Bogutskaya, 1998) пресноводный; речной; жилой; бентосаг-эврифаг	бассейн Кубани	естественное расселение (постройка канала)	бассейн Дона (р. Егорлык)	локально	Naseka et al., 2001
35	<i>Rufilus frisi</i> (Nordmann, 1840) морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-жуг-ой; бентофаг-эврифаг	Каспийское море; Азовское море	преднамеренная интродукция; аквакультура (кутум); ? естественное расселение (вырезуб)	кутум; бассейн Азовского моря, Кубань, Днепр; вырезуб; низовья Кубани	?	Каргезич 1948; Дозошин, 1959; Троицкий, Цунникова, 1988; Наталевич, 1994
36	<i>Rufilus rufilus</i> (Linnaeus, 1758); солонатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный жилзол-полулужход-ой; бентофаг-гланктофаг-эврифаг	водоемы европейской части России	преднамеренная интродукция; аквакультура, расселение	водохранилища и озера России и Украины	широко	Каргезич Боква, 1963; Кудерский, 2001
37	<i>Scardinus erythrorhthalmus</i> (Linnaeus, 1758); пресноводный; эстуарный-речной-эзерный; жилой-полулужход-ой; планктофаг	водоемы европейской части России	естественное расселение; нагрудная интродукция	бассейн Сев. Двины оз. Абрау	локально	Соловкина, 1965a; Бозн-ак, 2001; Плестников, 2001
38	<i>Vilva vilva</i> (Linnaeus, 1758); солонатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный жилзол-полулужход-ой; бентофаг-эврифаг	р. Неман-Нижний Дон	преднамеренная интродукция; аквакультура, реинтродукция	озера в Калининградской обл., Литве; бассейн Дона, Кубани	локально	Каргезич Локшина, 1965a, б; Астахин, Савина, 1997; Поляняк, 1997a

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
39 <i>Satostomus sajosotomus</i> (Forsster, 1773)	пресноводный; речной; бентофаг-эврифаг	Северо-Восток России	Сурпиниформес: Satostomidae преднамеренная интродукция, аквакультура, случайное попадание в открытые водоемы	бассейн Балтийского моря	локально	Величко, 1986; Кошелев и др., 1983; Первозванский, 1999; Кудерский и др., 2002
40 <i>Isiobius vibialis</i> (Rafinesque, 1818)	пресноводный; речной-саяр-ный; хищной; бентофаг	Сев. Америка	преднамеренная интродукция, аквакультура	бассейны Волги, Дона, Кубани (пруд-ы, водохрани-лища)	нет	Ерохина, Виноградов, '973; Пожняк, '987а; Ем-тыль, 1987; Еванов и др., 1998
41 <i>Isiobius surlinellus</i> (Macleod, 1844)	пресноводный; речной-саяр-ный; хищной; бентофаг	Сев. Америка	преднамеренная интродукция, аквакультура	бассейны Волги, Дона, Кубани (пруд-ы, водохрани-лища), водоемы Калинин	нет	Ерохина, Виноградов, '973; Пожняк, '987а; Ем-тыль, 1987; Еванов и др., 1998
42 <i>Isiobius niger</i> (Rafinesque, 1820)	пресноводный; речной-саяр-ный; хищной; бентофаг-планктофаг	Сев. Америка	преднамеренная интродукция, аквакультура	бассейны Волги, Дона, Кубани (пруд-ы, водохрани-лища), водоемы Калинин	нет	Ерохина, Виноградов, '973; Пожняк, '987а; Ем-тыль, 1987; Еванов и др., 1998
43 <i>Isalagus pilatus</i> (Rafinesque, 1818)	? солоноватоводный-пресноводный; ? эстуаринный-речной-саяр-ный; хищник-эврифаг	Сев. Америка	Siluriformes: Isalutidae преднамеренная интродукция, аквакультура, нелегальная интродукция	бассейны Волги, Дона и Кубани, водоемы Калинин-областной области	? локально	Кудерский, 1982, 2001
44 <i>Ameiurus leucostolus</i> (Lesueur, 1819)	пресноводный; речной-саяр-ный; хищной; хищник-эврифаг	Сев. Америка, Германия, Чехословакия	аквакультура; естественное расселение	бассейны Волги, Дона и Кубани, озеро в Бегоруси и Украине	? локально	Штейнфельд, 1959; Мовчан, 1988
45 <i>Clarias gariepinus</i> (Burchard, 1822)	пресноводный; речной-саяр-ный; хищной; хищник-эврифаг	(Юго-Вост. Азия), Нидерланды	Siluriformes: Clariidae аквакультура	бассейн Дона	нет	Устинов и др., 1998

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
Esociformes: Esocidae						
46 <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	? солончатосводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жабый-полу-проходный; хищник	водоемы европейской части России	преднамеренная интродукция	водоемы европейской части бывшего СССР ("уплотненные ареалы")	широко	Кудерский, 2007
47 <i>Esox lucius</i> Dübowski, 1869	пресноводный; речной-озерный; жабый-хищник	бассейн Амура	преднамеренная интродукция	бассейн Волги (Москва-река)	нет	Карпевич, Лукина, 1972
Osmeteriiformes: Osmeteridae						
48 <i>Osmeterus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)	морской-солончатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-озерный-жабой-полупроходной-продольной-бентофаг-планктонфаг	бассейн Белого и Балтийского морей, верховья Волги (оз. Белое)	естественное расселение	бассейн Волги (от Верхневолжья до водохранилища вниз до Саратовского водохранилища)	широко	Шаронов, 1971; Кудерский, 1975
Salmoniformes: Coregonidae						
49 <i>Coregonus albula</i> (Linnaeus, 1758)	? солончатосводный-пресноводный; ? эстуарный-речной-озерный-жабой-полупроходной; планктофаг	бассейн Верхней Волги; Ладожское оз., озеро Оверозера-запада России	преднамеренная интродукция; аквакультура естественное расселение	многие озера европейской России, бассейн Волги (охранялища вниз до Саратовского)	широко	см. сведения Шаронов, 1971; Кудерский, 1975; Слынько и др., 2000; Кудерский, 2007
50 <i>Coregonus baeri</i> Kessler, 1894	пресноводный; озерный; жабый	Ладожское оз.	преднамеренная интродукция	озера северо-запада России	нет	Бурлякин 1963; Кудерский, Сонин, 1966
51 <i>Coregonus baeri</i> Michotmed, argv., 1948	морской-пресноводный; озерный-жабой	бассейн Лены (Байн-товские озера)	преднамеренная интродукция	озера северо-запада России	нет	Бурлякин 1963; Кудерский, Сонин, 1966
52 <i>Coregonus baeri</i> baeri	пресноводный; озерный; жабый	Ладожское оз.	преднамеренная интродукция	озера северо-запада России, Южного Урала	временно	Бурлякин 1963; Кудерский, Сонин, 1966
53 <i>Coregonus baeri</i> baeri	пресноводный; озерный; жабый	Псковское оз.	преднамеренная интродукция	озера Южного Урала; водохранилища Волги и Урала	локально	Буторин, Мордухай-Болтовской, 1978; Кудерский, Шимановская, 1985

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натуральная защита	Источник
54 <i>Coregonus migratorius</i> (Georgi, 1775)	прес-новодный; озерный; хищник; зоопланктофаг-хищник	с.з. Байкал	преднамеренная интродукция	озера северо-запада России (в том числе Ладожское озеро); Евразийской части России	? локально; ? временно	см. сведения Кудерский 2007
55 <i>Coregonus mykiss</i> (Pallas, 1814)	морской-солон-оватоводный-прес-новодный; морской-эстуарный-речной-озерный; хищный-полупроходной-прес-новодный; зоопланктофаг-бенитофаг	река Сибирь	преднамеренная интродукция-аквакультура	в озерах Ленинградский, Новгородский, Псковской областей, Карелии, Башкирии, Бурятии	нет	см. сведения Кудерский 2007
56 <i>Coregonus nasus</i> (Pallas, 1776)	морской-солон-оватоводный-прес-новодный; морской-эстуарный-речной-озерный; хищный-полупроходной-прес-новодный; бенитофаг	река Сибирь	преднамеренная интродукция; аквакультура	в озерах Ленинградский, Псковской, Новгородской областей, в Карелии.	нет	Кудерский, 2001
57 <i>Coregonus reibelii</i> (Günther, 1769)	прес-новодный; речной-озерный; зоопланктофаг	река Сибирь	преднамеренная интродукция; аквакультура	европейская часть России (озера, водохранилища, пруды)	локально	см. сведения Кудерский 2007
58 <i>Coregonus pidschian</i> (Günther, 1769)	морской-солон-оватоводный-прес-новодный; морской-эстуарный-речной-озерный; хищный-полупроходной-прес-новодный	река Обь и Индигирка	преднамеренная интродукция-аквакультура	пруды и озера Ленинград-ской обл.	нет	Маненкова, Резанова, 1979; Головкова, 1983
59 <i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstädt, 1772)	морской-солон-оватоводный-прес-новодный; морской-эстуарный-речной-озерный; хищный-полупроходной-прес-новодный; хищник-бенитофаг-планктофаг-зверифаг	бассейн Волги	преднамеренная интродукция; аквакультура	озера Южного Урала, бассейны Волги, Дона и Кубанчи, Онежское озеро, Азовское море	нет	см. сведения Кудерский 2007
60 <i>Hucho taimen</i> (Pallas, 1773)	прес-новодный; речной-озерный; хищник	? бассейн Волги	Salmoniformes: Salmonidae преднамеренная интродукция; аквакультура	Северное Приладжье, Ролша	нет	Быковская и др., 1980
61 <i>Oncorhynchus gairdneri</i> (Walbaum, 1792)	морской-солон-оватоводный-прес-новодный; морской-эстуарный-речной; проходной; хищник	бассейн Охотского моря	преднамеренная интродукция-аквакультура	бассейн Белого и Баренцева морей; реки Байбь и Черная (Кавказское побережье Черного моря); Каспийское и Балтийское моря.	локально	см. раздел 2.4. и 2.10

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
62 <i>Oncorhynchus keta</i> (Walbaum, 1792)	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной; проходной; хищник	Бассейн Охотского моря	преднамеренная и н-тродукция-аквакультура	р. Свирь; Белое, Баренцево, Каспийское. Черное моря.	нет	см сводку Кудерский, 2001
63 <i>Oncorhynchus kisutch</i> (Walbaum, 1792)	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной-озерный; жилой-преходной; хищник-эврифаг	Бассейн Охотского моря	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура	Водоёмы северо-запада России; бассейн Волги, Каспийское море.	нет	см сводку Кудерский, 2001
64 <i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792)	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной-озерный; жилой-преходной; хищник-эврифаг	Бассейн Охотского моря	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура	Кольский полуостров	нет	Суркова, 1966
65 <i>Parasalmo trutta gairdneri</i> (Richardson, 1836)	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной-озерный; жилой-преходной; хищник-эврифаг	Сев. Америка Зап. Европа	преднамеренная и н-тродукция; аквакультура, перенос членичатых антоподиями (уход из рыбоводных сооружений)	бассейны Волги, Дона и Кубани, Карелия, Ленинградская и Мурманская обл. и др., реки черноморского побережья	локально	см сводку Кудерский, 2001
66 <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной-озерный; жилой-преходной; хищник	Бассейн Балтийского моря	преднамеренная и н-тродукция — аквакультура	Чудское и Псковское озера; водоемы Южного Урала	нет	см сводку Кудерский, 2001
67 <i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-лечной-озерный; жилой-преходной; хищник-эврифаг	? Бассейн Балтийского моря	преднамеренная и н-тродукция — аквакультура	Чудское оз., оз. Абрау; Ленинградская обл.; водоемы Южного Урала	нет	Сомов, 1922; Крыжановский, 1936; Бурмакин, 1963
68 <i>Salmo gairdneri</i> Berg, 1948	пресноводный; речной-озерный; жилой; хищник-эврифаг	оз. Кезеной-Ам	преднамеренная и н-тродукция	оз. Мючух в Нагорном Дагестане	локально	Данилов-Данилян, 2001
69 <i>Salmo trutta labialis</i> Kessler, 1877	пресноводный; речной-озерный; жилой; хищник-эврифаг	оз. Севан	преднамеренная и н-тродукция — аквакультура	озера Дагестана и Северо-Запада России	нет	Кудерский, Соколин, 1966; Кудерский, 2001

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
70 <i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchell, 1814)	пресноводный; речной; хилый; хищник-зверифаг	Сев Америка, Зап. Европа	преднамеренная интродукция; аквакультура, непереносимая интродукция — уход из рыбхозов, захватываемых систем	Ленинградская обл. (питомник Роща, река Стрелка); озеро Южного Урала	локально	Гэмм, 1905 Ку-чл., 1915; Кудерский 1984, 2001
71 <i>Salvelinus leucostictus</i> (Strelitz, 1888)	пресноводный; озерный; хилый; хищник-зверифаг	Падзское оз.	преднамеренная интродукция	озера северо-запада России	нет	Бурякин, 1963
72 <i>Liza haematocheila</i> (Temminck et Schlegel, 1845)	морской-солон-оватоводный-пресноводный; морской-эстуарный; проходной; детритофаг	Японское море	Mugiliformes: Mugilidae преднамеренная интродукция	Азовское море	широко	см. раздел 2.4.
73 <i>Oryzias sinensis</i> Shen Uwa et Chu, 1989	пресноводный; речной-озерный; хилый; планктофаг-зверифаг	Китай (? Янцзы) — водоемы Казахстана	Belontiiformes: Oryziidae преднамеренная интродукция, расселение	бассейн Кубани речной-морского побережья	широко	см. раздел 2.4.
74 <i>Gambusia holbrooki</i> Girard, 1858	солончатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; хилый-полупроходной; планктофаг-зверифаг	Сев Америка, Зап. Европа	Cyprinodontiformes: Poeciliidae преднамеренная интродукция, естественное расселение	бассейн Кубани и Волга, реки Черноморского побережья	широко	см. раздел 2.4.
75 <i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	пресноводный; речной-озерный; хилый; планктофаг	Центр. Америка — ? Зап. Европа	преднамеренная интродукция (объект аквариумистики)	бассейн Волги (Москва-река), бассейн Дона	локально	Соколов и др., 1994; Деллигян, 2001
76 <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	морской-солон-оватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-озерный; хилый-полупроходной-проходной; зверифаг	устьевые участки южных рек России и Украины	естественное расселение	вверх по течению реки (преимущественно водохранилища)	широко	Мовчан, 1988; Слынько и др., 2000
77 <i>Pungitius pungitius</i> (Linnaeus, 1758)	солончатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; хилый-полупроходной; зверифаг	? Северозапад России	? преднамеренная интродукция; естественное расселение	бассейн Каспийского моря (от Верхней Волги до Средней Волги с притоками)	широко	Соколов, Цепкин, 1992; Евланс и др., 1998

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
78 <i>Synghathus abaster</i> Risso, 1826	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-озерный; жилой-полупроточный-проточный; бентофаг-планктофаг-зврифаг	Нижний Дон, естественное расселение; Нижняя Волга, эстуарии и лиманы Черного, Азовского и Каспийского морей	Gasterosteiformes: Syngnathidae преднамеренная интродукция (при акклиматизации беспозвоночных)	вверх по течению (в основном, водохранилища) рек бассейна Черного, Азовского и Каспийского морей	широко	см. сводки Ем- тыль, 1997; Слынько и др., 2000
79 <i>Leromis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	пресноводный; речной-озерный; жилой; хищник	Сев. Америка — Зап. Европа	Perciformes: Centrarchidae преднамеренная и непреднамеренная интродукция; естественное расселение	бассейн нижнего Днепра; повсеместно на юге Украины	широко	Попова, 1998; наши данные
80 <i>Micropterus salmoides</i> (La Sèpe, 1802)	пресноводный; речной-озерный; жилой; хищник-зврифаг	Сев. Америка — Зап. Европа	преднамеренная интродукция-аквакультура	Краснодарский край (озера Абрау и Лиманчик), пруды в Подмосковье	временно	Крыжановский, 1938; Олейников, 1938; Чихачев, Чихачев, Лужняк, 2001
81 <i>Morone saxatilis</i> (Walbaum, 1792)	морской-солонатоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; жилой-полупроточный; хищник-зврифаг	Сев. Америка	Perciformes: Moronidae преднамеренная интродукция	водоемы бассейнов Черного, Азовского, Каспийского, Балтийского морей	локально	Бердичевский и др., 1968; Дорошев, 1970; Urbickas, 1986
82 <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	солонатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой; хищник-зврифаг	водоемы европейской части России и Украины	Perciformes: Percidae преднамеренная интродукция; естественное расселение	повсеместно в бассейнах основных рек европейской части России; Крым	широко	см. сводки Попова и др., 1993; Карлевич, 1998; Кудерский, 2001
83 <i>Sander lisciperca</i> (Linnaeus, 1758)	солонатоводный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой-полупроточный; хищник	? бассейны Балтийского моря и Волги	преднамеренная интродукция; аквакультура; естественное расселение	повсеместно в бассейнах основных рек европейской части России (бассейн Белого моря и др.)	широко	см. сводку Кудерский, 2001
84 <i>Sander volgensis</i> (Gmelin, 1789)	пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой-полупроточный; хищник-зврифаг	? бассейн Дона	? интродукция; естественное расселение	бассейн Кубани	широко	см. раздел 2.4.

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
85 <i>Oreochromis aureus</i> (Steingachner, 1864)	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Зап. Африка, Ближний Восток	Регистры: Cichlidae преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайный уход в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря, бассейны Днепра, Дона, Кубани и Волгу	?не-	Изюмов, 1986, 1988; Кудерский, 2000
86 <i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852)	солончаководный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилый; зёрниса-	Юго-Вост. Африка	преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайный уход в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря, бассейны Днепра, Дона, Кубани и Волгу	?не-	с.м. сведения Привезенцев, 1994; Емтыль, 1997; Кудерский, 2001
87 <i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Африка	преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайный уход в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря, бассейны Днепра, Дона, Кубани и Волги	не-	Изюмов, 1986, 1988; Привезенцев, 1994; Кудерский, 2001
88 <i>Oreochromis holbrooki</i> (Trewavas, 1966)	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Африка	в открытые водоёмы аквакультура (на теплых водах); ? случайное попадание в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря (Финского залива);	не-	Изюмов, 1988
89 <i>Sarotherodon melanocheilus</i> Rüppell, 1852	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Африка	открытые водоёмы преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайное попадание в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря (Финского залива);	не-	Изюмов, 1986, 1988
90 <i>Tilapia guineensis</i> (Günther, 1862)	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Африка	преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайное попадание в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря (Финского залива);	не-	Изюмов, 1986, 1988
91 <i>Tilapia mariae</i> Boulenger, 1899	прес-новодный; речной-озерный; жилый; зёрниса-	Африка	преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайное попадание в открытые водоёмы	бассейн Балтийского моря (Финского залива);	не-	Изюмов, 1986, 1988

Таблица 2 (продолжение).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
92 <i>Tilapia zillii</i> (Gervais, 1848)	пресноводный; речной-озерный; жилород; эврифаг	Африка, Ближний Восток	преднамеренная интродукция; аквакультура (на теплых водах); случайное попадание в открытые водоемы	бассейн Балтийского моря, бассейны Днепра, Дона и Волгу	нет	Ивойлов, 1986, 1988; Привезенцев, 1994; Кудерский, 2001
Регистры: Odontobutidae						
93 <i>Percottus glenii</i> Dubowksi, 1877	пресноводный; речной-озерный; жилород; хищник-эврифаг	бассейн Амура ? Китай	преднамеренная интродукция (объект а-варимистии); преднамеренная интродукция (совместно с рыбоводным объектом); расселение	бассейны Белого, Балтийского, Черного, Азовского и Каспийского морей	широко	см обзор www.zin.ru/ animal species
Регистры: Gobidae						
94 <i>Benthophilus stewarti</i> (Saucage, 1874)	солончаководный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой; бентофаг	бассейн Азовского и Черного морей	непреднамеренная интродукция (? три позвоночных); естественное расселение	бассейн Волга, Днепра (водохранилища)	широко	Гавлена, 1973; Евланса и др., 1998; Козловский, 2001; наши данные
95 <i>Microplitis saucasa</i> (Berg, 1916)	солончаководный-солончаководный-пресноводный; морско-эстуарный-речной-озерный; жилой; бентофаг-планктофаг	? Азовское море	естественное расселение	? Нижний Дон (Цимлянское водохранилище)	локально	наши данные
96 <i>Microplitis longicauda</i> (Kessler, 1877)	солончаководный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой; бентофаг-планктофаг	Нижний Дон, низовья Кубани	естественное расселение	бассейн Дона (река Маныч-Прселтарское водохранилище, Цимлянское водохранилище) бассейн Кубани (пруды Ахтасского нересто-выростного хозяйства)	локально	Смирнов, 1986; наши данные
97 <i>Microplitis gowiar</i> Iijm 1949	морской-солончаководный-пресноводный; эстуарный-речной-озерный; жилой; ? хищник-бентофаг	Нижняя Волга	естественное расселение; ? непреднамеренная интродукция	бассейны Дона и Волги	широко	см раздел 3.5

Таблица 2 (окончание).

Вид	Экологическая характеристика	Регион-донор	Вектор	Регион-реципиент	Натурализация	Источник
98 <i>Meobrybius gultotacheluis</i> (Kessler, 1857)	морской-соленоватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; жилой; хищник-бентофаг	нажные участки Дуная, Днестра, Днепра, Дона, Волги	естественное расселение	верх по течению Дуная, Днестра, Днелпра, Дона, Волги	широко	с.м. раздг 3.5
99 <i>Meobrybius kessleri</i> (Sulzger, 1861)	морской-соленоватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; жилой; хищник-бентофаг	нажные участки и лиманы Дуная, Днестра, Днелпра	? естественное расселение ? не торговля	верх по течению Дуная, Днелпра	локально	с.м. раздг 3.5
100 <i>Meobrybius melalostomus</i> (Pallas, 1814)	соленсводный-соленоватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной; жилой; бентофаг	бассейн Черного, Азовского, мерианая Каспийского морей	естественное расселение; ? непреднамеренная интродукция	реки (верх по течению) бассейнов Черного, Азовского, Каспийского морей; реки и заливы Балтийского моря	широко	с.м. раздг 3.5
101 <i>Proterorhynchus matrogatus</i> (Pallas, 1814)	морской-соленоватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-озерный; жилой, ? хищник-бентофаг-зврифаг	Нижняя Волга	инвазия-эстышка численности и естественное расселение	бассейн Волги (водохранилища волжского каскада, многие крупные притоки)	широко	с.м. раздг 3.5
102 <i>Stenopa argus</i> (Santor, 1842)	пресноводный; речной-озерный-жилой; хищник	Китай (? Янцзя)	преднамеренная интродукция; аквакультура	бассейн Волги (пруды Московской области, Нижняя Волга)	нет	Веригль, 1956; Бурмакин, 1963
103 <i>Polydora hesius</i> (Lilljehus, 1756)	соленоводный-соленоватоводный-пресноводный; морской-эстуарный-речной-озерный; жилой; ? хищник-бентофаг	? Бассейн Азовского моря	Perciformes: Chaenidae преднамеренная интродукция Pleurotestiformes: Pleurotestidae преднамеренная интродукция	Каспийское море; Пролетарское водохранилище (река Маныч)	нет; ? локально	Карлевич, 1948; Рыкова, 1995

что выражается в ее способности к размножению при низких температурах. Способность размножаться при низких температурах и сохранять высокую скорость роста в более олиготрофных условиях, по сравнению с *D. polymorpha*, позволила дрейссене бугской колонизировать не только обычные местообитания дрейссены полиморфной, но и освоить участки пресноводных водоемов, не доступные для дрейссен ранее.

Таким образом, при интерпретации наблюдаемых особенностей натурализации близкородственных видов среди причин “внутреннего характера”, помимо биологических характеристик инвазионного вида, на наш взгляд, немаловажно проанализировать его происхождение и филогенетические связи внутри более крупной таксономической группы. Необходимость рассмотрения филогении при анализе инвазионных событий согласуется также и с новой концепцией об успехе ювенильных таксонов, предложенной в разделе 1.2. Оценка роли “внешних факторов”, таких как геологические и климатические палеособытия, антропогенная трансформация водных экосистем-реципиентов в направлении возрастания их восприимчивости к инвазии того или иного вида, позволяют, по-видимому, выявить не только черты сходства палеоинвазий и инвазий, что само по себе представляет интерес для познания процесса инвазий и прогностических разработок, но и найти объяснения различным темпам антропогенного расселения близкородственных видов при наличии одних и тех же векторов инвазии и кажущемся сходстве их биологии.

2.4. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий

Известно, что уже с античных времен люди перевозили рыб из одного места в другое и содержали их в неволе из гастрономических, ритуальных или эстетических соображений. По мере роста хозяйственной деятельности и технического прогресса росло влияние человека на водные системы и рыбные сообщества. Для России этот период можно ограничить последними 300 годами, начиная со времени постройки первых каналов, соединивших разные речные бассейны, и первых переселений рыб с утилитарными целями. Пик “созидательной” активности пришелся на последнее столетие. Создание плотин, водохранилищ, водозаборов, каналов, осушение водно-болотных угодий и прочие преобразования кардинальным образом изменили гидрографические характеристики водоемов. Это, естественно, вызвало перераспределение видов в рыбных сообществах в соответствии с новым характером биотопов и появлением связей между изолированными ранее бассейнами. В России соединенными оказались бассейны Северного Ледовитого океана, Каспийского, Черного (с Азовским) и Балтийского морей. Упрощенную схему перераспределения стока рек европейской части России можно найти в книге В.И. Козлова (1993).

Зарегулирование стока многих рек и антропогенное загрязнение явились основными причинами трансформации гидрологических параметров водоемов, в част-

ности солености, содержания кислорода, количества и состава других растворенных веществ, влияющих на различные стороны жизнедеятельности рыб. Численность многих видов резко упала, они исчезли из ряда областей своих естественных ареалов. Другие виды, напротив, расширили свои ареалы за счет проникновения в новые водоемы и/или освоения новых биотопов. Кроме того, активно осуществлялись перевозки рыб с целью акклиматизации. Так, в СССР в 1961–1971 гг. проводилось до 400 перевозок рыб в год, а число водоемов, куда завозился рыбопосадочный материал, доходило до 370 (Бердичевский и др., 1968; Карпевич, 1975, 1998 и др.).

Таким образом, можно говорить о явлении “расширения ареала” или “расселении” отдельных видов рыб в последние три сотни лет как следствии прямой или опосредованной деятельности человека в отличие от эволюционных или биогеографических преобразований, имеющих гораздо более крупный временной масштаб. Однако в ряде случаев можно наблюдать современные изменения ареалов, вызванные причинами, для которых не удается определить антропогенный характер. Далее такие причины условно названы “естественными”. В частности, к естественным причинам можно отнести локальные кратковременные потепления климата, вызывающие естественное расширение (или изменение конфигурации) ареала. Иногда такое явление называют “пульсацией” ареала.

Кроме изменения ареала, не менее значимой для оценки состояния вида может быть информация об изменениях численности вида в ареале в целом или отдельных его частях. Эта характеристика, которую можно назвать “плотность насыщения ареала”, в ряде случаев играет решающую роль при анализе процессов динамики ареала определенного вида рыб и вскрытии причин такого явления. Увеличение численности вида в приобретенном ареале является одним из наиболее значимых критериев успеха его инвазии.

Естественные и антропогенные факторы могут оказывать влияние на характеристики ареала вида одновременно или последовательно.

Проиллюстрируем основные понятия и категории, связанные с явлением расширения ареалов пресноводных рыб на территории России, на отдельных примерах.

Термин “пресноводные виды” мы относим к следующим группам видов: 1) первично пресноводным, 2) диадромным, 3) морским по происхождению, но образующим пресноводные популяции или закономерно проводящим определенную часть жизненного цикла в пресных водах. По нашим данным, список пресноводных рыб России содержит не менее 380 видов (больше, если будет обоснован видовой статус ряда неописанных форм или таксонов с неясным статусом), принадлежащих к 150 родам, 38 семействам и 14 отрядам. Число родов и семейств может несколько варьировать в зависимости от принимаемой таксономической точки зрения.

Не менее 120 видов найдено вне пределов их исторических ареалов. Естественно, точную цифру дать практически невозможно, поскольку в ряде случаев определение границ ареала, который можно считать историческим, или первичным, затруднительно из-за отсутствия достоверной информации об исходном распространении вида. В целом почти 30% видовой списка рыб пресных вод России относится к категориям интродуцированных и инвазионных видов. Полный список

таких видов для европейской части России и сопредельных стран приведен в табл. 2 (раздел 1.4.2; см. также Bogutskaya, Naseka, 2002).

Следует также подчеркнуть, что к собственно фауне рыб России не отнесены особи видов, существование которых строго связано с сугубо искусственными контейнерами, т.е. аквариумами разных типов, устройство которых не предполагает прямой связи с открытыми водоемами (как естественного, так и техногенного происхождения). Однако при попадании этих видов в открытые водоемы они формально включаются в состав фауны, т.е. в список таксонов, зарегистрированных в открытых пресноводных водоемах на территории России. “Открытыми” водоемами мы называем все типы водоемов, расположенных вне закрытых помещений, в том числе антропогенного (техногенного) характера, но имеющих прямую связь (неконтролируемое или контролируемое человеком соединение, постоянное или временное) с естественными водоемами.

Наиболее простым разделением адвентивных видов на группы может быть “административное” деление — по расположению региона донора по отношению к границам Российской Федерации. Выделение “экзотических”, т.е. новых для фауны России видов, показывает, как и насколько изменился ее формальный таксономический состав. Регистрация находок или актов интродукции новых для фауны страны видов необходима для проведения мониторинга возможных инвазий. В литературе многих стран выделение “экзотических” видов широко принято, и им уделяется большое внимание как основному источнику загрязнения аборигенной фауны, более опасному, чем “свои” инвазионные виды, к которым применяется термин “transplant” (Fuller et al., 1999).

Чужеродных видов из других стран, зарегистрированных на территории России, по нашим данным и критически проанализированным данным из литературы, 30 — Polyodontidae: *Polyodon spathula* (Walbaum, 1792); Clupeidae: *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811); Cyprinidae: *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845), *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758), *Ochetobius elongatus* (Kner, 1867), *Capoeta capoeta* (Göldenstedt, 1773); Catostomidae: *Ictiobus bubalus* (Rafinesque, 1818), *I. cyprinellus* (Valenciennes, 1844), *I. niger* (Rafinesque, 1820); Cobitidae: *Misgurnus anguillicaudatus* (Cantor, 1842), *Paramisgurnus dabryanus* Guichenot, 1872; Ictaluridae: *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818); Clariidae: *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822); Osmeridae: *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel, 1846; Salmonidae: *Salmo ischchan* Kessler, 1877, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814); Oryziidae: *Oryzias sinensis* Chen, Uwa et Chu, 1989; Poeciliidae: *Gambusia holbrooki* Girard, 1859, *Poecilia reticulata* Peters, 1859; Centrarchidae: *Micropterus salmoides* (La Cepede, 1802); Moronidae: *Morone saxatilis* (Walbaum, 1792), Cichlidae: *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864), *O. mossambicus* (Peters, 1852), *O. niloticus* (Linnaeus, 1758), *O. hornorum* (Trewavas, 1966), *Sarotherodon melanotheron* Rüppell, 1852, *Tilapia guineensis* (Günther, 1862), *T. mariae* Boulenger, 1899, *T. zillii* (Gervais, 1848).

Присутствие в водоемах на территории России еще нескольких видов требует подтверждения. Так, нам не известны достоверные данные о находках солнечника *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae), широко натурализовавшегося, в частности, в Украине, которого иногда указывают также и для России (Elvira, 2001).

Примером наиболее экзотического вида, требующего искусственного поддержания специфических условий среды и осуществления искусственного размножения, может служить африканский клариевый сом *C. gariepinus*, выращивавшийся с 1993 г. опытно-промышленным рыболовным цехом Новолипецкого металлургического комбината (Устинов, 1998; Кудерский, 2001). В ряде случаев не исключена возможность попадания экзотических объектов разведения в открытые водоемы и последующая натурализация. Кроме того, многие из перечисленных видов — перспективные объекты тепловодного индустриального рыболовства. Часть видов встречается на территории России весьма локально или отмечена лишь единичными экземплярами. Так, сельдь-шэд *A. sapidissima*, интродуцированная в Тихий океан с 1861 г. из северо-западной Атлантики и успешно натурализовавшаяся, уже на протяжении полувека единично встречается у берегов северо-восточной Камчатки и в бассейне Анадыря (Световидов, 1952; Черешнев, Жарников, 1989; Шейко, Федоров, 2000). Два вида китайских вьюнов, *M. anguillicaudatus* и *P. dabryanus*, повсеместно намеренно и непреднамеренно интродуцированных в Китае, были недавно зарегистрированы и в российской части бассейна Амура у Хабаровска (Novomodnuy, 2002).

Разделение адвентивных видов можно проводить также по такому критерию, как природа фактора, обусловившего изменение характеристик ареала.

В современных условиях при значительном и практически повсеместном антропогенном влиянии на водоемы и их экосистемы часто достаточно сложно вычленить роль только **естественных** факторов в изменениях особенностей ареалов рыб. Тем не менее, в ряде случаев это может быть выполнено с высокой степенью достоверности.

Синец *Abramis ballerus* (Linnaeus, 1758) распространен в ряде водоемов Южной Карелии — есть в Сямозере и других озерах бассейна р. Шуя, а также отмечен в Архангельской области (бассейн р. Онега). До 1935 г. синец не был обнаружен в Водлозере, и о его возможной встречаемости здесь сообщалось лишь на основе опросных данных (Лукаш, 1939). Однако в дальнейшем синец стал встречаться в отдельных участках Водлозера, и с 1954–1955 гг. происходило постепенное увеличение его численности (Смирнов, 1967). В настоящее время этот вид многочислен и занимает 3–7-е место в общих уловах в водоеме (Петрова, Бабий, 2000). Вероятный рост численности синца как относительно теплолюбивой рыбы у северной границы ареала является, по-видимому, следствием общего изменения климата в сторону потепления в последние несколько десятилетий. Эта же причина может служить объяснением расселения ряда других видов на север в бассейне р. Северная Двина. Так, белоглазка *Abramis sapa* (Pallas, 1814) была впервые отмечена в бассейне Северной Двины в 1960-е гг. (Бознак, 2001, 2003), где встречалась единичными экземплярами (Соловкина, 1975). По данным Новоселова (2000), белоглазка впервые отмечена в р. Вычегда 1971 г., затем появилась в Северной Двине, быстро увеличивая свою численность. В настоящее время она распространилась практически по всей Северной Двине вплоть до дельтовой части реки и участков приустьевого взморья (Новоселов, Студенов, 2000). Жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) также отсутствовал в реках, текущих в Северный Ледовитый океан, однако в последние годы он попал в Северную Двину и распространился в ней до Архангельска (Ново-

селов, 2000). Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) в бассейне Северной Двины впервые отмечена в 1926 г. (Гнедина, Савина, 1930, цит. по: Бознак, 2001), затем найдена в трех озерах среднего течения (Соловкина, 1969а,б, 1975), а также есть данные, что она встречается в реках Вычегда и Вашка (Новоселов, 2000; Бознак, 2003). Существует мнение, что обнаружение красноперки в озерах системы речки Пянды, впадающей в Северную Двину ниже устья р. Ваца (Соловкина, 1969а) является свидетельством ее присутствия в бассейне Северной Двины с мезоголоцена, несмотря на похолодание субатлантического периода (Бознак, 2003). В бассейне Северной Двины в 1970-е гг. была впервые отмечена чехонь *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) (Бознак, 2001).

Наибольшее количество описанных в литературе случаев изменений ареалов рыб связано с **антропогенными факторами**, влияющими как непосредственно на самих рыб, так и через изменение состояния пресноводных экосистем и гидрографических характеристик водоемов.

Используя такой критерий, как способ проникновения в регион-реципиент, неаборигенный вид может быть охарактеризован либо как “интродуцент”, т.е. вид, привнесенный в новые водные системы благодаря непосредственной акции переноса (интродукции или акклиматизации), проведенной специально или случайно, либо как “самостоятельный вселенец”, т.е. вид, попавший в новые водоемы и биотопы благодаря самостоятельному расселению (причины такого расселения имеют прямо или опосредованно антропогенный характер).

Интродукция — любой непосредственный перенос (перевозка, перемещение), осуществляемый человеком (преднамеренно или непреднамеренно). Применительно к ихтиологическим объектам, формами преднамеренной интродукции в России являются, в основном только: 1) аквакультура (рыбоводство); 2) выпуск объектов аквариумного рыбоводства в естественные водоемы.

К **аквакультуре** в широком смысле относятся коммерческое товарное рыбоводство, спортивное рыбоводство, декоративное рыбоводство, разведение и выпуск рыб с целью санитарного контроля, борьбы с обрастанием, зарастанием и т.п. Ближе к понятию аквакультуры стоит термин “акклиматизация”, определяемый как целенаправленное вселение рыб в водоемы или рыбоводные емкости, расположенные за пределами природных ареалов, и содержание или выращивание вселенцев в новых местообитаниях на протяжении ряда поколений.

Акклиматизационные мероприятия преследуют две главные цели: 1) натурализацию, т.е. формирование в новых водоемах (естественных или техногенных) самовоспроизводящихся популяций рыб; 2) товарное рыбоводство, т.е. выращивание товарной рыбы в специализированных рыбоводных сооружениях без естественного воспроизводства вселенцев. Акклиматизационные мероприятия в России выполнялись по обоим указанным направлениям.

Практические работы по акклиматизации рыб во внутренних водоемах России ведутся со второй половины XVIII века. Наибольший размах они приобрели в 70–80-е гг. XX столетия. В 1986–1990 гг. в водоемах бывшего СССР осуществлялось ежегодно 250–300 вселений 30 видов рыб (Александров и др., 1995), значительная часть которых приходилась на водоемы России. В последние годы в Рос-

сии выполняется около 100 перевозок примерно 16 видов рыб (Строганова, Ванюшина, 2000). Достаточно полные данные об акклиматизации рыб во внутренних водоемах страны приведены в сводке Л.А. Кудерского (2001). За прошедший более чем 250-летний период для акклиматизации использовались 58 видов рыб, которые вселялись в многочисленные водоемы от Калининградской области до Сахалина и Камчатки и от Мурманской области до Северного Кавказа и Южной Сибири. Рассмотрим некоторые примеры акклиматизации рыб.

Для **акклиматизации с целью натурализации вселенца** использовалось более 20 видов рыб.

Последствия акклиматизации, рассчитанной на натурализацию рыб в водоемах вселения, проявляются в двух вариантах. Один из них — формирование нового (антропогенного, или приобретенного) участка ареала вдали от существующего естественного. Этот вариант обуславливает возникновение разорванного ареала. Второй вариант — простое расширение ареала в результате вселения вида в водоемы, расположенные вблизи области его естественного распространения.

В первом случае между природным ареалом и образующимся в результате акклиматизации антропогенным участком существует обширный hiatus, не занятый популяциями вселенца. Наглядный пример — акклиматизация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в бассейнах Баренцева и Белого морей (Кудерский и др., 1969). Естественный нерестовый ареал этого проходного вида в России расположен в основном в бассейне дальневосточных морей от Берингова до Японского. С 1956 по 1987 гг. горбуша периодически интродуцировалась в реки Баренцева и Белого морей (Азбелев, 1959; Мишарев, 1960; Азбелев и др., 1962; Галкина, 1965; Суркова, 1996 и мн. др.). В настоящее время горбуша заходит на нерест в реки этих акваторий от Мурманска до рек Печора, Каратаиха и Кара, а также отмечена у берегов Британских островов, Норвегии, Швеции, Исландии и Шпицбергена (Люенко и др., 2000; Новоселов, 2000 и мн. др.). Между естественным ареалом и новой областью распространения расположены обширные акватории сибирских шельфовых морей. Аналогичный пример — акклиматизация ряпушки-рипуса *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) и сигов рода *Coregonus* в Ириклинском водохранилище (Еременко, Козьмин, 1979; Кудерский, Шимановская, 1995). Естественный ареал акклиматизантов приурочен к бассейну Балтийского моря, в то время как водоем-реципиент относится к бассейну р. Урал. К этому варианту относится также натурализация ряда видов сиговых в озерах Красноярского края (Кудерский, 2001).

Другой пример подобного рода — натурализация гамбузии *G. holbrooki* и медаки *O. sinensis*, завезенных для борьбы с малярийным комаром. Естественный ареал гамбузии* расположен в Северной Америке: водоемы бассейна Атлантического

* *Gambusia affinis* (Baird et Girard, 1853) и *G. holbrooki* стали рассматриваться как отдельные виды сравнительно недавно (Wooten et al., 1988; Rauchenberger, 1989). До этого их обычно считали подвидами одного вида, *G. affinis* и часто не различали, поэтому сейчас сложно установить, с каким видом имели дело в СССР. По-видимому, в России обитает хольбрукская гамбузия. В Узбекистане отмечали оба вида и возможные гибриды между ними (Аннотированный каталог, 1998). В конкретных случаях для идентификации можно использовать опубликованные определительные таблицы (Rauchenberger, 1989; Page, Burr, 1991).

океана от Нью-Джерси до Флориды и реки Мексиканского залива на запад до южной Алабамы (*G. holbrooki*); бассейн Миссисипи и реки Мексиканского залива до Мексики (*G. affinis*) (Rauchenberger, 1989; Page, Burr, 1991; Fuller et al., 1999). В СССР гамбузия впервые доставлена в 1925 г. из Италии в Абхазию, где быстро расселилась по всем водоемам низменной и предгорной полосы (Барач, 1941). Из Абхазии гамбузию расселили для акклиматизации по всему Кавказу, на Украину и в Среднюю Азию. В бассейне Кубани отмечена в реках Лаба и Ветта, сбросных каналах Краснодарской ТЭЦ, в Краснодарском водохранилище, каналах и прудах низовьев Кубани, единично в самой Кубани (Крыжановский, Троицкий, 1954; Троицкий, Цуникова, 1988; Москул, 1994; наши данные).

Медака* *O. sinensis* была завезена в 1974 г. в Краснодарский край из бассейна р. Или в Казахстане, куда попала из Китая при рыбоводных работах. Она была выпущена в 6 водоемов, 5 из которых располагались в пределах города Краснодара и 1 — в окрестностях Анапы. Медака успешно размножалась в двух водоемах Краснодара (Цуникова, Позняк, 1990), отмечена в р. Анапка (Чихачев, Лужняк, 2001), в 1989 г. обнаружена в рисовых чеках Марьяно-Чербугольской оросительной системы (Цуникова, Позняк, 1990). Авторами данного раздела медака была поймана в июле 2001 г. в водоемах системы р. Кубань у станиц Курганская и Протичка.

Успешная акклиматизация с установлением разорванного ареала наблюдается у черноморско-азовского сингиля *Liza aurata* (Risso, 1810), интродуцированного в Каспийское море, и дальневосточного пиленгаса *Liza lauvergnii* (Eydox et Souleyet, 1850)**, интродуцированного в черноморско-азовский бассейн. Сингиль был интродуцирован в Каспий в 1931–34 гг. (Карпевич, 1948), где быстро натурализовался, однако многочисленное промысловое стадо сформировалось только в восточной (туркменской) и южной (иранской) частях Каспия. В российском районе моря кефалей нет (Кудерский, 2001). Пиленгас был интродуцирован в Азовское море в 1960-х гг. Натурализовался и широко расселился в Азово-Черноморском бассейне (помимо открытых участков моря, отмечен в большинстве приазовских лиманов, в Краснодарском водохранилище; имеются сведения о его заходах в Кубань и многие реки черноморского побережья Кавказа), а также в средиземноморском бассейне, где достиг Эгейского моря в 1995 г. (Москул, 1994; Starushenko, Kazansky, 1996; Плотников, 2000; Koutrakis, Economidis, 2000; Чихачев, Лужняк, 2001) и уже отмечается в Адриатическом море у побережья Италии. Уловы пиленгаса в Азово-Черноморском бассейне во много раз выше, чем в Приморье (Пьянова и др., 2001). С 1991 г. он акклиматизирован в Пролетарском водохранилище (система Маньча) (Позняк, Жолобова, 2000).

* Популяции медаки Японии, Кореи и Китая ранее рассматривались как один вид, *Oryzias latipes* (Temminck et Schlegel, 1846). Недавно (Chen et al., 1989) китайские популяции выделены в отдельный подвид. Ряд авторов придает ему ранг вида (Kim, 1997; Kottelat, 2001; и др.).

** До недавнего времени в литературе этот вид обычно называли *Mugil soioy* Basilewski, 1855. Синонимия дана в ряде работ (Kottelat, 1997; Thomson, 1997; Eschmeyer, 2003). Предполагают (Чесалина, Чесалин, 2002; Nakabo, 2002 и др.), что пиленгас консpezifичен японскому виду *Liza haematocheila* (Temminck et Schlegel, 1845) (= *Chelon haematocheilus* auctorum).

В случае простого расширения ареала в результате вселения вида в водоемы, расположенные вблизи его естественного распространения, хиатус между обеими частями ареала (естественной и приобретенной) не выражен. Так, корюшка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) недавно натурализовалась в ряде озер Карелии (Сегозеро, Селецкое, Маслозеро), бассейны которых расположены вблизи исторически населенного этим видом бассейна Онежского озера. В результате акклиматизационных работ лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) натурализовался в ряде малых озер и водохранилищ Южного Урала, затем был вселен в озера юга Западной Сибири и Новосибирское водохранилище, озера Хакассии, малые озера Забайкалья (Кудерский, 2001). Аналогичное перемещение границы ареала наблюдается у судака *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758). На севере Европейской части страны он был акклиматизирован во многих озерах Карелии (Сегозеро, Выгозеро, Вядлозеро) и Вологодской области (Кубенское, Воже, Лача), принадлежащих к бассейну Белого моря, где раньше его не было (Кудерский, 1964; Соловкина, 1975; Зуянова, 1989). Из оз. Воже судак проник в оз. Лача и р. Онега. Спустя некоторое время после натурализации в оз. Кубенском, он постепенно начал проникать в р. Сухона и далее в Северную Двину (Новоселов, 2000). В настоящее время он распространился во всем Северодвинском бассейне. На востоке судак был вселен в озера и малые водохранилища Южного Урала, Новосибирское водохранилище и ряд озер юга Западной Сибири и Красноярского края. Из водохранилищ верховий Иртыша он распространился через притоки в р. Иртыш и встречается здесь до впадения в р. Обь. Из Новосибирского водохранилища (река Обь) спустился до низовий Оби и Обской губы, кроме того, поднялся в верхнюю часть Обского бассейна (Кудерский, 1975, 2001). Таким образом, у судака произошло перемещение границы ареала в северном и восточном направлениях, у леща — в восточном.

Практика дает примеры сочетания у одного и того же вида обоих вариантов изменения границ ареалов. У судака, кроме отмеченного перемещения границы ареала к востоку, произошла также натурализация в оз. Ханка (бассейн р. Амур) (Кравцов, Свирский, 1999), откуда он проник в реки Амур и Усури, распространившись на значительном протяжении последних (Сакович, 1985; Кравцов, Свирский, 1999). Таким образом, появился разрыв в новой части ареала в результате натурализации в бассейне Амура далеко не только за естественной границей, но и за первоначально искусственно созданной областью распространения.

Близки ко второму варианту различные случаи реакклиматизации рыб, выполнявшиеся с целью восстановления исторически утраченных участков природных ареалов. В бассейне Волги неоднократно выполнялись работы по вселению русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt et Ratzeburg, 1833, севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 и белуги *Huso huso* (Linnaeus, 1758) во вновь появившиеся водохранилища, однако естественный ареал этих проходных видов восстановить не удалось. Реакклиматизация туводной стерляди *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 в Кубани имеет, по-видимому, лучшую перспективу (Березовская и др., 1999). Кроме того, в целях расширения ареала и акклиматизации стерлядь выпускалась во многие водоемы европейской и азиатской частей России от бассейна Балтийского моря до Камчатки (Шейко, Федоров, 2000; Кудерский, 2001, мн. др.), в частности в

реки Печору (1928–1961 гг.), Мезень (1960–1953 гг.), Онегу (1961–1968 гг.), Шую (1968–1982 гг.). В Печорском бассейне и в р. Онега она натурализовалась (Новоселов, 2000). Интересно отметить, что первой документально подтвержденной интродукцией рыб в России была пересадка сибирской стерляди *A. ruthenus marsiglii* Brandt, Brandt, 1833 в р. Нева, осуществленная в 1763 г. (Карпевич, 1975).

Выше были рассмотрены примеры акклиматизации рыб, выполняемой целенаправленно, как правило, рыбохозяйственными организациями, однако известны случаи, когда переселение рыб из одного водоема в другой осуществлялось местным населением самостоятельно для повышения запасов рыб и эффективности промысла. В границах естественных ареалов рыб такая практика особенно часто наблюдалась в районах с заморными озерами. После очередного замора для восстановления промыслового значения водоема рыбаки завозили рыбу из соседних озер. Подобная стихийная интродукция выполнялась местным населением и за границами естественных ареалов рыб. Так, в 1919 г. окунь был вселен рыбаками в оз. Кенон и оказался в результате в бассейне р. Амур, где ранее отсутствовал (Милановский, 1951). В 1961 г. окунь был выпущен в некоторые пруды в бассейне р. Шилка и к настоящему времени широко расселился в бассейнах рек Шилки и Ингоды (Карасев, 1974; Горлачев и др., 1986).

Следует отметить, что в целом даже при очень интенсивной акклиматизационной деятельности действительная натурализация и вхождение в состав естественных экосистем (независимо от степени влияния на эти экосистемы) наблюдаются для относительно небольшого числа как интродукций, так и видов-интродуцентов. Как правило, интродуценты не находят оптимальных условий для размножения и, прежде всего, нормальных нерестилищ. Из всех видов наиболее широко натурализовались в новых местообитаниях пиленгас, лещ и судак, которые сравнительно широко пластичны в отношении условий для нереста. Что касается экзотических вселенцев, то большинство из них теплолюбивы и не способны натурализоваться в температурных условиях, свойственных водоемам большей части территории России. Для них, как правило, решающее лимитирующее значение имеет температура воды во время нереста и развития икры и личинок.

Акклиматизация с целью товарного выращивания стала проводиться в России уже в XVIII столетии, когда в пруды Петербургской губернии завозился такой южный вид, как карп (одомашненный сазан *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758).

Во второй половине XIX столетия из Западной Европы для товарного выращивания была завезена радужная форель *Parasalmo mikiss irideus* (Gibbons, 1855), затем американская малоротая паляя *Salvelinus fontinalis* и другие виды. Однако широкий размах это направление акклиматизации получило лишь во второй половине XX столетия в связи со значительным вниманием, уделявшимся в то время развитию озерного нагульного рыбоводства. С 50-х годов прошлого столетия для товарного выращивания в озера европейской части страны (преимущественно северо-западного региона) завозились такие сибирские виды, как пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1789), чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), муксун *Coregonus muksun* (Pallas, 1814), сиг-пыжьян *Coregonus pidschian* (Gmelin, 1789). Для этих же целей и в европейские, и в сибирские озера вселялись карп, белый толстолобик *Hypophthalmichthys*

molitrix (Valenciennes, 1844), пестрый толстолобик *Aristichthys nobilis* и другие виды. Перечисленные виды рыб, особенно пелядь, выращивались в озерах в течение ряда десятилетий. В связи с экономическими преобразованиями последнего времени озерное товарное рыбоводство в европейской части страны как направление аквакультуры практически прекратило существование. Были прекращены работы по искусственному получению молоди и зарыблению ею озер. В 20–30-е годы XX столетия приступили к товарному выращиванию ладожской ряпушки-рипуса и европейских сигов в озерах Южного Урала далеко за границами естественных ареалов этих видов. В небольших объемах эта работа продолжается и в настоящее время.

Наряду с акклиматизацией для товарного выращивания в естественных водоемах, примером расширения области распространения акклиматизантов без естественного воспроизводства служит **прудовое рыбоводство**. Оно основано на товарном выращивании ограниченного числа видов рыб, которые являются не только продуктивными, но и теплолюбивыми. В частности, естественный ареал карпа (основного объекта прудового рыбоводства) расположен к югу от 55° с.ш. В связи с этим, на всех территориях к северу от этой параллели, а также на юге Западной Сибири карп оказывается акклиматизантом, присутствие которого обеспечивается только благодаря искусственному воспроизводству. В ряде районов страны (Северный Кавказ, области черноземного и центрального регионов) совместно с карпом выращиваются такие дальневосточные растительноядные рыбы, как белый и пестрый толстолобики и белый амур *Stenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844). Кроме того, эти виды встречаются и часто многочисленны в тех озерах и водохранилищах, в которые выпускается молодь для нагула на естественной кормовой базе. Для белого толстолобика в ряде рек (Волге, Кубани, Тереке) наблюдались случаи нерестовой миграции и естественного нереста, но икра, по-видимому, погибает из-за отсутствия необходимых условий для ее развития. В 1963–1965 гг. зарегистрировано нормальное развитие молоди белого толстолобика на рисовых полях в бассейне Кубани (Карпевич, 1968). Имеются нуждающиеся в проверке сведения о самовоспроизводящейся популяции в Терском районе Каспийского бассейна (Абдусаматов, 1986). Начиная с 1971 г., в качестве объектов прудового и нагульного рыбоводства стали использовать три вида североамериканских буффало — малоротого *I. bubalus*, большеротого *I. cyprinellus* и черного *I. niger*. Их завозили во многие прудовые хозяйства европейской части России и водоемы Алтая, Южного Урала, а также выпускали в Куйбышевское, Саратовское, Цимлянское, Краснодарское и другие водохранилища (Ерохина, Виноградов, 1973; Позняк, 1987а; Емтьель, 1997; Евланов и др., 1998 и др.). Натурализации нигде не произошло.

Существенный вклад в антропогенные преобразования ареалов вносит **выращивание товарной рыбы в индустриальных условиях** (садках, бассейнах, лотках и других рыбоводных сооружениях). Индустриальное рыбоводство представлено двумя направлениями: выращиванием товарной рыбы при естественной температуре воды и с использованием подогретых вод. Наиболее старое направление — первое.

До последнего времени главным объектом индустриального выращивания товарной рыбы при естественной температуре воды служила радужная форель. В настоящее время она содержится в отдельных хозяйствах, расположенных мозаич-

но на Северном Кавказе (включая черноморское побережье), в Московской и Ленинградской областях, в Карелии и некоторых других регионах. Американскую малоротую палию на протяжении длительного времени разводили в прудах хозяйства Ропша Ленинградской области, откуда она проникла в связанные с ними ручьи и ключи в верховьях бассейна р. Стрелка. Популяция этого вида здесь немногочисленна, но существует за счет естественного воспроизводства, по крайней мере, с начала 30-х годов XX столетия (Кудерский, 1974, 1984).

В последнее десятилетие в индустриальных условиях при естественной температуре воды выращиваются также сиговые рыбы. В частности, эти работы выполняются в Ленинградской области. Для выращивания привлекаются некоторые виды сибирских сегов (муksун, чир, пелядь), а также европейский сиг (Костюничев, Князева, 2000). Таким образом, муksун, чир и пелядь, исчезнувшие на северо-западе европейской территории страны в связи со сворачиванием озерного рыболовства, вновь возвращаются в этот регион, но уже как объекты товарного выращивания в индустриальных условиях.

Своеобразные изменения в естественные ареалы рыб вносит тепловодное направление индустриального рыболовства. В этом случае товарная рыба выращивается в садках, устанавливаемых в отепленных зонах водоемов охладителей тепловых и атомных электростанций или в бассейнах, лотках и других рыболовных емкостях, снабжаемых сбросной теплой водой электростанций, промышленных предприятий или специально подогретой водой. Возможно использование естественных геотермальных вод. Содержание на теплых (подогретых) водах значительно расширяет область распространения теплолюбивых рыб к северу, в районы, не пригодные для их обитания при естественной температуре воды. Так, радужная форель выращивалась севернее Полярного круга на сбросных теплых водах Кольской АЭС (оз. Имандра). Карп успешно выращивался в садках в водоеме-охладителе Сургутской ГРЭС (61° с.ш.) в зоне тундры, на теплых водах Киришской ГРЭС (Ленинградская область), Костромской ГРЭС (Костромская область), в рыбхозе Кадуи (Вологодская область) и т.д.

Тепловодное направление индустриального рыболовства использует для товарного выращивания рыб, обитающих в южных широтах, включая субтропическую зону. Так, северо-американский канальный сомик *Ictalurus punctatus* выращивался в индустриальных тепловодных хозяйствах Краснодарского края, Ростовской, Тульской, Ленинградской, Московской, Калининградской областей, Южного Урала, юга Западной Сибири. В естественных водоемах этот вид встречается в среднем и нижнем течении Кубани, в водоемах на степных реках бассейна Азовского моря и в Краснодарском водохранилище. Отмечен его нерест в сбросном канале Краснодарской ТЭЦ (Кудерский, 1982, 2001; Троицкий, Пуникова, 1988; Москул, 1994; Плотников, 2000). В условиях тепловодного рыболовства в европейской части России выращиваются ленский (*Acipenser baerii stenorrhynchus* Nikolsky, 1896) и байкальский (*A. baerii baicalensis* Nikolsky, 1896) осетры, которых не удавалось акклиматизировать по схеме натурализации.

В России сравнительно редко отмечены случаи **выпуска объектов аквариумного содержания в естественные водоемы.**

Самым ярким примером этой категории интродукций является обитание гуппи *Poecilia reticulata* на участках сброса подогретых вод и в прудах-отстойниках с теплой водой в городах Москва, Тверь, Ярославль, Рыбинск, Воронеж (Соколов и др., 1994; Васильева, 1999; Делицын, 2001; Яковлев и др., 2001). Распространение наиболее известного инвазионного вида — ротана-головешки *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 — в Ленинградской и Московской областях также связано с выпуском этой рыбы из аквариумов в естественные водоемы. Кроме того, инвазии ротана-головешки способствовали многократные непреднамеренные интродукции. Обзор истории инвазии этого вида можно найти на сайте www.zin.ru/animalia/pisces (Богучкая, Насека, 2002).

Кроме того, выделяют категорию интродуцентов — объектов спортивного рыболовства, однако такого рода интродукции пока не получили в России широкого распространения.

Как и в случае преднамеренной интродукции, **непреднамеренная интродукция**, или случайное преодоление таких барьеров, как расстояние или физическая преграда, происходит при содействии ряда видов хозяйственной деятельности. Во внутренних водоемах основными видами непреднамеренной интродукции рыб оказывается случайная доставка в качестве дополнительного (хотя и нежелательного) компонента при проведении преднамеренных акклиматизационных мероприятий (с рыбами и/или беспозвоночными), при перевозках посадочного материала производственными рыбхозами при обычных рыбоводных работах, с балластными водами. Одним из многочисленных примеров подобной интродукции служит попадание небольшой карповой рыбы, амурского чебачка *Pseudorasbora parva* (Temminck et Schlegel, 1846), в водоемы бывших среднеазиатских республик СССР, европейской части России, а также других стран Европы. В Дунае он был впервые зарегистрирован в 1961 г. в Румынии, затем распространился вверх по течению во многие европейские страны: в 1967 г. достиг венгерского участка Дуная и в 1974 г. был зарегистрирован в Чехословакии. В 1982 г. он был найден в Австрии и немного позже — в Германии и Словении. Помимо Дуная, *P. parva* был обнаружен в Днепре и Днестре, а также зарегистрирован в Скадарском озере, озерах Охрид, Преспа и Алиакмон в Греции. Через Рейнско-Дунайский канал он проник в Западную Европу и распространился от Франции до Польши и Литвы (р. Неман), найден в Англии, Дании, Болгарии, Турции, Иране и даже Алжире. В России амурский чебачок широко распространен в системе Нижнего Дона, в Куме и Тереке и на всем протяжении долинной части бассейна Кубани, отмечен в Азовском море (Позняк, 1988; Емтыль, Плотников, 1989; Подушка, 1999; наши данные).

В водоемах России примеров случайных перевозок потенциально инвазионных видов относительно немного. К ним можно отнести, помимо упомянутых выше инвазий ротана-головешки и амурского чебачка, также распространение в ряде водохранилищ Днепра, Дона, Кубани и Волги звездчатой пуголовки *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874), пухлощечкой рыбы-иглы *Syngnathus abaster* Risso, 1827, некоторых бычков.

В литературе широкое внимание уделяется такому способу преодоления расстояния водными организмами, как перевозка их на кораблях с балластными вода-

ми. Во внутренних водоемах России этот путь интродукции рыб также не исключен, учитывая интенсивность судоходства по ряду транспортных магистралей, однако достоверные случаи расселения рыб с балластными водами в пределах России нам не известны.

Расселение, не связанное с интродукцией, естественное расселение, или **саморасселение**, в большинстве случаев также прямо или косвенно связано с человеческой активностью.

Многочисленны примеры саморасселения рыб в результате разрушения или преодоления географических барьеров, которые обычно представлены водоразделами, а также водопадами или другими преградами, вероятность преодоления которых естественным способом чрезвычайно мала. Основной вид хозяйственной деятельности, способствующий преодолению рыбами таких барьеров, — строительство судоходных, водоснабжающих и оросительных каналов. Так, Волго-Донской канал способствовал проникновению черноморской пухлощекой иглы-рыбы в бассейн Волги, а каспийской кильки *Clupeonella cultriventris caspia* Svetovidov, 1941 — в Цимлянское водохранилище, где она была впервые зарегистрирована весной 1958 г. В дальнейшем килька проникла выше по р. Дон, а также в водохранилища Маньчуга и Состинские озера (Доманевский и др., 1964; Федоров и др., 1965; Шаронов, 1971; Кудерский, 1969, 1971; Позняк, 1987б; Троицкий, Цуникова, 1988). Широкое расселение рыб отмечается на Северном Кавказе в границах Краснодарского и Ставропольского краев и Ростовской области благодаря строительству ряда протяженных оросительных каналов. В результате этого изменился и расширился видовой состав рыбного населения в бассейнах рек Большой Егорлык, Маньчуг, Кума и др. (Позняк, 1987а, б; Козлов, 1993). Здесь расселялись как местные пресноводные и солоноватоводные виды, так и акклиматизанты (толстолобики, канальный сомик и др.). После постройки Кумо-Маньчугского канала терский усач *Barbus ciscaucasicus* Kessler, 1877 проник в Чограйское водохранилище на р. Восточный Маньчуг (Позняк, 1987а). В р. Большой Егорлык (притоке Западного Маньчуга в системе Дона) обнаружен кубанский длинноусый пескарь *Romanogobio pentatrichus* Naseka et Bogutskaya, 1998 (Naseka et al., 2001). Возможно, такие рыбы, как чехонь, белоглазка, жерех, щиповка *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 попали в бассейн Северной Двины по судоходным каналам, построенным еще в XIX столетии. По нашему мнению, появление стерляди в Онежском озере в том же столетии связано с вводом в эксплуатацию Мариинской водной системы (сейчас Волго-Балтийский канал). Благодаря этому гидротехническому сооружению стерлядь получила возможность проникать в Онежское озеро из Белого (Кудерский, 1983).

Расселение рыб в результате строительства каналов — глобальная проблема, специально рассматриваемая в биогеографии.

Саморасселение рыб часто наблюдается благодаря изменениям состояния водоемов (в том числе коренным образом) при некоторых видах хозяйственной деятельности. Наиболее радикальным из подобных видов деятельности является гидростроительство, которое во многих случаях преобразует отдельные речные участки таким образом, что они превращаются в водоемы с замедленным стоком — водохранилища. В результате исчезают реофильные виды рыб, но появляются лимно-

фильные, способные успешно обитать в условиях пониженного водообмена и замедленного течения.

Именно благодаря появлению водохранилищ на участках бывших рек имеют возможность обитать такие лимнофильные виды, как *Clupeonella cultriventris* (оба подвида — и килька, и тюлька *C. cultriventris cultriventris* (Nordmann, 1840), звездчатая пуголовка, пухлощекая рыба-игла, бычки и др. Особенно показательна в этом отношении килька, которая до гидростроительства изредка отмечалась в реках, но не могла образовывать устойчивые популяции из-за гидродинамического режима. Килька* из Волгоградского водохранилища, которое заселила к 1968 г., поднялась в Саратовское и Куйбышевское водохранилища, а из последнего мигрировала дальше по двум направлениям: в водохранилища бассейна Камы и в верхневолжские водохранилища (Рыбинское, Ивановское, Угличское), где весьма многочисленна (Шаронов, 1971; Евланов и др., 1998; Слынько и др., 2000 и мн. др.). Из Верхней Волги кильке открывается путь к Балтийскому морю (если эту экспансию не ограничит такой фактор, как сравнительно низкая температура воды). Инвазия кильки, о которой существует обширная литература, непосредственно связана с созданием каскада водохранилищ в реках Понто-Каспийского бассейна, где килька заняла свойственную для нее в естественном ареале экологическую нишу пелагического планктофага. При этом не произошло полного вытеснения аборигенов, хотя бы частично сходных по экологии [(чехони, синца, уклей *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758)] (Антонов, Козловский, 2001).

Килька и другие указанные выше виды проникли в водохранилища разными путями из эстуарных участков. Не менее важный путь расселения при появлении водохранилищ — распространение рыб из верхних участков преобразованных рек. Так, в Рыбинском водохранилище появились и натурализовались ряпушка *Coregonus albula vesticus* Drjagin, 1932 и снеток — карликовая форма корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), расселившиеся из расположенного выше по течению р. Шексна оз. Белого (Шаронов, 1971; Кудерский, 1975). Скот отдельных экземпляров этих видов, в особенности снетка, по Волге отмечался и до гидростроительства (Кузнецов, 1951), но в тот период их натурализации препятствовал речной режим. В 1943 г. снеток появился в незадолго до этого (в 1941 г.) образованном Рыбинском водохранилище, обладающем относительно богатым кормовым зоопланктоном и очень слабо выраженным течением, где уже к 1949 г. начал образовывать значительные концентрации (Антипова, 1961). В 1948–1949 гг. он появился в отдельных затонах вблизи Горького, а затем заселил образовавшееся в 1955 г. Горьковское водохранилище (Кузнецов, 1951; Кожевников, 1958). Вскоре снеток был отмечен в верхнем плесе Куйбышевского водохранилища, и к 1959 г. он широко распространился в этом водохранилище вплоть до его нижнего плеса (Шаронов,

*Полагают (Шаронов, 1971), что вверх по Волге распространилась не собственно каспийская килька, распространение которой приурочено в основном к эстуариям, а чархальская килька *C. cultriventris tscharchalensis* (Borodin, 1896), которая до образования водохранилищ встречалась в ильменах дельты и в затонах Волги, поднимаясь вверх на 90 км выше Саратова.

1960). В настоящее время он обитает в Верхневолжском, Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. В Саратовском водохранилище немногочислен (Слынько и др., 2000). Дальнейшее продвижение снетка к югу затруднено сравнительно высокими температурами воды.

Подобное активное расселение корюшки наблюдалось в бассейне р. Выг. Этот вид в 1953–1955 гг. перевозили икрой из Ладожского озера в Сегозерское водохранилище (Маханькова, 1956), где он успешно прижился и достиг высокой численности (Стефановская-Смирнова, 1961). Затем корюшка спустилась по р. Сегежа в соседнее Выгозерское водохранилище и широко там расселилась (Гуляева, 1964; Кудерский, Гуляева, 1986).

Подобный случай наблюдается в некоторых водохранилищах Ангарского каскада. В них за счет иммиграции из оз. Байкал натурализовался байкальский омуль *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), численность которого в новых местообитаниях достигла промысловых величин (Кудерский, Шимановская, 1995).

Саморасселение рыб после интродукции уже было рассмотрено при анализе результатов изменения ареалов ряда видов в результате акклиматизации или непреднамеренной интродукции. Иногда такое расселение называют “вторичной инвазией” в отличие от первичной инвазии, возникающей из региона, относящегося к естественному ареалу вида. Специфическими примерами вторичной инвазии благодаря антропогенному изменению состояния водоемов могут служить случаи натурализации теплолюбивых видов в водоемах с повышенной (по сравнению с естественной) температурой воды. В Черепетском водохранилище Тульской области (водоем-охладитель одноименной ГРЭС) в отепленной зоне сформировалась самовоспроизводящаяся популяция канального сомика в результате ухода особей из садков рыбхоза. Размножение канального сомика в водоеме при естественной температуре невозможно, и нерест происходил лишь в ограниченной по площади отепленной зоне (Кудерский, 1982). Аналогичное явление наблюдается с гуппи, которая в естественных условиях обитать не может из-за невысоких для нее температур воды, но образует самовоспроизводящиеся популяции на участках водоемов со сбросами подогретых вод. Гибель популяций этих видов неизбежна при изменении режима работы электростанции (например, резкое снижение выработки электроэнергии в зимний период), даже кратковременном прекращении сброса подогретых вод или изменении характера работы очистных сооружений.

Кроме упомянутых примеров интродукции и расселения (инвазии) рыб, имеются случаи появления видов за границами естественных ареалов, причины которых неизвестны. Можно лишь предполагать, что и подобные случаи связаны с антропогенной деятельностью, поскольку имеет место преодоление значительных расстояний между водоемами при отсутствии проходимых для вида водных связей.

Один из таких примеров — появление ладожской корюшки в Сямозере (Карелия). Здесь этот вид отсутствовал и внезапно появился в 1968 г. (Кудерский, 1985; Стерлигова и др., 2002). В последующие годы корюшка в Сямозере стала массовым промысловым объектом. Точная причина переселения корюшки из Ладожского озера в Сямозеро не установлена.

Два особо ярких примера расселения обнаруживаются в фауне Кубани. Для обоих наиболее вероятным водоемом-донором является Дон. Берш *Sander volgensis* (Gmelin, 1789) в бассейне Кубани был впервые зарегистрирован в 1985 г. В настоящее время он встречается как в самой реке, так и в кубанских лиманах и водохранилищах. В Краснодарском и Шапсугском водохранилищах берш стал многочислен с 1995 г. (Москул, 1994; Емтыль, 1997). В Краснодарском водохранилище его численность превышает численность судака — близкого аборигенного вида (Москул, 1999; Никитина, Москул, 1999). Европейский обыкновенный горчак *Rhodeus amarus* (Bloch, 1782) был впервые зарегистрированный в Кубани в 1999 г. и в последующее время был обнаружен в очень многих локальностях бассейна Кубани и в озерах на Сазальницкой косе (Кожара, Позняк, 2001; Емтыль, Иваненко, 2002; Емтыль, Мотрук, 2002; Позняк, Кожара, 2002). По нашим данным горчак многочислен в низовьях Кубани (у п. Коржевский), в р. Пшиш (у п. Хадыженск), в р. Неволька и р. Ходзь (притоки р. Лаба, среднее течение). В бассейне Волги горчак также расселяется в водоемы, где его до середины XX века не регистрировали (Алексеев, Белов, 1977).

Интродукции и инвазии значительно изменяют таксономический состав ихтиофаун отдельных речных бассейнов. Списки аборигенных и неаборигенных родов и видов рыб ряда крупных рек на территории России приведены на сайте www.zin.ru/animalia/pisces (Богущая, Насека, 2002). Однако очевидно, что формальное перечисление зарегистрированных в конкретной речной системе видов без учета величины области распространения и численности отдельных видов не дает полного представления о современном состоянии ее рыбного населения. Поэтому для анализа рыбного населения отдельных рек мы условно выделили несколько групп видов, различающихся по своему статусу: 1) аборигенные исчезающие, редкие или очень локально распространенные виды; 2) аборигенные сравнительно многочисленные виды, сохраняющие историческую область распространения и распределения по биотопам; 3) исходно аборигенные виды, осуществляющие инвазию в пределах рассматриваемого бассейна; 4) неаборигенные ненатурализовавшиеся и локально натурализовавшиеся малочисленные интродуцированные виды, в том числе объекты рыбоводства; 5) неаборигенные широко натурализовавшиеся интродуцированные виды и объекты рыбоводства, достигающие большой численности. Данные по числу видов по группам для бассейнов Кубани и Волги представлены в табл. 15.

Из данных таблицы следует, что в Кубани зарегистрированы 64 аборигенных вида и 21 неаборигенный (25% общего числа видов). Исключая редкие и исчезающие виды, как аборигенные, так и неаборигенные, т.е. группы 1 и 4 (26% общего числа видов), в Кубани насчитывается 63 сравнительно широко распространенных и многочисленных вида, которые и составляют основу рыбных сообществ этой реки. Из них 76% представлены аборигенными неинвазионными видами и 24% инвазионными видами как неаборигенными, так и аборигенными. В Волге отмечены 73 аборигенных вида при 29 неаборигенных, которые составляют таким образом 28% общего числа видов, что относительно больше, чем в Кубани. Если исключить редкие и исчезающие виды групп 1 и 4 (38 видов, или 37% общего числа видов, т.е.

Таблица 15. Число видов пресноводных рыб по группам* для бассейнов Кубани и Волги.

Бассейн	Общее число видов	Аборигенные виды			Неаборигенные виды	
		Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4	Группа 5
Кубань	85	13	48	3	9	12
Волга	102	16	46	11	22	7

Примечание: * — объяснения в тексте.

абсолютно и относительно больше, чем в Кубани), в Волге насчитываются 64 сравнительно широко распространенных и/или многочисленных вида. Из них 72% составляют аборигенные неинвазионные виды и 28% (более одной четверти!) — неаборигенные и аборигенные инвазионные. Эти цифры указывают на значительные изменения, произошедшие в рыбных сообществах и экосистемах рассмотренных рек в целом, при которых драматически сократилась численность и уменьшилась область распространения многих аборигенных видов на фоне инвазии заметно меньшего числа аборигенных видов и увеличении численности интродуцированных чужеродных видов.

2.5. Инвазионные виды рыб в озере Байкал и байкальском регионе

Интродукция новых видов животных в оз. Байкал и водоемы его бассейна проводится с 30-х годов прошлого столетия. Вселение новых видов рыб было обосновано желанием обогащения коренной фауны ценными в промысловом отношении видами и увеличением промысловых уловов. Обоснованием для вселения послужило сложившееся мнение о том, что рыбопродуктивность Байкала крайне низка и составляет всего 3 кг/га, что в 2 раза меньше, чем в Ладожском и Онежском озерах (Кожов, 1947). Повышение рыбопродуктивности озера ученые видели в “реконструкции ихтиофауны”, заключающейся, с одной стороны, во вселении новых, ценных промысловых видов рыб и, с другой стороны, в уменьшении численности непромысловых байкальских эндемичных видов. В качестве новых промысловых видов рекомендовалось вселение рыб-планктофагов (ряпушку и пелядь) и бентофагов (чир, муксун) (Березовский, 1936; Талиев, 1936; Мишарин, 1949; Москаленко, 1978). Для уменьшения численности непромысловых коттоидных рыб предлагалось вселить хищных рыб, например нельму (Москаленко, 1969). Всего для интродукции было рекомендовано около 45 видов рыб, основу которых составляли лососевые, сиговые, осетровые и карповые рыбы, однако интродуцированы были 12 видов рыб: стерлядь, кета, рипус, пелядь, баунтовский сиг, баунтовская ряпушка, белый амур, белый толстолобик, восточный лещ, карп, амурский сазан, амурский сом (Пронин, 1982; Неронов и др., 2002).

Cyprinus carpio Linnaeus, 1758 — амурский сазан

Сазан был первым видом, интродуцированным в Байкал и водоемы его бассейна. Первые предложения по его интродукции были изложены К.Н. Пантелеевым (1926) и А.И. Березовским (1936). В 1934 г. сотрудниками Сибирского отделения ГосНИОРХ 22 экз. сазана были вселены в оз. Шакша (бассейн Байкала) и 10 экз. — в Посольский мелководный залив (сор) оз. Байкал. В оз. Шакша сазана вселяли еще в 1936 г. и 1938 г. по 200 экз. (Карасев, 1974). В 1937 г. 14 экз. сазана были выпущены в протоку р. Селенга. После этих вселений сазан практически не встречался в водоеме, поэтому в 1944–1945 гг. 1000 производителей этого подвида вновь были выпущены в Посольский сор оз. Байкал. Позднее, в 1953–1954 гг. и 1957–1962 гг. разновозрастные особи сазана были интродуцированы в другие водоемы Восточной Сибири: оз. Котокель — 4000 экз., оз. Большое Еравнинское — 935 экз., оз. Загли-Нур — 210 экз., оз. Торми-Нур — 100 экз., оз. Ордынское — 11 экз., оз. Щучье — 203 экз., оз. Терминор — 100 экз., оз. Кергада — 100 производителей, пруд Алташевский — 242 экз. В 1957 г. в Иркутское водохранилище вселили 330 производителей сазана, в последующие годы — еще около 8000 особей (Мишарин, 1954; Асхаев, 1958, 1961; Тугарина и др., 1972; Мамонтов, 2001). В течение шести лет с 1967 по 1972 г. ежегодно в приустьевые участки р. Баргузин были выпущены 24370 экз. сазана, в оз. Туло (среднее течение р. Баргузин) — 3108 экз., Чивыркуйский залив оз. Байкал и связанное с ним оз. Рангатуй — 15780 экз. В 1973–1977 гг. в эти районы ежегодно завозили по 5000–7000 экз. (Каницкий, 1972). Всего в Байкал и водоемы его бассейна сазана вселяли около 40 раз (Неронов и др., 2002).

Интродуцированный в водоемы бассейна Байкала сазан совершал значительные миграции, что привело к расширению его искусственного ареала. В Байкале сазан распространился из Посольского сора по восточному побережью озера до Чивыркуйского залива, по западному побережью — до пролива Малое море. В р. Баргузин миграции сазана ограничены руслом реки и водоемами его придаточной системы (Каницкий, 1992). Сазан из р. Селенга, широко распространился в озера ее бассейна: Гусиное, Иргень, Б. Ундугун, Шакша, Арахлей (Асхаев, 1961; Карасев, 1974).

Сазан наиболее быстро растет в мелководных, хорошо прогреваемых водоемах и наиболее медленно — в Посольском соре оз. Байкал. Так, в оз. Гусиное в возрасте 5+ он имел среднюю длину 365 мм и массу 1021 г, в Байкале — 335 мм и 960 г, в р. Баргузин — 412 мм и 1703 г (табл. 16) (Асхаев, 1961; Каницкий, 1992). Наибольший темп роста 47–19% (прирост длины за год жизни) сазаны из оз. Гусиного имели в возрасте 1+ – 4+, затем с наступлением половой зрелости темп роста уменьшался и в возрасте 5+ – 8+ составлял 8–6% абсолютной длины.

В естественном ареале, в районе нижнего и среднего участков Амура, сазан созревает в возрасте 4+, при достижении длины 36–40 см имеет плодовитость от 95 до 185 тыс. икринок (см. табл. 17). И.А. Громов (1979) указывает для сазана репродуктивный возраст от 4 до 24 лет; по мере роста и увеличения массы самок средние значения плодовитости увеличиваются в 14 раз: от 101000 до 1447000 икринок. В пределах одной возрастной группы величина индивидуальной абсолютной плодо-

Таблица 16. Изменение в процессе роста длины (см) и массы (г) амурского сазана в озере Байкал и водоемах его бассейна.

Водоемы	Возраст								Числитель знаменатель
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Посольский ооз	6,5	16,7	25,6	30,1	35,5	35,2	39,6	43,1	54
оз. Байкал	4,9	19,3	36,5	59,9	96,0	126,1	161,0	210,0	102
оз. Шаньцзя		19,2	28,1	33,2	35,9	38,9	43,4		102
		24,9	48,7	1,70	10,47	1,719	20,90		
оз. Гусиное	10,1	19,1	27,3	33,1	36,6	38,6	42,0	45,8	242
	52	210	426	624	1024	1512	1910	2360	

* Числитель — абсолютная длина; знаменатель — масса. Данные Асхаева (1961).

витости колеблется в 5 раз (Громов, 1979). У сазана — порционный нерест. В Амуре он выметывает 3 порции икры: первая порция составляет 71%, вторая — 15%, третья — 14% общего количества икры (Никольский, 1956).

Сазан, интродуцированный в бассейн Байкала, созревает в возрасте 4–5 лет, и при этом имеет меньшие размеры, чем особи из бассейна Амура. Самцы созревают на год быстрее самок. Средняя длина впервые созревающих самок составляет 290 мм, масса 866 г, плодовитость 55800–105500 икринок (табл. 17) (Асхаев, 1961; Егоров, 1985). Нерест сазана в Байкале продолжается с середины июня до конца июля. В мелководных озерах Прибайкалья нерест начинается во второй половине апреля при температуре воды +12°C и заканчивается во второй половине июня в хорошо прогреваемой воде с температурой 16–23°C (Егоров, 1985). В качестве нерестилищ сазан использует участки дельты р. Селенга, протоки и затапливаемые мелководья озер (Соболев, Соболев, 1979). Нерест происходит в утренние и вечерние часы на глубине 20–70 см. Икра приклеивается на растения, но обычно значительная ее часть оказывается на дне между растениями. Икринки желтого цвета, диаметром 1,8–2,3 мм (в среднем 2 мм). Соотношение полов (самцы:самки) в начале нереста близко 2:1, в конце нереста — 1:1.

Период инкубации икры в Амуре и водоемах бассейна Байкала составляет 5–6 суток. Длина вылупившихся личинок — 6,2 мм.

Таблица 17. Плодовитость (тыс. икринок) амурского сазана из естественного и приобретенного ареалов.

Возраст	Колебания	Амур		оз. Гусиное	
		Средняя плодовитость	n	Средняя п. плодовитость	n
4+	31–130	101	11	55,8–66,6	36
5+	45–237	161	54	73,0–102	30
6+	35–238	177	60	95,5–120,1	36
7+	60–521	227	122	93,5–132,6	30
8+	74–1134	303	68	100,5–181,0	30
9+	181–1016	375	64		
10+	55–875	461	31		
11+	221–1301	514	25		

* Данные по Амуре (Громов, 1979), по озеру Гусиному (Асхаев, 1961).

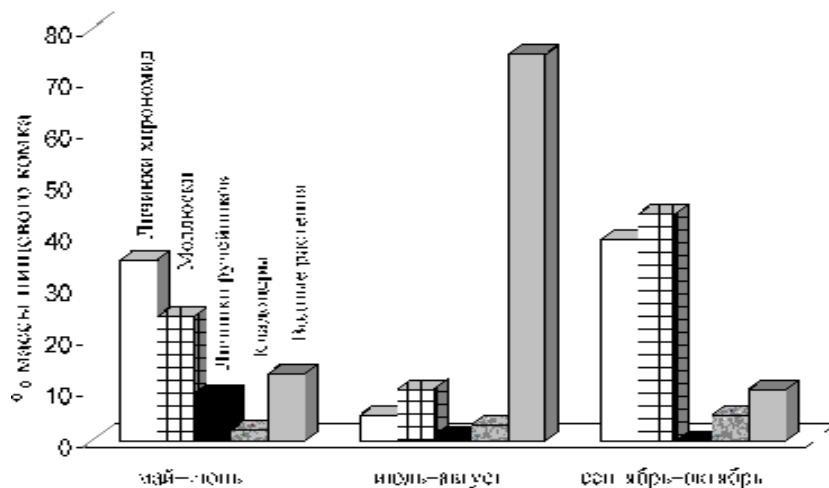


Рис. 26. Состав пищи сазана в различные сезоны (оз. Гусиное).

Интродуцированный в оз. Гусиное сазан активно питается в течение полугода: с начала мая до ноября. Многие исследователи отмечали перерыв в питании сазана в зимнее время года (Никольский, 1956; Асхаев, 1961; Ельцова, 1972; Егоров, 1985).

Молодь сазана в течение летнего периода потребляет в основном ветвистоусых рачков, из которых доминируют (70% массы пищи) виды рода *Daphnia*. Пища рыб старших возрастов (2+ – 8+) представлена 36 компонентами, из которых 27 составляют животные организмы, 9 — растительные. В течение всего периода активного питания животная пища составляет 84–90% массы пищевого комка и представлена в основном личинками хирономид и моллюсками. Растительная пища в годовом рационе сазана занимает около 10% массы, но в июле–августе за счет потребления рыбами семян водяной гречихи может возрастать до 75% (Ельцова, 1972). Из мягкой водной растительности сазан потребляет рдесты и зеленые нитчатые водоросли. В сезонном питании сазана прослеживается изменение доли отдельных пищевых компонентов. Так, в мае и сентябре наибольшую роль в пище сазана играют личинки хирономид (35% и 39%) и моллюски (24% и 44%), а в июле–августе — растительная пища (75%) (рис. 26) (Ельцова, 1972). В Байкале основу питания сазана также составляют хирономиды, гаммариды, моллюски и водная растительность (Асхаев, 1961).

Взрослый сазан имеет сходные пищевые компоненты с серебряным карасем (*Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) и плотвой (*Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814)). У сазана и карася зарегистрированы 7 одинаковых компонентов в пище: личинки хирономид, ветвистоусые рачки, моллюски, личинки ручейников, личинки поденок, гаммариды и водная растительность. У сазана и плотвы имеет место только один общий пищевой компонент — водная растительность. С окунем (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) у сазана общих пищевых компонентов не обнаружено (Ельцова, 1972), однако окунь потребляет икру сазана и его молодь. Так, в оз. Гусином,

из 108 исследованных желудков окуня в 62 содержалась икра сазана, а в 5 — его молодь (Асхаев, 1961).

Основной промысел сазана в оз. Байкал производился в Посольском соре и заливе Провал. Уловы сазана в 1965–1971 гг. колебались от 2,1 до 14,7 т. С 1972 г. по 1977 г. уловы сазана возросли и составили 104,2 т (4% общего вылова частиковых рыб Байкала). В уловах сазан был представлен 15 возрастными группами: от 5+ до 19+ лет, длина рыб варьировала от 320 до 580 мм, но доминировали рыбы размером 440–500 мм (Соболев, Соболева, 1979). Спустя 20 лет уловы сазана уменьшились: в 1996 г. они составили 6,2 т, в 1997 г. — 4,7 т, в 1998 г. — 2,9 т (Демин, 2001). В общем промысле рыб в водоемах Бурятии в настоящее время доля сазана крайне мала и составляет 0,5% (Неронов и др., 2002).

Cyprinus carpio Linnaeus, 1758 — карп

По рекомендации А.Г. Егорова культурные породы карпа (зеркальная и чешуйчатая формы) были вселены в пруды Иркутской области и Бурятии. В 1955–1956 гг. 46 разновозрастных экземпляров карпа были выпущены в оз. Окуновое (бассейн р. Селенга), где в 1958 г. рыбы отнерестились. В 1961 г. из оз. Окуновое несколько половозрелых карпов были перевезены в Бичурские пруды на юге Бурятии (Егоров, 1960). В 1969 г. из этих прудов 30–40 экз. карпов были пересажены в тепловодное озеро в районе пос. Горячинск в Бурятии. В условиях теплых вод (летом 25–38°C) карп хорошо растет и размножается. В процессе эксплуатации этих водоемов карп попал в оз. Байкал (Карасев, 1987). А.И. Демин (2001) отмечал поимки одного экз. карпа в 1964 г. в районе Посольского сора, и еще одного, в 1997 г. — в проливе Малое Море, у оз. Зама.

Abramis brama orientalis Berg, 1949 — восточный лещ

Непосредственно в оз. Байкал восточный лещ не был интродуцирован, он проник в озеро из водоемов его бассейна. Вселение леща в водоемы бассейна Байкала началось в 1954 г. В оз. Гусиное в течение 1954–1972 гг. было выпущено 12600 экз. В это же время лещ в количестве 1600 экз. вселяли в оз. Щучье и Окуновое, а также в Бичерские пруды бассейна р. Селенга. В 1960–1961 гг. 2800 особей леща интродуцировали в оз. Котокель, откуда он впоследствии и попал в оз. Байкал. В течение 1956–1963 гг. 23800 экз. этого вида были выпущены в Иркутское водохранилище и в 1962–1965 гг. 17500 экз. — в Братское водохранилище (Демин, 2001).

Интродуцированный восточный лещ распространен по восточному побережью оз. Байкал, в озерах его бассейна: Гусиное, Окуновое, Котокель, Щучье, в озерах бассейна р. Витим — Б. Еравнинское, Иван, Сосновское, а также в Иркутском и Братском водохранилищах.

Наиболее интенсивный рост леща обнаружен у особей из оз. Котокель (табл. 18). В возрасте 4+ самки леща имели длину 258–302 мм (в среднем 280 мм) и массу 400–668 г (в среднем 534 г), в возрасте 16+ — длину 532–575 мм (в среднем 464 мм) и массу 4735–4820 г (в среднем 4764 г). Самцы были немного крупнее самок. Сходный темп роста имел место у леща, обитающего в Братском водохранилище и

оз. Большое Еравнинское (см. табл. 18). Наиболее медленно растет лещ в Иркутском водохранилище, в возрасте 7+ он почти в 3 раза отстает в росте массы тела от леща из оз. Котокель. Средний годовой прирост массы тела у леща из Иркутского водохранилища составил 160 г, из оз. Котокель — 340 г (Купчинский, 1987). Высокий темп роста леща, интродуцированного в водоемы Прибайкалья и Забайкалья, свидетельствует о благоприятных условиях его нагула.

Восточный лещ в условиях водоемов Прибайкалья созревает в возрасте 4–7 лет, самцы созревают раньше, в возрасте 4–5 лет и размером 252–316 мм, самки — позднее, в возрасте 5–7 лет, длиной 272–411 мм. Нерестовое стадо леща из оз. Котокель представлено производителями 12 возрастных групп от 5+ до 16+ лет, в Братском водохранилище возраст производителей колебался от 6+ до 11+ лет, в Иркутском водохранилище — 4+ – 12+ лет. В нерестовом стаде соотношение самцов и самок имеет широкие межгодовые колебания. Так, в оз. Котокель и Братском водохранилище соотношение самок и самцов на нерестилищах в разные годы колебалось от 1:6 до 1:1, но, как правило, доминировали самцы (Купчинский, 1984, 1987). Лещ принадлежит к рыбам, имеющим порционный нерест, но интродуцированный в водоемы Прибайкалья, он выметывает икру раз в год, т.е. имеет единовременный нерест. Нерестовый ход леща в оз. Котокель начинается с 20–22 мая при прогреве воды до 6–7°C, в Братском водохранилище — с конца мая–начала июня, Иркутском водохранилище — с 10–20 июня. Нерест происходит в мелководных, хорошо прогреваемых (до 12–16°C) заливах, с наличием подходящего нерестового субстрата, в качестве которого могут служить корневища тростника, осоки, плавучие торфяные островки, корневища затопленных деревьев. Нерестовый период короткий и продолжается от 1 до 8 дней. Нерест происходит в ночные часы, на глубине от 0,25 до 4,5 м (Тугарина и др., 1967; Купчинский, 1987). Абсолютная плодовитость леща в различных водоемах Прибайкалья колеблется от 17700 до 878000 икринок. Наибольшие значения плодовитости имели самки, обитающие в оз. Котокель, наименьшие — одновозрастные самки из Иркутского водохранилища (Купчинский, 1987). Развитие икры при температуре 16–19°C продолжается обычно 5–8 суток, личинки при вылуплении имеют длину 5,0–5,6 мм (в среднем 5,3 мм). За 11 дней они вырастают до 7,5 мм.

Лещ образует гибридные формы с плотвой. Гибридная форма имеет морфологические признаки обоих родительских видов: по темпу роста гибридная форма отстает от леща, но опережает плотву. Так, в Иркутском водохранилище в возрасте 4+ лещ имеет среднюю длину 252 мм и массу 313 г; гибридная форма, обитающая там же, имеет длину 153 мм и массу 74 г. Половозрелыми гибридные формы становятся в возрасте 5–7 лет, нерест происходит одновременно с лещом. Пища гибридов состоит из моллюсков — 24–39% (% массы пищи), гаммарид — 6–9%, личинок хирономид — до 20%, макрофитов и детрита — около 50% (Тугарина и др., 1967).

В пище леща в оз. Котокель обнаружены 9 компонентов, однако главными из них являются 3: личинки хирономид, гаммариды и моллюски. В отличие от сазана лещ питается круглый год, но с разной интенсивностью. Наибольшая интенсивность питания приходится на летние месяцы — июль и август, минимальная — в осенне-зимний период; индексы наполнения кишечника уменьшаются в 10 раз. В

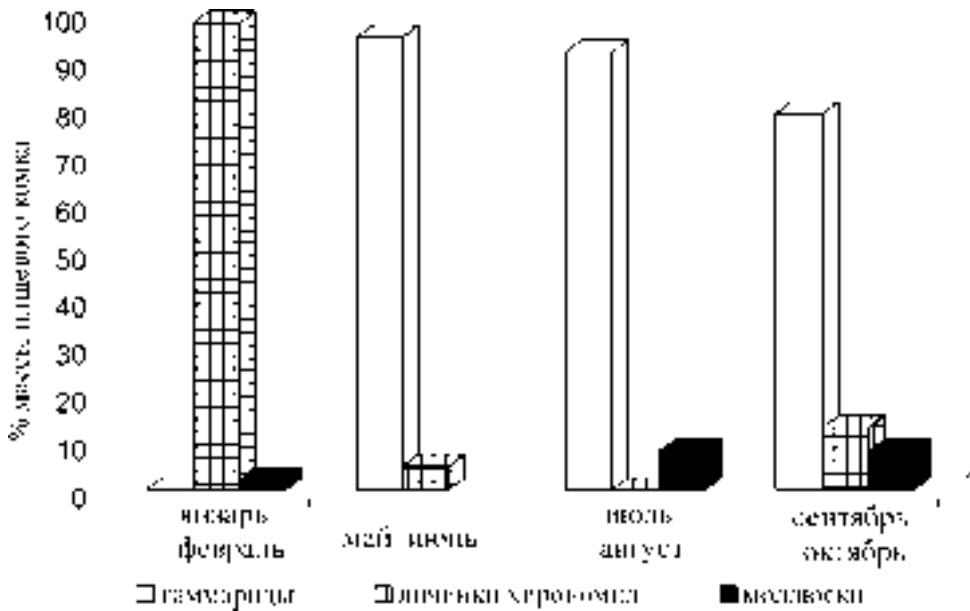


Рис. 27. Состав пищи леща в различные сезоны (оз. Котокель).

сезонном аспекте наблюдается изменение интенсивности питания, а также потребление отдельных групп пищевых организмов. В зимний подледный период в пище леща доминируют личинки хирономид; в остальные сезоны года явное преимущество сохраняется за гаммаридами, потребление которых составило 86–98 % массы пищи (Ельцова, 1972) (рис. 27). В Иркутском водохранилище основными пищевыми компонентами леща возрастом 4+ – 13+ являлись личинки хирономид, гаммариды, макрофиты и детрит. Среди гаммарид преобладали 3 вида: *Gmelinoides verrucosus* (Dybowski, 1874); *G. fasciatus* (Stebbins, 1899) и *E. viridis* (Gerstfeldt, 1874) (Тугарина и др., 1967).

Основу пищевого рациона аборигенных рыб плотвы и окуня, так же как и интродуцированного леща, составляют гаммариды, среди которых доминирует один вид — *Gmelinoides fasciatus* (Ельцова, 1967). Обилие этого вида в водоемах, вероятно, не создает напряженных конкурентных взаимоотношений между лещом и аборигенной ихтиофауной.

Наибольшая численность леща отмечена в озерах Забайкалья: Иван и Большое Еравнинское (бассейн Витима). Вылов леща в оз. Б. Еравнинское в 1974–1977 гг. достигал 208 т (Карасев, 1987). В оз. Байкал лещ встречается единично и промыслового значения не имеет.

Leucaspis delineatus (Neckel, 1843) — обыкновенная верховка

Верховка была случайно завезена из европейской части России в Иркутскую область вместе с посадочным материалом карпа в 50–70-е годы прошлого столе-

тия. В бассейне р. Ангара установлены 2 локальных места обитания этого вида: пруды с. Кунарейка и р. Ангара в черте Иркутска, в районе Областной станции юных натуралистов (Матвеев и др., 2003).

Parasilurus asotus (Linnaeus, 1758) — амурский сом

Непосредственно в оз. Байкал амурский сом не вселяли. В 1932 г. амурский сом в количестве 22 экз. был выпущен в оз. Шакша. В 1938 г. в это же озеро было интродуцировано еще 400 особей сома. Через несколько лет (с 1941 г.) сом широко расселился в бассейне р. Селенга, включая оз. Гусиное. В 1949 г. сом начал встречаться в южной части Байкала, в 1950-х гг. появился в Иркутском, а затем в Братском водохранилищах (Асхаев, 1961; Карасев, 1987; Демин, 2001).

В настоящее время амурский сом встречается в прибрежной зоне оз. Байкал и проливе Малое Море, озерах Гусином, Шакша, Иргень, Арахлей, Цайдамские озера, р. Селенга, р. Баин-Гол, р. Хилок, а также в Иркутском и Братском водохранилищах. В летний период держится на глубинах до 10 м, поздней осенью и зимой — глубже.

Амурский сом растет значительно быстрее, чем сазан и лец. Сравнение роста сома, интродуцированного в оз. Гусиное и оз. Иргень, с его ростом в р. Онон (бассейн Амура) показало, что наиболее быстро он растет в оз. Гусиное, в возрасте 4+ сом имеет среднюю длину 560 мм и массу 1600 г; особи этого же возраста в р. Онон имеют длину 510 мм и массу 1180 г (Ельцова, 1972; Карасев, 1987). Рост сома в р. Онон сходен с таковым в оз. Иргень (табл. 19).

Сом созревает в 3–4-летнем возрасте. Самки созревают несколько позже самцов, самцы становятся половозрелыми в основном в возрасте 3+, а самки — 4+. Длина впервые созревающих самок составляет 380–430 мм, масса — 350–400 г. Плодовитость колеблется от 8500 до 198000 икринок (Карасев, 1987). Размер икринок у интродуцированного сома составляет 1,6–2,1 мм, у особей из р. Амур — 1,3–2,05 мм (Никольский, 1956). Нерест сома происходит в мелководных пойменных озерах, заливах и протоках рек, начиная с третьей декады июня до конца июля при температуре воды 19–24°C. Соотношение самцов и самок на нерестилищах близко 1:1 (Карасев, 1987).

Пища амурского сома в оз. Гусиное включает 7 компонентов. В возрасте 1+–8+ основу пищи (70–80% массы) составляют песчаная широколобка (*Leocottus kesslerii* (Dybowski, 1874)) и конская пиявка (*Herpobdella octoculata*) (26–60%) (табл. 20) (Ельцова, 1972). Сезонных изменений в питании сома не прослеживается, наблюдается разная интенсивность питания, максимальная в июле–сентябре, слабая — в мае–июне и октябре, минимальная — в зимнее время.

Сходные пищевые объекты (гаммариды и рыба-песчаная широколобка) сом имеет только с окунем.

В 1950–1970 гг. наблюдались вспышки численности сома в оз. Гусиное и Посольском соре оз. Байкал. В настоящее время сом редко регистрируется в официальной статистике рыболовства, и его вылов в 1995–1998 гг. составил 1,5–8,6 т (Демин, 2001; Неронов и др., 2002).

Percottus glenii Dybowski, 1877 — ротан-головешка

Ротан не был интродуцирован непосредственно в оз. Байкал, он случайно попал в оз. Гусиное в 1969 г. при вселении туда амурского сазана. В этом озере ротан начал встречаться с 1978 г., а в других водоемах бассейна Селенги — с 1980 г. В оз. Байкал в районе дельты р. Селенга ротан обнаружен в 1985 г. За 15 лет он сумел широко расселиться практически по побережью озера и в Иркутском водохранилище (Litvinov, O’Gorman, 1996; Демин, 2001; Болонев и др., 2002; Неронов и др., 2002).

Ротан распространен в локальных участках прибрежной зоны оз. Байкал: Селенгинском мелководье, заливе Провал, Истокском и Посольском сорах, районе пос. Слюдянка, дельте р. Бугульдейка, бухтах Большие Коты и Песчаная. В районе Селенгинского мелководья пойман нами в донный трал на глубине 75 м. В Прибайкалье ротан присутствует в р. Селенга, оз. Гусиное, Иркутском водохранилище.

Предельный возраст, определенный для ротана из района дельты р. Селенга, — 8+, при этом он имел длину 245 мм и массу около 200 г. Максимальный размер ротана в оз. Байкал сходен с таковыми в р. Амур и составляет 250 мм (Litvinov, O’Gorman, 1996; Скрябин, 1997). В течение жизни ротан растет неравномерно, наибольшие линейные приросты приходятся на возраст 1+ и 3+ (рис. 28).

Около 12% самок ротана созревают в возрасте 1 года и 100% самок — в возрасте 2 года. Плодовитость в возрасте 1+ составляет 880 икринок, в возрасте 7+ — в 42 раза больше, 37000 икринок. В дельте р. Селенга и оз. Байкал ротан в течение лета выметывает две порции икры: в начале июня и первой половине августа. В естественном ареале (бассейне Амура) ротан имеет три генерации. Соотношение самцов и самок в нерестовом стаде близко 1:1 (Litvinov, O’Gorman, 1996; Скрябин, 1970).

В пищу ротана, обитающего в различных водоемах Байкальского региона, зарегистрировано около 100 видов кормовых организмов, относящихся к 30 семей-

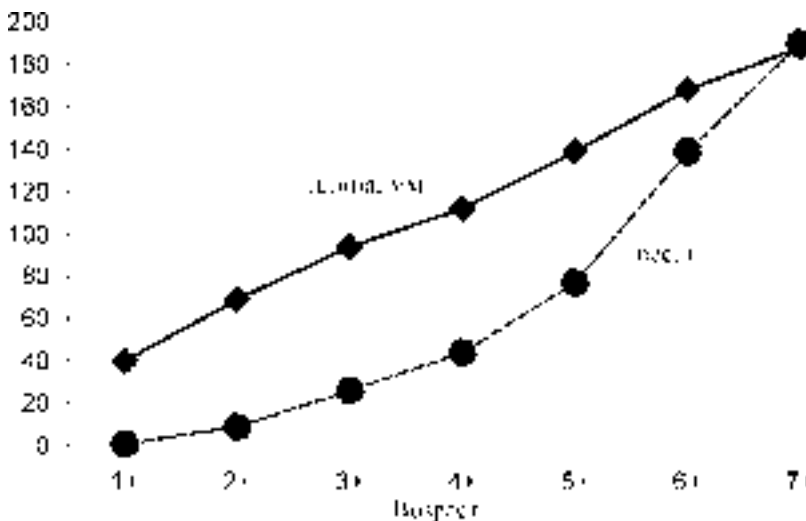


Рис. 28. Рост длины и массы тела у ротана в озере Байкал.

ствам и 57 родам (Болонев и др., 2002). Молодь ротана потребляет в основном зоопланктон, от года до 4-летнего возраста ротан питается бентосными организмами и молодь рыб, а особи ротана старше 4 лет в значительном количестве потребляют молодь карповых рыб (85% массы суточного рациона). Ротан в первый год жизни питается в основном кладоцерами, копеподами и хирономидами, причем в этом возрасте наблюдается сезонная изменчивость в питании. В мае в пище ротана доминируют кладоцеры, в июне–июле — копеподы, августе–сентябре — хирономиды, октябре — молодь и икра осенненерестующих рыб. У ротанов, в возрасте 2+ и старше диета разнообразнее и состоит из личинок хирономид и ручейников, гаммарид, моллюсков, рыбы и икры. Сезонные различия в питании ротанов старших возрастных групп незначительны. Беспозвоночные животные, обнаруженные в пище ротана, доминируют также в питании аборигенных видов рыб. Так, у молоди ельца и плотвы пища состоит в основном из кладоцер, копепод и хирономид, а у карася — на 100% из кладоцер (Litvinov, O'Gorman, 1996), что полностью совпадает с составом пищи у молоди ротана. Сходство пищи ротана (возраст 1+ – 4+) с язем достигает 90%, карасем — 81%, плотвой — 67%, ельцом — 49% (Литвинов, 1993; Пронин и др., 1998).

Вселение ротана внесло изменения в структуру и функционирование прибрежных сообществ в оз. Байкал и водоемах его бассейна. В мелководных протоках р. Селенга и отдельных участках Посольского сора (оз. Байкал) плотность ротана в 1990-е гг. достигала 95 экз./м² (Скрябин, 1997). Такая высокая численность и широкий спектр питания ротана оказывают существенное влияние на численность планктона и бентоса в прибрежных биоценозах. Уменьшение численности кормовых организмов привело к появлению пищевой конкуренции между ротаном и карповыми рыбами, и, в конечном итоге, к перестройке биоценозов и доминированию в них одного вида — ротана. В некоторых старицах р. Селенга уловы рыб на 40% состояли из ротана (Литвинов, 1993). Ротан способствует уменьшению численности рыб, потребляя их икру и молодь. Так, если молодь омуля не скатывается в Байкал по руслу р. Селенга, а задерживается в ее дельте, то она в значительной степени выедается ротаном (Литвинов, 1993).

Сам ротан служит пищевым объектом для хищных рыб — щуки и окуня. Пища всех экземпляров щук и окуня, пойманных на Селенгинском мелководье, на 100% состояла из ротана (Демин, 2001). Ротан играет заметную роль и в питании рыбоядных птиц, в большом количестве обитающих в дельте р. Селенга. Начиная с 1987 г., большинство птиц переключилось на потребление ротана как основного пищевого объекта. Обилие ротана и его легкая доступность для птиц привели к увеличению численности серебристой, сизой и озерной чаек, а также серой цапли (Тупицын, 1995; Демин, 2001). Численность ротана в дельте р. Селенга и оз. Гусиное в последние годы несколько сократилась (Болонев, 2002), однако, несмотря на это, ареал ротана в Байкальском регионе продолжает увеличиваться.

Coregonus peled (Gmelin, 1789) — пелядь

Непосредственно в оз. Байкал пелядь не вселяли. Осенью 1968 г. икра пеляди, полученная от производителей из оз. Чандык (Красноярский край), была дос-

тавлена для доинкубации на Большереченский рыбоводный завод (оз. Байкал). После инкубации в 1969 г. личинки в количестве 11,64 млн. шт. были выпущены в оз. Щучье (бассейн р. Селенга). В 1969–1970 гг. в это озеро были выпущены 208,5 тыс. сеголеток. В 1970 г. молодь пеляди интродуцирована в Тельманские пруды (бассейн Селенги). После крупных наводнений в 1971 и 1973 гг. и переполнения прудов пелядь попала в р. Селенга, а из нее в оз. Байкал (Карасев, 1974; Мамонтов, 2001). В 1972 г. Ихтиологическая комиссия Минрыбхоза СССР запретила акклиматизационные работы, связанные с разведением пеляди в бассейне оз. Байкал. Кроме водоемов бассейна Байкала пелядь неоднократно вселяли в Иркутское и Братское водохранилища (Карасев, 1974; Мамонтов, 2001; Матвеев и др., 2003).

В настоящее время пелядь единично встречается в районе Селенгинского мелководья и юго-восточного побережья Байкала, оз. Арахлей, а также в Иркутском, Братском водохранилищах и русловой части р. Ангара.

Рост, созревание и плодовитость пеляди в оз. Байкал из-за малой ее численности не изучены. В условиях озер Забайкалья пелядь растет быстро, в возрасте года она имеет длину 169–261 мм (в среднем 208 мм) и массу 135–320 г (в среднем 220 г). Половой зрелости пелядь достигает в возрасте 1+ – 2+. Средняя плодовитость двухлеток составляет 33000 икринок, 3-леток — 57400, 4-леток 98500 икринок. Нерест происходит осенью, в октябре–ноябре, и единично — в начале декабря, на песчаных грунтах.

Основу пищи пеляди в зимнее время составляют представители зоопланктона — кладоцеры и копеподы, в летнее и осеннее время в пище присутствуют представители зоопланктона (кладоцеры, копеподы) и бентоса (личинки хирономид, гаммариды, остракоды) (Карасев, 1987).

После вселения пеляди в оз. Щучье в 1973 г. промвозврат составил всего 0,8 млн. икринок (Неронов и др., 2002). Промысловое значение пелядь имеет только в Братском водохранилище (Матвеев и др., 2003). В озерах Еравно-Харгинской системы (бассейн Лены) численность пеляди поддерживается только за счет рыбоводных работ, так как естественное воспроизводство практически отсутствует.

Coregonus albula (Linnaeus, 1758) — европейская ряпушка — рипус

Рипуса из Ладожского озера было предложено интродуцировать в мелководные озера и пруды в Байкальском регионе с целью “более полного использования зоопланктона”. Вселение рипуса в озера Урала оказалось успешным по причине высокой степени выживаемости и адаптации этого вида к новым условиям. В 1955 г. с Волховского рыбоводного завода была доставлена партия оплодотворенной икры, которая доинкубировалась на Большереченском рыбоводном заводе (оз. Байкал). Личинки рипуса выпущенные в оз. Гунда (система Еравнинских озер) погибли. В этом же году 100 тысяч личинок были интродуцированы в оз. Арахлей. В 1960 г. — 1 млн. личинок, в 1962 г. — 2,21 млн., в 1963 г. — 3,136 млн. личинок были вселены в оз. Б. Еравнинское (Демин, 1967). В 1956–1957 гг. 3,3 млн. личинок рипуса были вселены в озера Щучье и Окуневое (бассейн р. Селенга). В период наводнений в 1971 и 1973 гг. оз. Щучье соединялось протокой с р. Селенга, по которой

рипус попал в оз. Байкал (Карасев, 1987). В 1960 г. 500 тыс. личинок с Большереченского рыбоводного завода попали в р. Большая Речка, впадающую в оз. Байкал. Спустя некоторое время отдельные экземпляры рипуса начали попадаться в уловах в Посольском соре и прилегающей к нему части Байкала (Демин, 2001).

Рипус крайне редко встречается в оз. Щучье, а также в районе Южного Байкала, 2 экз. рипуса были выловлены нами в проливе Малое Море.

Интродуцированный в оз. Б. Еравнинское рипус живет до 6 лет и имеет высокий темп роста, в возрасте 2+ он имеет среднюю длину 254 мм и массу 212 г (рис. 29). Скорость роста интродуцированного рипуса в 2–3 раза выше, чем в естественном ареале — Ладожском оз., здесь рипус возрастом 2+ имеет массу всего 67 г (Карасев и др., 1983, 1987). В водоемах Забайкалья рипус питается круглый год с достаточно высокой интенсивностью даже в зимний период. Спектр пищевых объектов сходен у рипуса и пеляди: доминируют копеподы и кладоцеры (55% и 45% массы пищи соответственно), меньшую роль играют молодь гаммарид и фитопланктон.

Рипус, интродуцированный в озера Байкальского региона, нигде не создал высокой численности и не имеет промыслового значения.

Parasalmo mykiss irideus (Gibbons, 1855)* — радужная форель

История интродукции радужной форели в водоемы мира насчитывает более 100 лет (с 1888 г.), форель вселяли в водоемы всех континентов кроме Антарктиды. Радужная форель довольно легко натурализуется и, как правило, отрицательно воздействует на местную ихтиофауну. В 90-е годы прошлого века, в связи с возник-

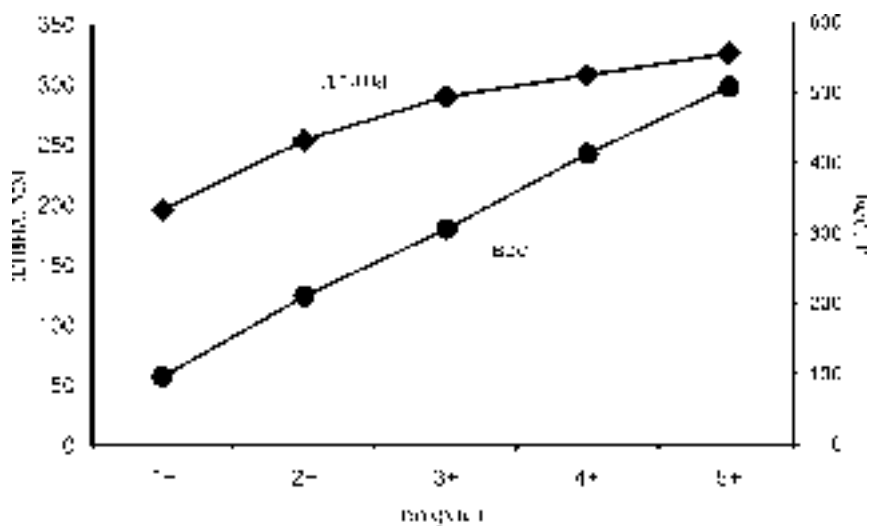


Рис. 29. Рост длины и массы рипуса, интродуцированного в оз. Большое Еравнинское, Забайкалье.

* Принято также отнесение этого вида к р. *Oncorhynchus*.

новением в России предприятий с различной формой собственности, в Иркутской области появились частные рыбоводные хозяйства. Эти хозяйства совершенно бесконтрольно специализировались на разведении и товарном выращивании форели в водоемах бассейна Байкала. В связи с этим, появлялась вероятность случайной интродукции форели в оз. Байкал. В 1991 г. из рыбколхоза им. Ленина Ленинградской области в Бурдугузский рыбоводный цех, расположенный на берегу Иркутского водохранилища, в 30 км от Байкала, было завезено на доинкубацию 300 тыс. икринок радужной форели. Полученные из икры 160 тыс. личинок форели подращивались в бассейнах этого завода, а затем отправлялись в садковое хозяйство ТОО “Форель”, находящееся в то время на о. Грановский р. Ангара. В 1992 г. из рыбоводного хозяйства “Ропша” в Бурдугузский рыбоводный цех было снова завезено на доинкубацию 1 млн. икринок форели, из которой получено 650 тыс. личинок. Их также подращивали в бассейнах, вода из которых поступала в Иркутское водохранилище (Широбоков, 1993; Демин, 2001).

Первый экземпляр радужной форели был выловлен 7 июня 1992 г. в Бурдугузском заливе Иркутского водохранилища. Особь имела длину (по Смитту) 163 мм и массу 65 г. Второй экземпляр форели был пойман 22 октября 1992 г. в заливе Грязнуха (в 2 км от места первой поимки) на глубине 8 м. Это был самец длиной 212 мм и массой 140 г. Через месяц, 21 декабря, рыбаки-любители выловили самку форели в районе пос. Большая Речка; рыба имела длину 223 мм и весила 137 г. Все экземпляры были одного возраста (1+) с неполовозрелой икрой на II стадии развития. В пище этих экземпляров были обнаружены личинки и куколки насекомых; гаммариды — *Gmelinoides fasciatus*, *Palasea kessleri* (Dybowski, 1874); личинки хириноид родов *Tanytarsus* и *Sergentia*, остракоды и остатки рыбы — песчаной широколобки (*Leocottus kesslerii*) (Широбоков, 1993). В поселке Бурдугуз в 1991 г. существовало подсобное хозяйство местного лесхоза, в прудах которого также подращивалась молодь радужной форели. В 1992 г. из-за прорыва дамбы молодь в количестве 1500 экз. попала в Иркутское водохранилище. Три года спустя, летом 1995 г., в том же заливе Грязнуха на глубине 2 м были пойманы 2 экз. форели массой по 100 г каждая (Демин, 2001). В 1994–1995 гг. в заливе Уладово Иркутского водохранилища пойманы 3 взрослых экземпляра этого вида, масса которых достигала 1000 г. В 1998 г. в заливе Большой Калей были выловлены еще три неполовозрелых экземпляра форели, масса которых составляла 300 г. Факты поимки форели на протяжении 8 лет свидетельствуют о возможности обитания этого вида в условиях Иркутского водохранилища. В оз. Байкал форель пока не обнаружена, но в случае натурализации этого вида в Иркутском водохранилище попадание ее в Байкал — дело времени.

Ненатурализовавшиеся вселенцы

Sander lucioperca (Linnaeus, 1758) — судак

В 1962 г. судак был привезен из Рыбинского водохранилища и вселен в оз. Щучье (бассейн р. Селенга). В этом же году из Сямозера была доставлена икра

судака в количестве 1,2 млн. шт на доинкубацию на Большереченском рыбоводном заводе. Полученные личинки выпущены в оз. Щучье. Осенью 1962 г. 300 экз. рыб, в возрасте 1+ привезли из Жестовского рыбопитомника ВНИИПРХа и интродуцировали в это же озеро. В 1966 г. 510 особей судака, со средней массой 1300 г привезли из водоемов Казахстана и снова выпустили в оз. Щучье. После проведенных мероприятий молодь судака попадалась в сети в 1964 и 1966 гг. Дальнейшая судьба судака неизвестна (Мамонтов, 2001).

Acipenser ruthenus marsiglii Brandt, 1833 — сибирская стерлядь

В 1948 г. сибирская стерлядь в количестве 215 экз. из р. Енисей была привезена на ст. Селенга. Из доставленных рыб только 50 были жизнеспособны, они и были выпущены в одноименную реку. Сведения об интродуцированной стерляди отсутствуют (Мамонтов, 2001).

Ctenopharingodon idella (Valenciennes, 1844) — белый амур

В 1954 г. белый амур в количестве 50 экз. был выпущен в оз. Котокель (бассейн Байкала). Положительные результаты интродукции отсутствуют (Демин, 2001).

Coregonus sardinella Valenciennes, 1848 — сибирская ряпушка

В 1954 г. после инкубации икры на Большереченском рыбоводном заводе (оз. Байкал), личинки сибирской ряпушки, в количестве 0,5 млн. экз. были интродуцированы в оз. Гусиное (Демин, 2001). Сведения о результатах интродукции отсутствуют.

Использование байкальских рыб для интродукции в другие водоемы Сибири

Отдельные виды ценных промысловых рыб оз. Байкал использовали для вселения в водоемы Сибири, Монголии, Японии и европейской части России.

Acipenser baerii baicalensis Nikolsky, 1896 — байкальский осетр

В 70-е годы прошлого века в Японии проводились работы по использованию этого подвида в качестве объекта прудового хозяйства. Результаты неизвестны.

Coregonus lavaretus baicalensis (Dybowski, 1874) — байкальский сиг

В 1956–1958 гг. икра байкальского сига была инкубирована на Большереченском рыбоводном заводе, полученные личинки были выпущены в оз. Арахлей (Читинская область, бассейн Байкала). В 1967 г. выловленный самец в возрасте 9+ имел длину 600 мм, массу 2200 г. Одновозрастные рыбы в оз. Байкал имеют длину 500 мм и массу 1500 г (Карасев, 1987). Сведения о дальнейшей судьбе байкальского сига в Арахлее отсутствуют.

Coregonus migratorius (Georgi, 1775) — байкальский омуль

В 1932 г. была предпринята первая попытка вселения байкальского омуля в оз. Гусиное. С 1951 по 1978 гг. в это озеро ежегодно вселяли от 1 до 91,14 млн. личинок, что составило 1,05 млн. личинок/га. Всего за 27 лет в оз. Гусиное было завезено 412,108 млн. личинок омуля, однако несмотря на такое количество вселенных личинок численность омуля в оз. Гусином невелика. В 1980-е гг. его ловили в количестве 0,1–1,2 т в год (Карасев, 1987). С 1940 по 1972 гг. проинкубированная икра и личинки омуля регулярно завозили в эвтрофные озера Байкальского бассейна: Загли-Нур, Слюдянские, Арахлей и др. Личинки омуля также вселяли в водохранилища Ангарского каскада и оз. Хубсугул. Наиболее успешной является интродукция омуля в Братское водохранилище, где отмечается его массовый заход на нерест в реки Белая, Иркут, Китой и др. (Матвеев и др., 2003).

Таким образом, более чем за 70 лет, начиная с 1934 г., в оз. Байкал и водоемы его бассейна было интродуцировано 12 видов рыб, относящихся к 9 родам и 6 семействам. Семейства Siluridae и Eleotrididae являются новыми для фауны озера.

До вселения новых видов рыб коренная ихтиофауна оз. Байкал была представлена 56 видами рыб, относящихся к 28 родам и 13 семействам. Фауна рыб делится на три категории: эндемичную байкальскую, сибирско-байкальскую и сибирскую. Эндемичная фауна коттоидных рыб доминирует как по числу видов (59% общего числа), так и по рыбопродуктивности (75%). Пища эндемичных рыб состоит в основном из гаммарид. Сами они, в свою очередь, являются пищевыми объектами для хищных рыб и байкальской нерпы. Промысловые объекты среди эндемичных рыб в настоящее время отсутствуют. К сибирско-байкальской ихтиофауне относятся сиговые и хариусовые рыбы, которые широко распространены в водоемах Сибири. В Байкале эти рыбы образовали подвиды или озерные морфо-экологические формы. Они являются ценными промысловыми рыбами, но биомасса их невелика и составляет 17% от биомассы всех рыб озера. Промысловый вылов колеблется от 3000 до 3500 т. Пища этих рыб состоит из бентосных организмов и коттоидных рыб. Сибирская ихтиофауна состоит из видов карповых, окуневых, шуковых и налимовых рыб, которые обитают в мелководных заливах (сорях) Байкала. Многие из этих рыб являются промысловыми, но биомасса сибирских видов в Байкале мала и составляет всего 8% общей ихтиомассы. Взаимодействие между видами рыб, принадлежащих разным комплексам, сводится в основном к трофическим взаимоотношениям. Взрослые особи рыб, принадлежащие к сибирскому и сибирско-байкальскому комплексам, используют в пищу эндемичных коттоидных рыб в местах совместного обитания. Вместе с тем, основными пищевыми объектами всех видов байкальских рыб являются гаммариды, в результате чего они конкурируют друг с другом из-за пищи. В целом, взаимоотношения между различными комплексами рыб хорошо сбалансированы, так как экосистема озера Байкал формировалась в течение длительного (более 20 млн. лет) периода времени.

Из 12 инвазионных видов в Байкале натурализовалась половина видов, из которых 4 (амурский сазан, восточный лещ, амурский сом и ротан) обитают совместно с рыбами сибирского комплекса, а 2 вида (пелядь и ряпушка) — с рыбами сибир-

ско-байкальского комплекса. В оз. Байкал прибрежная зона с глубинами до 50 м, на которой могут обитать рыбы сибирского комплекса и вселенцы, составляет всего 8% общей площади озера. Геоморфологические и климатические особенности оз. Байкал препятствуют увеличению численности прибрежных видов рыб, в том числе и интродуцированных видов. Вселенцы не оказали большого влияния на экосистему оз. Байкал, так как при низких температурах воды у интродуцированных рыб произошло замедления скорости метаболизма. В сравнении с материнскими водоемами в Байкале они медленнее росли, позднее созревали, имели меньшее число нерестов (иногда всего один) и меньшую плодовитость. Это снижало их конкурентоспособность в борьбе за существование в условиях Байкала. Численность инвазионных видов рыб находится на низком уровне.

Исключение составляет только ротан, численность которого растет, и он осваивает новые районы обитания. Даже в условиях Байкала ротан начинает созревать в годовалом возрасте, за сезон выметывает 2 порции икры и использует в пищу около 100 видов организмов. Ротан не имеет промысловой ценности, поэтому не подвергается воздействию промысла. Эти преимущества даже в таких неблагоприятных условиях позволяют ротану наращивать численность и вытеснять аборигенную фауну рыб. В связи с негативным влиянием ротана на прибрежные биоценозы озера Байкал, ротан рассматривается в качестве биологического загрязнения его экосистемы. Этот факт нашел свое отражение в законе о Байкале. Согласно ст. 6 Федерального закона “Об охране озера Байкал” запрещается “Биологическое загрязнение, связанное с использованием, разведением или акклиматизацией водных биологических объектов, не свойственных экологической системе озера Байкал, в озере Байкал и водных объектах, имеющих постоянную или временную связь с озером Байкал”.

2.6. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия

Географическое распространение птиц складывалось, как и у всех животных, под влиянием множества факторов, из которых наибольшее значение имели положение первичного очага происхождения отдельных групп видов и путь их эволюции, а в последнее время — весь комплекс антропогенных воздействий на природу. Несмотря на способности быстрого преодоления огромных пространств, расселение птиц в целом по сравнению с другими животными не происходит более быстрыми темпами. Существенное значение в ограничении гнездовых ареалов по отношению к обширности территорий, по которым передвигаются птицы вне периода размножения, имеют, с одной стороны, климатические факторы, с другой — закономерности территориальной дисперсии.

Верность птиц какой-либо территории (что рассматривается многими лишь как отсутствие ясно выраженной дисперсии) приводит к возвращению взрослых птиц в места прежнего размножения (“гнездовая филопатрия”), а молодых птиц — в места, где птица находилась в первый месяц после покидания гнезда, что часто

3.5. Бычки Neogobiinae (Teleostei: Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озер

Роды, для видов которых уже известны случаи инвазии, часто содержат и другие потенциально инвазионные виды. Часто инвазии близкородственных и экологически сходных видов начинаются из областей, дающих большое число иммигрантов, таких как эстуарные районы Понто-Каспийского бассейна. Этому явлению посвящена обширная литература, которая, в частности, рассматривается в разделах 1.1, 2.3 и 2.9.

Масштабное гидростроительство во второй половине XX века привело к нарушению изоляции и перестройке взаимосвязей между реками Азово-Черноморского, Каспийского, Балтийского и других морских бассейнов, а также появлению на них крупных искусственных водоёмов с замедленным водообменом и сравнительно обширными мелководьями. Для некоторых видов Gobiidae, бычковых, условия обитания в водохранилищах оказались подходящими и даже более благоприятными по сравнению с исходными. Это послужило причиной для расширения ареала и наращивания численности отдельных эврибионтных видов в новых водоёмах (Пинчук и др., 1985; Гавлена, 1970, 1973, 1977; Москул, 1994; Danilkiewicz, 1998; Schadt, 2000; Аладин и др., 2001) наряду со случайным переселением их при проведении работ по акклиматизации различных гидробионтов (Хусаинова, 1958; Дорошев, 1964; Аманов, 1980) и переносом икры и молоди с балластными водами и на днищах судов (Шаронов, 1971; Москалькова, 1996; Антонов, Козловский, 2001). В последнее время возрос интерес к этой группе рыб и их роли в ихтиоценозах пресноводных водоёмов. Это связано с недостаточной изученностью фауны и биологии многих видов бычковых как в естественном, так и в новоприобретённом ареале, и отмечаемым в ряде случаев негативным влиянием адвентивных бычков на нативную фауну, в частности, в Северной Америке (Джуд, 2001).

Идеальным объектом исследования межконтинентальной инвазии являются два вида бычков: бычок-кругляк, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), и бычок-цуцик, *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814). Оба эти вида попали в Великие озера в 1990 г., когда были впервые зарегистрированы в реке Сент-Клер (Crossman et al., 1992; Jude et al., 1992; Mills et al., 1993). Кругляк натурализовался и расселился чрезвычайно широко, а область распространения цуцика сравнительно ограничена. Существует целый ряд работ, в которых анализируется причина более успешной инвазии бычка-кругляка (Dougherty et al., 1996; Dubs, Corkum, 1996; Charlebois et al., 1997), в том числе, отдельный раздел тома 27 журнала *Journal of Great Lakes Research* (2001), многие статьи из которого цитируются ниже.

Традиционно считалось, что бычки проникли в Северную Америку с балластными водами из Европы. Так, в качестве региона-донора для бычка-кругляка назывались Черное или Каспийское моря, а также Гданьский залив Балтийского моря (Jude et al., 1992; Charlebois et al., 1997). В специальном генетическом исследовании область-донор как для Великих Американских озер, так и для Балтийского моря,

была ограничена Черным морем, причем было показано, что интродукция была многочисленной и не испытала на себе эффекта генетического “горлышка бутылки” (Dillon, Stepien, 2001). В пределах североамериканских водоемов кругляк расселялся как самостоятельно, так и благодаря вторичным интродукциям (Jude, 1997, 2001; Dillon, Stepien, 2001).

Прежде чем сделать сравнительный обзор этих двух видов бычков и близких им видов, обладающих, как мы предполагаем, сравнительно высоким “инвазионным” потенциалом, в естественном ареале, а также в области инвазии, мы кратко охарактеризуем таксономическую группу, к которой они относятся, и филогенетические связи входящих в нее родов и видов. Это важно для понимания причин успеха инвазии как расселения динамично эволюирующего филогенетически молодого таксона с одной стороны, и как экспансии группы видов, обладающих сравнительно высокой экологической валентностью, с другой.

Семейство Gobiidae, к которому относятся *N. melanostomus* и *P. marmoratus*, является одним из самых больших семейств позвоночных животных, включающему около 2000 видов, распространенных всесветно. Наибольшее число видов приурочено к прибрежным тропическим водам, представленным, в основном, морскими формами. Сравнительно большое число видов приурочено к солоноватым водам (с соленостью до 12–13 ‰), а обитание в пресных водах характерно для небольшого числа видов. В Европе бычковые наиболее многочисленны в бассейнах Средиземного, Черного, Азовского и Каспийского морей. Бычковые — преимущественно придонные рыбы небольших размеров (общая длина тела до 350–360 мм у самого крупного представителя европейской (и мировой) фауны *Mesogobius batrachocephalus* (Pallas, 1814). Отличительной особенностью бычковых является наличие двух спинных плавников, положение брюшных плавников под основанием грудных и, обычно, наличие присасывательного диска, образованного слившимися брюшными плавниками и передней поперечной мембраной.

Кроме случайно и изредка заходящих в реки *Gobius cobitis* Pallas, 1814, *G. niger* Linnaeus, 1758, *Zosterisessor ophiocephalus* (Pallas, 1814) и ряда видов рода *Pomatoschistus*, среди европейских видов семейства в пресных водах более или менее постоянно отмечаются представители родов *Benthophilus*, *Knipowitschia*, *Benthophiloides*, *Caspiosoma*, *Hyrnanogobius* (возможно, синоним *Knipowitschia*), *Pomatoschistus*, *Padogobius*, *Economidichthys*, *Proterorhinus*, *Neogobius* и *Mesogobius*. Последние три рода и называются, собственно, “бычками”. Эта группа отличается от видов рода *Gobius* отсутствием плавательного пузыря и обычной перепонкой грудного плавника, включающей все лучи (в том числе и верхние, которые обычно свободны у *Gobius*). *Proterorhinus* характеризуется удлинённой в виде трубочки передней ноздрей, крупной чешуей, а также рядом особенностей строения осевого скелета и сейсмодатированной системы (Ahnelt, Duchkowitsch, 2001, 2003). Два другие рода имеют обыкновенную переднюю ноздрю и сравнительно мелкую чешую (49–74 чешуй в боковом ряду у *Neogobius* и 72–85 у *Mesogobius*). Кроме того, *Neogobius* отличается от *Mesogobius* наличием 6–7 вертикальных рядов генипор в подглазничной области (против 8–10 у последнего) и обыкновенно очешуенным затылком (голый у *Mesogobius*). Полагают (Miller, 2003), что *Neogobius* парафилетичен и при разработке

систематических отношений всего комплекса относимых к нему видов может быть переоценен таксономический статус и объем как этого рода, так и *Eichwaldiella* (типовой вид *Gobius caspius* Eichwald, 1831), *Babka* (типовой вид *Gobius gymnotrachelus* Kessler, 1857), *Apollonia* (типовой вид *Gobius melanostomus* Pallas, 1814), *Chasar* (типовой вид *Gobius bathybius* Kessler, 1877) и *Ponticola* (типовой вид *Gobius ratan* Nordmann, 1840).

Еще А.И. Амброз (1956), в связи с распространением бычков в черноморском бассейне подчеркивал принципиально различные исторические и экологические корни *Gobius* — типично морских сравнительно поздних мигрантов из Средиземного моря и *Neogobius* — эвригаллиных, преимущественно эстуарно-речных сарматских реликтов. Сравнительно недавно остеологическими исследованиями (Simonovic et al., 1996; Simonovic, 1999) было показано, что клада *Gobius-Zosterisessor* представляет собой сестринскую группу *Neogobius* s.l. (подсемейству Neogobiinae). Следует отметить, что некоторые авторы вообще не считают Neogobiinae близкородственными Gobiinae. Пецольд (Pezold, 1993) относит *Neogobius* s.l. к большому подсемейству Gobionellinae, которое включает у этого автора более 50 родов преимущественно пресноводных бычковых.

Палеогеографическими, морфологическими и генетическими данными обоснована гипотеза о дивергенции *Gobius* и Neogobiinae (*Proterorhinus* и *Neogobius*) 10–12 млн. лет назад в среднем миоцене благодаря изоляции Паратетиса от средиземноморской части Тетиса (Steininger, Rogl, 1984; Miller, 1990; McKay, Miller, 1991; Rogl, 1998; Simonovic, 1999; Dillon, Stepien, 2001). В течение миоцена, 5–7 млн. лет назад, возникли основные горные цепи в Европе, что способствовало превращению Паратетиса в сеть солоноватоводных озер. Соленость Паратетиса (современные Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря) постепенно понижалась вследствие стока многочисленных рек, затем снова увеличилась благодаря восстановлению связи с океаном (3–5 млн. лет назад в течение раннего плиоцена) и впоследствии опять понизилась, местами вплоть до пресной воды (1,5–3 млн. лет назад в течение среднего плиоцена) (Zaitsev, Mamaev, 1997; Reid, Orlova, 2002). Эти изменения солёности и взаимосвязи водоемов — дериватов Паратетиса, по-видимому, и вызвали диверсификацию родов Neogobiinae. Так, калибровки с помощью “молекулярных часов” позволяют предположить время дивергенции *Proterorhinus* и *Neogobius* как поздний миоцен — ранний плиоцен (5,2±1,0 млн. лет) (Dillon, Stepien, 2001).

К подсемейству Neogobiinae sensu Simonovic, 1999 относятся следующие 18–20 видов (приведен исторический ареал):

Proterorhinus Smitt, 1899:

**P. marmoratus* (Pallas, 1814) — солоноватоводный и пресноводный; побережье, эстуарии, лиманы, озера, водохранилища, крупные и небольшие реки вплоть до верховий; бассейны Черного, Азовского, Каспийского и Эгейского морей.

Neogobius Pjin, 1927:

N. bathybius (Kessler, 1877) — плохо известный вид, в пресные воды, не входит; Каспийское море.

N. caspius (Eichwald, 1831) — повсеместно в Каспийском море, в пресную воду не входит.

N. constructor (Nordmann, 1840) — преимущественно пресноводный; Кубань и реки черноморского побережья Кавказа; географическое распространение и таксономические отношения с *N. rhodioni* недостаточно ясны; ранее часто считался подвидом (или синонимом) *Neogobius platyrostris* (Pallas, 1814).

N. cephalargoides Pinchuk, 1976 — преимущественно морской, также солоноватоводный; Черное и Азовское моря.

N. cyrius (Kessler, 1874) — речной; ареал, по-видимому, ограничен бассейном Куры, что требует подтверждения; ранее считался синонимом *Neogobius platyrostris* (Пинчук, 1977).

N. eurucephalus (Kessler, 1874) — преимущественно солоноватоводный; изредка в лиманах и устьях рек; Черное и Азовское моря; отмечен в Краснодарском водохранилище и впадающих в него реках (Москул, 1994), что требует проверки.

**N. fluviatilis* (Pallas, 1814) — морской, солоноватоводный и пресноводный; в прибрежных водах, лиманах, лагунах, эстуариях, дельтовых озерах, сравнительно крупных реках; Черное и Азовское моря; в Каспийском море подвид *N. fluviatilis pallasi* (Berg, 1916), возможно являющийся отдельным видом.

**N. gorlap* (Berg, 1949) — солоноватоводный и пресноводный; в прибрежных водах, лиманах, лагунах, эстуариях, дельтовых озерах, сравнительно крупных реках; бассейн Каспийского моря.

**N. gymnotrachelus* (Kessler, 1857) — солоноватоводный и пресноводный; в прибрежных водах, лиманах, лагунах, эстуариях, дельтовых озерах, в реках, как крупных, так и небольших, с выраженным течением; бассейн Черного и Азовского морей (преимущественно в пресных водах); в Каспийском море подвид или отдельный вид, *Neogobius macrophthalmus* (Kessler, 1857) (преимущественно морской).

**N. kessleri* (Günther, 1861) — солоноватоводный и пресноводный; в прибрежных водах, лиманах, лагунах, эстуариях, дельтовых озерах, сравнительно крупных реках; бассейн Черного моря.

**N. melanostomus* (Pallas, 1814) — в историческом ареале преимущественно солоноватоводный; Черное и Азовское моря; в Каспийском море подвид *N. melanostomus affinis* (Eichwald, 1831), возможно являющийся отдельным видом; *N. cephalarges* (Pallas, 1814) из северо-западной части Черного моря и впадающих туда рек (солоноватоводный и пресноводный), вероятно, синоним *Neogobius melanostomus*.

N. platyrostris (Pallas, 1814) — морской, изредка в солоноватых водах; Черное море.

N. ratan (Nordmann, 1840) — морской, возможно, изредка солоноватоводный; Черное и Азовское моря; в Каспийском море подвид *N. ratan goebelii* (Kessler, 1874), возможно, являющийся отдельным видом.

N. rhodioni Vasilieva et Vasiliev, 1994 — исключительно пресноводный; реки Черноморского побережья Кавказа; распространение и таксономические отношения с *N. constructor* недостаточно ясны.

**N. syrman* (Nordmann, 1840) — морской и солоноватоводный, изредка пресноводный; побережье, эстуарии, лиманы, устья и низовья крупных рек; Черное и Азовское моря; в Каспийском море подвид *N. syrman eurystomus* (Kessler, 1877), возможно являющийся отдельным видом.

Mesogobius Bleeker, 1874:

M. batrachocephalus (Pallas, 1814) — солоноватоводный; Черное и Азовское моря с эстуариями, нижний Южный Буг и пресноводные озера в низовьях Дуная в Румынии;

M. nonultimus (Pjin, 1936) — солоноватоводный, данных о нахождении в пресных водах нет; Каспийское море; ранее обычно считался подвидом *M. batrachocephalus*.

M. nigronotatus (Kessler, 1877) — плохо известный вид, в пресные воды, по видимому, не входит; Каспийское море.

Как видно, многие из перечисленных Понто-Каспийских видов Neogobiinae обитают в воде сравнительно широкого спектра солености, что доказывает их экологическую пластичность и делает их реально и потенциально инвазионными видами (Charlebois et al., 1997; Ahnelt et al., 1998). Такие виды отмечены в списке знаком “*”. Рассмотрим подробнее их ареалы, некоторые размерно-возрастные характеристики и особенности образа жизни. Эти данные заимствованы из литературы и собственных сборов и наблюдений авторов в период экспедиционных работ 1998–2003 гг.

***Proterorhinus marmoratus*, бычок-цуцик** — широко распространенный бычок, встречающийся у побережий Черного, Азовского и Каспийского морей, во впадающих в них реках, лиманах, прибрежных озерах, а также в озерах бассейна Мраморного моря и реках Марица и Струма северной части Эгейского моря. Был интродуцирован в Аральское море (Баймов, 1961, 1966 и др.), откуда исчез в связи с осолонением. Отмечается расширение ареала бычка-цуцика вверх по Волге (Козловская, 1997; Евланов и др., 1998; и др.) и Днепру (Пинчук и др., 1985). Обнаружен в Майне (бассейн Рейна), куда проник через канал из Дуная (Schadt, 2000). Через систему каналов оросительно-обводнительной системы проник и заселил ряд внутренних ранее изолированных водоёмов северо-западного Прикаспия (Позняк, 1987а, б). В Северной Америке область распространения цуцика ограничена рекой Сент-Клер, одноименным озером, рекой Детройт и несколькими их притоками, северо-западной частью озера Эри, западной частью озера Верхнее, а также небольшой бессточной речкой (Running Creek) в штате Онтарио и отдельными локальностями вдоль северного и южного побережий западной части озера Эри (Charlebois et al., 2001; Dillon, Stepien, 2001; Jude, 2001; Vanderploeg et al., 2002; http://nas.er.usgs.gov/fishes/images/pr_marmo.gif).

В естественном ареале этот вид многочислен в лиманах и устьях рек, а также в водоемах — спутниках основного русла реки и опресненных прибрежных участках. Кроме того, поднимается высоко по рекам (Белинг, 1923; Пинчук и др., 1985; Емтьиль и др., 1992, 1993; Денщик, 1994). В целом, цуцик предпочитает зарослевые биотопы (Егерман, 1926; Чугунова, 1946; Казанчеев, 1981; Троицкий, Цуникова, 1988; Евланов и др., 1998). Среди рассматриваемых видов это единственный пример строгой привязанности к зарослям мягких макрофитов. Эта особенность объясняет то, что цуцик, как правило, приурочен к прибрежной мелководной зоне. В открытой же части водоемов он практически не отмечается. Это одинаково характерно как для морей, так и для рек, озёр и водохранилищ. То, что цуцик выше, чем другие виды бычков, способен подниматься по малым водотокам объясняется не

тем, что он реофилен, а тем, что он способен осваивать в речках характерные для него биотопы, пусть и совсем небольшие (заросшие заливчики, запруды и т.п.). Такой вывод сделан, в частности, на основании наших данных по качественному и количественному составу бычковых от устьев к верховьям малых рек Волгоградской области (Иловля, Хопёр, Чир, Медведица, Арчеда). Так, в Арчеде (ширина 4–10 м, глубина на перекатах 0,3–0,8 м, на редких заиленных плёсах глубина до 1,5–2 м, плотное дно — пески, песчаники, глины и др.) цуцик был обнаружен только на перекате в куртинах водной растительности, где скорость течения составляла 0,5–1 м/с. В среднем течении Днепра до зарегулирования распределение вида было следующим: 80,1% экземпляров было поймано в заливах, 11,1% — в обособленных старицах, 4,4% — в устьях притоков и только по 2,2% — в русле реки и боковых притоков (Белінг, 1933). В низовье Дуная уловы цуцика распределялись следующим образом: 47,27% приходилось на большие заливы куты дельты, 20,00% — на устья, 13,45% — на заливы, 9,09% — на предустьевые мели, 8,00% — на ерики и 2,19% — на небольшие заливы (Ляшенко, 1952). Приуроченность к зарослям макрофитов сохраняется у цуцика и в области инвазии в Северной Америке (Vanderploeg et al., 2002). Примером нетипичного местообитания могут служить отдельные кавказские реки (Бзыбь, Белая и др.), характеризующиеся сильным течением и валунным дном, где особи цуцика прячутся под камнями и никак не связаны с зарослями макрофитов (Пинчук, 1969).

Цуцик ведет малоподвижный донный образ жизни, держится преимущественно у берегов (Азизова, 1962; Ульман, 1970). Предпочитает воду сравнительно низкой солености вплоть до пресной. Однако, по-видимому, может переносить и повышенную соленость: личинок и мальков вылавливали в юго-восточной части Северного Каспия и в Мертвом Култуке при солености 24–31‰ (Казакова, 1951), в Чёрном море единично отмечался при солености 18‰ (Виноградов, Ткачева, 1950).

Численность цуцика во всех областях ареала сравнительно мала. Так, в уловах бычковых в Днепровско-Бугском лимане он составлял 0,95% их общего количества экземпляров вылавливавшихся бычков (Билько, 1965). В районе Карадага он занимал по численности особей одно из последних мест (Виноградов, Ткачева, 1950). В среднем течении Днепра в разных участках количество экземпляров бычка-цуцика составляло в среднем от 0,2 до 2,5% общего числа рыб (Смирнов, 1986). Цуцик представляет собой пример распространения, когда ареал большой, а численность по ареалу, в силу стенотопности, невелика.

Цуцик относится к сравнительно мелким бычкам. В черноморском бассейне он достигает длины 90–120 мм (Ильин, 1927; Slastenenko, 1939; Виноградов, 1948а, б; Дренски, 1951; Бурнашев и др., 1955; Световидов, 1964; Георгиев, 1966; Замбриборщ, 1968), как исключение, в Березанском лимане, 160 мм (Пинчук и др., 1985). В Каспийском море цуцик, по-видимому мельче, до 66–89 мм (Азизова, 1969; Рагимов, 1986). В Волгоградском водохранилище максимальная зарегистрированная длина — 65 мм (Болдырев, 2002). Продолжительность жизни 1,5–2 года (Рагимов, 1966; Шамов, 1981 и др.), реже больше (Азизова, 1969). Только для цуцика из р. Прут указан максимальный возраст 4 года (Казанчеев, 1981; Долгий, 1993). Данные по соотношению полов указывают на преобладание самцов во всех возрастных груп-

пах (Ульман, 1970) или на соотношение полов близкое к равному (Смирнов, 1986) или на некоторое преобладание самок (Савваитова, 1959). Такие различия указывают на существование разнополюх группировок цуцика в разные периоды жизненного цикла, которые, возможно, неодинаково облавливались в отдельных исследованиях.

Цуцик становится половозрелым на втором году жизни (в возрасте 1+) при длине 45–50 мм (Георгиев, 1966). По нашим данным, в бассейне Волги может созревать в возрасте одного года при достижении длины 29 мм, сходные данные имеются и для вод Болгарии (Георгиев и др., 1960).

Период нереста во всех регионах ареала сильно растянут. Так, в Черном море, в низовьях Дона, Кубани, в дельте Волги и в Среднем Каспии цуцик нерестится с апреля по август (Виноградов, 1948а, б, 1949; Коблицкая, 1966, 1981; Георгиев и др., 1960; Рагимов, 1986). Нерест начинается при температуре воды около 10°C и проходит массово при 15–21°C (Ульман, 1970; Смирнов, 1986) в прибрежной зоне на глубине 0,2–3 м на песчаном и песчано-каменистом дне. Икра откладывается в пустые створки раковин (мидий, устриц), на нижнюю поверхность камней, подводные растения и любые другие предметы (Савваитова, 1959; Георгиев и др., 1960; Янковский, 1966; Виноградов, 1973; Пинчук, 1974). Полагают, что каждая самка выметывает 200–800 икринок, максимум 1081–1222 икринок в двух — трех порциях (Савваитова, 1959; Георгиев и др., 1960; Ульман, 1970; Эланидзе, 1983; Смирнов, 1986; Рагимов, Кулиев, 1988; Емтыль, 1997). С этим согласуются и наши данные. Так, в Волгоградском водохранилище при трёхкратном нересте абсолютная плодовитость самок длиной 29–51 мм составит 340–1170 икринок. При температуре 18–21°C эмбриональное развитие длится не менее 8 суток (Калинина, 1976).

Молодь питается зоопланктоном, а взрослые, главным образом, донными беспозвоночными (мелкими ракообразными и моллюсками, червями, личинками насекомых), в пище также отмечены остатки рыб, водная растительность, взрослые насекомые и детрит (Андряшев, Арнольди, 1945; Ульман, 1970; Троицкий, Цуникова, 1988; Долгий, 1993). В Каспийском море преобладают (98%) ракообразные (Шорыгин, 1939; Степанова, 1985).

Ярко выраженная стенотопность цуцика по сравнению с другими видами бычков, возможно, является причиной относительно меньшего успеха его инвазии (если критериями успеха в данном случае считать большую численность и обширную область инвазии) в водоемах Северной Америке. Кроме того, по сравнению с другим понто-каспийским инвазионным бычком, кругляком, он имеет меньшие размеры тела (в Северной Америке максимальная длина 110 мм против 250 мм у кругляка) и менее агрессивное поведение самцов в период охраны кладки (Jude et al., 1995). Кроме того, он сохраняет питание преимущественно мелкими водными насекомыми и придонным зоопланктоном, которые потребляются и многими другими рыбами, тогда как кругляк потребляет в основном дрейссену (*D. polymorpha*), в отношении которой имеется не много конкурентов (Jude et al., 1995; Jude, 1997; French, Jude, 2001; Vanderploeg et al., 2002). В отличие от кругляка, бычок-цуцик в новом ареале обладает гораздо меньшим генетическим разнообразием, что, возможно, указывает на то, что первичная интродукция была сравнительно малочисленной

и популяция испытала “эффект основателя”. Предполагают, что это также может быть причиной относительно меньшего успеха инвазии цуцика (Dillon, Stepien, 2001).

Neogobius fluviatilis, **бычок-песочник**, очень широко распространен в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей, а также в бассейне Мраморного моря, обитая в распресненной прибрежной зоне моря, в заливах и эстуариях, дельтовых озерах и реках. Во многих реках, например, в Днепре и Доне, естественно распространен очень высоко по течению (Крыжановский, Троицкий, 1954; Полтавчук, 1976; Емтыль и др., 1992, 1993; Денщик, 1994; Гулюгин, 2001). Песочник был интродуцирован в Аральское море, где в 60-х годах прошлого столетия широко распространился (Баймов, 1961, 1966; Маркова, 1962; Дорошев, 1964), но исчез в связи с осолонением водоема. После постройки плотин на Волге этот вид впервые отмечен сначала (1975 г.) в Волгоградском водохранилище, затем (в 1982 г.) в Саратовском (Козловская, 1997; Евланов и др., 1998). С 1997 г. его регистрируют в Западном Буге (бассейн Балтийского моря), куда он проник через Днепровско-Бугский канал (Danilkiewicz, 1998; Гулюгин, Куницкий, 1999; Гулюгин, 2001). Отмечают продвижение песочника вверх по Дунаю (Ahnelt et al., 1998). Через систему каналов оросительно-обводнительной системы проник в ряд ранее изолированных водоёмов северо-западного Прикаспия (Позняк, 1984, 1987а, 1990; и др.).

В море предпочитает опреснённые (до 13 ‰) участки. Зиму проводит в отдалении от берегов, весной одновременно с кругляком подходит к берегам для нереста. Держится у берегов, обычно на глубинах до 5 м, в мелких заливах, заливчиках с большим количеством растений и детрита, омываемых течениями. Как правило, придерживается мягких грунтов, преимущественно песчаных и песчано-илистых (Чугунова, 1946; Азизова, 1962; Георгиев, 1966; Ульман, 1970). Часто особи песочника, особенно сеголетки, зарываются в песок, выставляя лишь глаза и рыло.

Песочник — наиболее эвригалинный вид среди всех бычков. Обитая, в основном, в водоемах с соленостью от 0 до 10–13‰, изредка 20,5 (в кубанских лиманах) он может переносить и заметно более высокую соленость. В Каспийском море отмечен при солёности до 46‰ (южная часть залива Кайдак) (Световидов, 1937; Ильин, 1938; Расс, 1939). Верхняя граница солености для выживания икры при температуре воды 27°C — 29‰ (Халдинова, 1951). Как и все бычки, песочник избегает мутной воды (Троицкий, Цуникова, 1983).

В Северном Каспии песочник — наиболее распространенный вид бычков. Особенно много его против западных рукавов дельты Волги, а также в Приуральском районе и некоторых районах западного побережья Среднего и Южного Каспия (Рагимов, 1966; Рагимов, 1981). Этот вид заметно более реофилен, чем кругляк, поэтому повсеместно в ареале обычен в реках.

Песочник — сравнительно крупный бычок. Его максимальная длина достигает 200 мм и максимальная масса 100 г, но обычно в пресных водах, соответственно, не более 100–160 мм и 20–30 г. Темп роста в разных популяциях существенно различается, завися, в первую очередь, от кормовой базы водоема (Трифонов, 1955; Билько, 1965; Баймов, 1966; Троицкий, Цуникова, 1983). В целом, рост происходит несколько быстрее, чем у кругляка (Трифонов, 1955).

Самцы крупнее самок, длина которых обычно не более 135–140 мм (Ильин, 1927; Трифонов, 1955; Баймов, 1966; Георгиев, 1966; Рагимов, 1966). Продолжительность жизни до 5 лет (Ульман, 1970; Казанчеев, 1981; Емтыль, 1997), обычно 3–4 года. В Азовском море и кубанских лиманах преобладают особи двухлетнего возраста (Трифонов, 1955; Азизова, 1969; Троицкий, Цуникова, 1988), в Северном Каспии — трехлетнего (Шамов, 1981). Самцы преобладают во всех возрастных группах (Ульман, 1970). Половая зрелость наступает в возрасте 1+ (на втором году жизни) при длине самки от 32 мм, самца от 40 мм (Ильин, 1949; Шамов, 1981; Троицкий, Цуникова, 1983; Долгий, 1993; Емтыль, 1997).

Данные по плодовитости в литературе весьма варьируют, что, возможно, объясняется разными методиками подсчета икринок. Указывают абсолютную плодовитость 121–2800 икринок, в среднем 348–1410 (Родионова, 1937; Ильин, 1949; Трифонов, 1955; Савваитова, 1959; Рагимов, 1966; Баймов, 1966; Билько, 1968а, 1968б; Калинина, 1976; Эланидзе, 1983; Троицкий, Цуникова, 1983)

Песочник размножается как в пресной, так и в сильно осолоненной воде. Так, развивающаяся икра, личинки и мальки были найдены в авандельте Волги, в районе острова Тюленьего, на подходах к Мертвому Култуку (Казакова, 1951; Коблицкая, 1966, 1981). Нерест в большинстве водоемов растянут с апреля по сентябрь. Разгар в мае–июне при температуре воды 13–20°C (Родионова, 1937; Виноградов, 1948а, 1948б, 1949; Ильин, 1949; Трифонов, 1955; Георгиев, 1966; Билько, 1968а). В Аральском море нерест наблюдался при более высоких температурах — 15–27°C. Глубина в зоне нерестилищ 0,3–2 м, изредка более. Нерестилища в море находятся в узкой опресненной прибрежной зоне с песчаным дном и россыпями небольших камней (Трифонов, 1955; Виноградов, 1973). Крупные удлиненные икринки откладываются обычно на некрупные камни в прибрежной полосе. Камни обычно более мелкие, чем на нерестилищах кругляка. В том случае, когда нет камней, икра откладывается на любые твердые предметы, расположенные на каменистом или твердом песчаном дне: на сваи мостов и шлюзов, отмершую растительность, створки мидий и т.п. В Молочном лимане Азовского моря отмечены нерестилища на ракушечнике, ракушечном песке и даже на илистом дне (Янковский, 1966).

Икрометание порционное. Самка за сезон выметывает 2–3 порции икры, возможно, больше. Самец участвует в нересте с несколькими самками. Количество икры в кладках весьма варьирует, от 150 до 2600, и даже до 6000 штук (Билько, 1968а; Ульман, 1970). Самец устраивает гнездо в виде норки под камнями или другими упомянутыми предметами, а самка, заходя в гнездо, приклеивает икру на потолок в виде однослойной лепешки. В одно гнездо могут отложить икру до 4 самок. Кладка всегда охраняется самцом. Есть данные, что песочник-самец охраняет кладку более активно, нежели кругляк (Билько, 1971). Он нападает на всех “врагов”, приближающихся к гнезду, от которого его трудно отогнать. Самец возвращается к гнезду даже после того, как его на некоторое время удерживали под водой далеко от гнезда. Интересно, что песочник активно ищет и узнает “свой” камень с кладкой икры, даже если камень перенести на расстояние до 1,5 м. Если при передвижениях камня, например, в прибойной зоне или в эксперименте, он располагается на новом месте кладкой вниз, то песочник начинает активно рыть

новую ямку под кладкой, чтобы ее не раздавило и она омывалась водой (Білько, 1971). Продолжительность инкубации достигает 14—16 дней. Молодь выклеывается при длине 6,5–7,8 мм, держится на дне и сразу переходит на активное питание (Дмитриева, 1966, 1968). В водоёмах Белоруссии на развитие икры требуется 322–380 градусодней (Гулюгин, 2001).

Песочник — типичный эврифаг с весьма широким и изменчивым спектром питания, который включает, в первую очередь, ракообразных (бокоплавов, мизид, кумовых), червей, личинки хирономид, моллюсков и рыбу (Киналев, 1937; Андрияшев, Арнольди, 1945; Ильин, 1949; Шорыгин, 1952; Цихон-Луканина, 1959; Vngrescu, 1957; Таранавський, 1960; Таран, 1964; Страутман, 1972; Троицкий, Цуникова, 1983). В разных водоемах, в зависимости от относительного обилия кормовых организмов, могут преобладать моллюски (*Monodacna*, *Syndesmya*), личинки хирономид, черви (*Hediste*), зоопланктон или рыба (Родионова, 1937; Шорыгин, 1939; Азизова, Алигаджиев, 1964; Баймов, 1966, 1970; Рагимов, 1966; Ульман, 1970; Петрусенко, Смирнов, 1984; Стритинская, Степанова, 2000; Гулюгин, 2001). Наибольшая степень сходства пищевых спектров, 69,3%, наблюдается у песочника и гонца (Страутман, 1973).

Филогенетически песочник наиболее близкий к кругляку вид, обладающий также рядом сходных экологических особенностей. Так, многопорционность и продолжительность нерестового периода свойственна песочнику в той же степени, что и кругляку. Однако, за исключением периода пика численности кругляка в Азовском море, во всех водоемах, где совместно присутствуют эти виды, песочник сравнительно более многочислен. Вероятная причина этого в том, что песочник менее требователен к наличию в качестве нерестового каменистого или ракушечного субстрата и легче переключается на мелкую гальку, плотный песок, глину, корни растений. Кроме того, у разных популяций песочника в сравнении со строгим моллюскофагом кругляком при близком качественном составе объектов питания с последним часто происходит смена доминирующих компонентов — от ракообразных до рыбы, при достаточно высоком уровне потребления других объектов (личинки насекомых, черви и др.). В гораздо большей степени, чем кругляку, песочнику свойственно обитание в водоемах с выраженным течением. В целом, на наш взгляд, песочник обладает наиболее выраженным инвазионным потенциалом среди всех проанализированных бычков.

***Neogobius gorlap*, каспийский бычок-головач**, распространен повсеместно в Каспийском море, низовьях Волги до Астрахани, мелких речках Дагестана, Азербайджана и Северного Ирана, в Куре до Мингечаура, озерах Нижнего Терека, оз. Ясхан, низовьях Урала. В Северном Каспии бычок-головач сравнительно редок, как и вблизи западных и восточных берегов Среднего и Южного Каспия, где, за исключением Апшеронского района, его сравнительно мало. В середине 1950-х гг. этот вид был случайно интродуцирован в Аральское море, но массового распространения не получил (Дорошев, 1964). За пределами естественного ареала в бассейне Каспийского моря головач был впервые обнаружен в 1977 г. в Волгоградском водохранилище (Гавлена, 1977). В 1982 г. был отмечен в Саратовском водохранилище (Козловская, 1997) и выше (Слынько и др., 2000). Попал через Волго-Донс-

кой канал в Цимлянское водохранилище, в котором уже к 1972 г. был широко распространен (Болдырев, 2002). Возможно именно этот вид, неверно определённый как кавказский речной бычок, был отмечен в 1957 г. в бассейне Северского Донца в Нижнем Дону (Троицкий, 1961). В результате экспедиционных работ 2002 г. было выявлено, что в настоящее время каспийский головач широко распространился вниз от Цимлянского водохранилища. Он был найден в Северском Донце, в Дону у станции Кочетковской и у г. Семикаракорска, в Аксае и в дельте.

Предпочитаемые биотопы известны недостаточно. Есть сведения, что каспийский бычок-головач обитает на каменистых и ракушечно-песчаных грунтах олигогалинной и мезогалинной зоны, часто зарывается под камни (Чугунова, 1946; Азизова, 1962; Рагимов, 1976). В море держится в береговой части, обычно до 5–7-метровой изобаты, глубже 10–15 м встречается редко (Рагимов, 1976, 1977, 2001).

Самый крупный из волжских бычков, достигает длины 220–250 мм и массы 200 г (Гаибова, 1952; Рагимов, 1966). Продолжительность жизни до 3 лет.

По аналогии с близким видом *N. kessleri* можно предположить, что самки достигают половой зрелости при длине 50–55 мм, самцы — при 55–60 мм на втором и третьем году жизни.

Нерест в апреле–июле на каменисто-галечных грунтах прибрежной зоны моря или в протоках и на полях в дельтах рек. Плодовитость до 16000, в среднем 1300–6900 икринок (Азизова, 1962; Рагимов, 1968, 2001). Икра откладывается не более чем двумя порциями на различные предметы, находящиеся на дне (камни, раковины моллюсков), а также в углубления и норки. Нерестится, возможно, не более 2 раз в жизни. Достоверных данных о том, как происходит нерест и охраняется кладка, нет.

Каспийский бычок головач питается преимущественно рыбой, в том числе и бычками, в меньшей степени ракообразными и моллюсками (Гаибова, 1952; Рагимов, 1966; Гаибова, Рагимов, 1970).

Недостаточные данные не позволяют в полной мере оценить особенности образа жизни этого вида, но факт быстрого расширения его ареала в бассейне Волги и Дона позволяет констатировать наличие определенного инвазионного потенциала при расселении в пресноводных водоемах, в том числе, с выраженным течением. Это связано, возможно, прежде всего, со сравнительно крупными размерами и хищным питанием.

***Neogobius gymnotrachelus*, бычок-гонец.** Каспийский бычок-гонец, *N. gymnotrachelus macropthalmus*, населяет олигогалинную и мезогалинную зоны моря, в реках отсутствует. Этот бычок — типичный обитатель авандельты Волги. В условиях повышения уровня моря в 80-е годы XX века стал встречаться единичными экземплярами и в нижней зоне, а также выше по Волге в верховьях дельты (Коблицкая и др., 1991). Азовско-черноморский гонец, *N. gymnotrachelus gymnotrachelus*, обитает преимущественно в опресненных лиманах, прибрежных озерах и реках бассейна Черного и Азовского морей. Традиционно считается, что гонец населял преимущественно низовья рек, а в последние годы поднимается выше, заселяя реки и водохранилища: Днепр до Белоруссии, Днестр с притоками, Дунай до Бухареста и выше, Камчию, реки Турции, Риони. В случае многих речных систем различить естественный ареал и область инвазии затруднительно из-за отсутствия достоверных данных об историческом распространении гонца. Хорошо документировано

продвижение гонца по Дунаю (Hegedis et al., 1991; Kautman, 2001) и появление его в Верхнем Дунае у Вены (2000 км от устья) (Ahnelt et al., 2001). С 1996 г. он зарегистрирован в Висле, куда проник по каналу из Днепра (Danilkiewicz, 1996). В бассейне Дона черноморско-азовский гонец отмечался в Нижнем Дону (Троицкий, Цуникова, 1988), у станицы Аксайской (Сыроватский, 1946), хуторов Шмат и Арпачин (наши данные), и в бассейне Северского Донца (Солодовников, 1924; Короткий, Харитонов, 1958). В Цимлянском водохранилище, как и *N. gorlap*, гонец зарегистрирован с 1972 г. (Дронов и др., 1972), и через Волго-Донской судоходный канал проник в волжский бассейн, где отмечен в Волгоградском водохранилище (Болдырев, 2002). Велика вероятность присутствия в Волге ниже Волгоградской ГЭС именно черноморско-азовского, а не каспийского, гонца.

Гонец обитает главным образом в пресных водах, но проникает и в смежные солоноватоводные участки моря и лиманы, причем только в сильно опресненные. В Азово-Черноморском бассейне населяет пресноводную и олигогалинную зону (от 0–0,5 до 1,5–2,0, редко до 3,0–5,0‰) (Амброз, 1956; Смирнов, 1986). Однако зафиксирован случай поимки молодого экземпляра гонца при солености 15,5‰ (Ильин, 1927).

Гонец обычно держится на небольшой глубине — 2–5 м, однако в море встречался на глубине до 16 м, в частности около Тендровской косы (Зубович, 1925; Ильин, 1927).

Гонец предпочитает нетвердые грунты, обычно держится на илистых грунтах, на иле с ракушечником, на илисто-песчаных, реже песчаных грунтах, иногда встречается на песчано-каменистом грунте или среди водорослевых зарослей (Ильин, 1927; Георгиев, 1966; Калинина, 1976; Смирнов, 1986). Приуроченность к илисто-ракушечниковым грунтам обуславливает обитание на относительно глубоких (2–4 м) прирусловых участках. Предпочитает умеренное течение (менее 1 м/с) и чистую прозрачную воду (Смирнов, 1986).

Относительная численность гонца небольшая. Так, в лиманах северо-западной части Чёрного моря среди бычковых она составляет от 2,6 до 14% (Смирнов, 1986; Пинчук, 1968), в Нижнем Дону — 0,14%, в Цимлянском и Волгоградском водохранилищах, соответственно, 3,4 и 0,8% (Болдырев, 2002; наши данные) общей численности рыб.

Гонец — бычок среднего размера, его максимальная длина до 150–160 мм (Ильин, 1927; Дренски, 1951). Каспийский подвид может достигать 260 мм, но обычно средние размеры 7–13 см (Казанчеев, 1981). Шамов (1981) полагает, что основная масса рыб живет только полтора года. По данным Ульмана (1970), доживает до 4–5 лет. Самцы преобладают во всех возрастных группах (Ульман, 1970). Половой зрелости достигает на втором году жизни при длине 7–13 см.

Нерестовый период в черноморско-азовском бассейне с начала апреля по июнь, возможно, несколько дольше (Зубович, 1925; Бурнашев и др., 1955; Георгиев, 1966; Ульман, 1970).

Нерест происходит в широком диапазоне температур, от 6,0 до 22°C (Зубович, 1925; Ульман, 1970). Места нереста находятся в прибрежном мелководье на песчаном, илисто-песчаном твердом или илистом дне с россыпями камней, круп-

ного ракушечника или зарослями макрофитов. Нерестовым субстратом служит нижняя или боковая поверхность камней или же внутренняя гладкая поверхность пустых раковин двустворчатых моллюсков. Под ними самец устраивает свое “гнездо”. Изредка икра откладывается на растительность (Бурнашев и др., 1955). Икра откладывается на потолок или стенки “гнезда”, устроенного под упомянутыми предметами или же прямо в створки моллюсков (Георгиев, 1966). Абсолютная плодовитость самок длиной 30–110 мм изменяется от 153 до 1046 икринок (Пинчук, 1968; Ульман, 1970; Рагимов, 1986; Смирнов, 1986). Абсолютная плодовитость самки из Азовского моря длиной 130 мм и массой 32 г составила 1,5–2,0 тыс. икринок (Зубович, 1925). Икра откладывается двумя или тремя порциями с интервалом до трех недель (Ульман, 1970).

Гонец — типичный бентофаг-эврифаг. Он потребляет моллюсков, разнообразных ракообразных, полихет, личинок и куколок насекомых, икру и молодь рыб, статобласты Vguzoa, детрит, причем соотношение компонентов в пище может существенно варьировать в зависимости от возраста и пола, сезона года, и экологических особенностей водоема (Ульман, 1970; Страутман, 1972; Петрусенко, Смирнов, 1984; Vgngrescu, 1957; наши данные).

Строгая приуроченность к илисто-ракушечниковым грунтам, умеренная реофильность и эврифагия делают инвазию гонца наиболее вероятной в крупных равнинных реках, что и доказывается его быстрым расселением в Висле.

***N. kessleri*, бычок-головач**, распространенный в бассейне северо-западной части Черного моря, за пределами естественного ареала отмечен в верховьях Дуная в Австрии с 1994 года, в Германии с 1999, и в Словении с 2000 (Zweimüller et al., 1996, 2000; Ahnelt et al., 1998; Wiesner et al., 2000). Есть указания, что в 1980-е годы этот вид появился в трех верхнеднепровских водохранилищах (Плигин, 1989).

Черноморский головач населяет пресные воды и олигогалинную зону моря с соленостью воды от 0 до 1,5–2,0 (изредка до 3,0)‰. Основные местообитания этого вида — низовья рек, эстуарии, в меньшей мере более высокие по течению участки рек, водоемы-спутники основного русла низовьев рек, речные (проточные) лиманы. В море этот вид выходит за пределы лиманов только спорадически (Смирнов, 1986). Миграции у него не отмечены. Известно лишь, что для нереста головач выходит на мелководья с россыпями камней, а для зимовки откочевывает в более глубокие участки с нетвердым дном.

Головач является сравнительно реофильной рыбой и часто встречается в реках с довольно заметным течением, не избегая при этом участков с большой мутностью воды (Смирнов, 1986), чем отличается от других бычков. Например, в низовье Дуная он реже отмечался около берега, чем на фарватере при скорости течения до 1 м/с (Vgngrescu, 1964). В дельте Дуная чаще всего встречался в речных устьях, несколько реже в ериках и небольших заливах, значительно реже на предустьевых мелях, однако не встречался в больших заливах — кутах и поймах (Ляшенко, 1952).

По одним данным, головач держится на каменистых (Световидов, 1964), по другим — на илистых и глинистых и лишь изредка на песчаных прибрежных грунтах (Vgngrescu, 1964). В дельте Днестра головач держится среди негустых тростниковых зарослей, а в Днестровском лимане — на плотных грунтах (Страутман, 1972).

Относительная численность головача на фоне других видов бычков небольшая. Так, в Днепровско-Бугском лимане в промысловых уловах он шел за кругляком, песочником, кнутом, ширманом, составляя 1,7% общей численности бычков (Павлов, 1964).

Наибольшая длина тела головача 180–220 мм (Ильин, 1927; Берг, 1949; Дренски, 1951; Георгиев, 1966; Stastenenko, 1939). Продолжительность жизни, по-видимому, до 4–5 лет. Самцы преобладают во всех возрастных группах (Ульман, 1970). Головач становится половозрелым на втором году жизни при достижении длины 80–90 мм, обычные размеры производителей 120–200 мм (Бурнашев и др., 1955; Vrnigrescu, 1964; Замбриборщ, 1968; Калинина, 1976).

Нерест в апреле–мае. Места нереста находятся в прибрежном мелководье с умеренно уплотненным каменистым или песчаным грунтом с примесью ракушечника. Нерестовым субстратом служит нижняя поверхность камня или других твердых предметов, а также гладкая поверхность пустых раковин двустворчатых моллюсков (Калинина, 1976). Для этого вида бычков указывают единовременный нерест (Ульман, 1970). Диапазон нерестовых температур 13–18°C (Ульман, 1970). Есть указания, что икра также откладывается на плотный каменистый или песчаный грунт (Бурнашев и др., 1955). Плодовитость составляет 150–1500 икринок (Калинина, 1976). Данных об охране гнезда самцами в литературе нет.

Питается преимущественно мелкими рыбами (преимущественно видами семейства бычковых), а также икрой рыб, моллюсками, ракообразными, личинками насекомых, червями (Вогсеа, 1934; Бурнашев и др., 1955; Vrnigrescu, 1957; Страутман, 1972, 1973). При явно выраженном хищничестве, может полностью переходить на другие объекты. Так, в Каховском водохранилище в пище преобладают мизиды (Ульман, 1970). Кроме того, ракообразные играют наибольшую роль в питании особей длиной 90–110 мм.

Отмечают (Смирнов, 1986) изменчивость характера питания головача по сезонам года. Весной главным компонентом пищи являются рыбы (мелкие бычки), менее значимым — ракообразные и моллюски. Летом происходит полный переход на питание рыбой, значение которой достигает 96,8% по частоте встречаемости и 92,7% по массе. Осенью значение рыбы несколько снижается (до 88 и 84% соответственно), а ракообразных — несколько повышается.

Степень сходства пищевых спектров головача и ширмана весьма значительна — 82,6% (Страутман, 1973). Оба эти вида могут быть отнесены к категории крупных хищных бычков, но головач в гораздо большей степени приурочен к пресной воде и рекам.

***N. melanostomus*, бычок-кругляк**, был широко распространен в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей, но выше низовий рек обычно не поднимался. Наряду с другими видами бычков в конце 1950-х годов был случайно завезен в Аральское море в ходе акклиматизации кефалей из Каспия, где и прижился, но в отличие от бубыря и песочника, массового развития в Арале с соленостью 10–14‰, не получил (Коновалов, 1959; Маркова, 1962; Дорошев, 1964). В числе немногих видов аральской ихтиофауны этот бычок выжил в сохранившейся к концу 1980-х гг. сильно осолоненной части Арала (Москалькова, 1996), однако к настоя-

щему времени там уже не встречается. Раньше этот вид в Волге выше Сарепты (Кесслер, 1874) не поднимался. В 1968 г. он был отмечен в Куйбышевском водохранилище (Гавлена, 1970, 1971; Шаронов, 1971), Саратовском (Гавлена, 1971), затем появился в других водохранилищах Волжского каскада вверх до Рыбинского (Яковлев и др., 2001). Кругляк также расширил свой ареал по течению Днепра, Днестра, Южного Буга. В середине 1980-х гг. он появился в Москве-реке и в настоящее время успешно размножается в черте города (Цепкин и др., 1992; Соколов и др., 1994). С балластными водами кругляк попал в Гданьский залив Балтийского моря (впервые обнаружен в 1990 г. у Хельской косы), где широко расселился (Skoga, Stolarski, 1993; Skoga, 1996; Skoga, Rzeznik, 2001). Стал обычен в России у берегов Калининградской области. Предполагают, что следует ожидать его распространения и в пресноводные водоемы, прежде всего, в реки, впадающие в Вислинский залив (Тылик, 2003). Кругляк натурализовался и расселился чрезвычайно широко во всех пяти Североамериканских Великих озерах и некоторых их притоках, а также в ряде рек штатов Мичиган и Онтарио и в Чикагском канале (Chicago Sanitary and Shipping Canal) в направлении реки Миссисипи (Jude et al., 1992; Charlebois et al., 1997; Charlebois et al., 2001; http://nas.er.usgs.gov/fishes/images/goby_map.gif). В целом, он стал наиболее многочисленной придонной рыбой Великих озер (Jude, 1997, 2001).

Кругляк — донный вид, предпочитающий солоноватоводные прибрежные участки моря с ракушечно-песчаными грунтами и глубинами от 3–5 м до 10–15 м, но обитает также в реках, водохранилищах и озерах (Гудимович, 1946; Майский, 1951, 1960 и др.; Трифионов, 1955; Ульман, 1970). В Азовском море в период нагула распределение кругляка совпадало с распределением его главных кормовых объектов — моллюсков (*Mytilaster*, *Abra*), червей (*Hediste*) и др. (Костюченко, 1955, 1958, 1960, 1964). Зимой он держится вдали от берегов. В средней части Азовского моря встречался редко (Гудимович, 1946; Майский, 1951; Трифионов, 1955), но после зарегулирования стока Дона появился и в центральных, наиболее глубоких частях моря (Костюченко, 1955, 1969).

Предпочитает твердые грунты — ракушечник, камни, гальку, но обитает и на ракушечно-песчаном и песчаном дне, редко отмечался и на илистом (Расс, 1949; Азизова, 1962; Сказкина, 1966; Рагимов, 1968, 1981). В Каспийском море кругляка также отмечали в зарослях зостеры (Чугунова, 1946; Ильин, 1949). Обычен в водоемах, где на дне есть техногенные насыпи камней. На участках с быстрым течением и чисто песчаным дном или, наоборот, с сильно заиленным дном кругляк не встречается (Бабенко, 1961; Бабенко, Полищук, 1964; Волков, 1971). Приуроченность к грунтам была детально изучена для кругляка в Великих озерах (Ray, Corcum, 2001). Было показано, что взрослые особи доминируют на каменистом субстрате, тогда как ювенильные особи более многочисленны на песчаном грунте. Возможно, взрослые бычки вытесняют молодых из предпочитаемых биотопов, что служит одним из механизмов расселения в новые местообитания.

В период пика численности в Азовском море кругляк был распространен в биоценозах слабоилистых и твердых грунтов с благоприятным газовым режимом. В состав этих биоценозов входят кормовые для кругляка моллюски *Cardium*, *Corbulomya*, *Mytilaster*. Кругляк был наиболее широко распространен в периоды,

когда площади, занятые биоценозами *Cardium* и биоценозы твердых грунтов достигали максимальной величины (Костюченко, 1969). Важно также наличие моллюсков *Cerastoderma lamarcki* Reeve, 1844; *Abra ovata* (Philippi, 1893); *Hydrobia salinasii* (Arada et Calcara, 1843), которые имеют мелкие размеры и доступны для кругляка как корм. Между продуктивностью моллюсков размерами до 8 мм, которыми питается кругляк, и его численностью в Азовском море найдена прямая пропорциональная зависимость с коэффициентом корреляции 0,81 (Некрасова, Ковтун, 1976). Основной причиной резкого снижения численности бычков вообще, и кругляка в частности, в Азовском море в последней четверти прошлого века считалось сокращение нерестовых площадей из-за заиления грунтов (Михайлов, 2001 и др.), а также повышение солености. Показано (Кольвах, 1998), что нерестовые площади кругляка имели максимальные размеры (располагались практически по всему морю) до 1965 г., когда соленость моря не превышала 10–12‰, и сократились при повышении солености до 13,5‰ в 1971–76 гг. (основные нерестовые концентрации кругляка отмечались лишь в узкой прибрежной зоне северо-восточного района моря и в западной части Таганрогского залива) (Костюченко, 1964; Ковтун, 1978). В настоящее время при возросшем речном стоке и, соответственно, уменьшении площади заиленных грунтов и понижении солености, численность кругляка в Азовском море снова возрастает.

Еще до начала бурной инвазии кругляка было показано (Расс, 1939), что кругляк выдерживает изменение солености от 0 до 40,5‰. В Мраморном море этот вид найден на участках с соленостью воды до 24‰ (Калинина, 1976), а в некоторых сильно осолоненных лиманах — до 37‰ (Ращеперин, 1967). Но обычно в Черном море он встречается при солености воды не выше 18‰ (Виноградов, Ткачева, 1950), в Азовском — до 13–14‰ (Зенкевич, 1963). Возможно, распространение кругляка являет собой пример известного факта заселения солоноватоводной эстуарной фауны соленых и пересоленных водоемов, что связано с особенностями осморегуляции (см. обзор: Хлебович, 1962). В целом, в естественном ареале кругляк тяготеет к умеренно солоноватым водам морей и эстуариев и только в незначительной мере к пресным текучим водам. Было экспериментально установлено, что эмбриональное развитие этого вида протекает нормально при солености от 4,2 до 19,5‰ (Меньшикова, 1954). В наибольшем количестве кругляк представлен лишь в опресненных речными водами частях моря, где образует наиболее массовые популяции из всех видов семейства бычковых. Так, в Днепровско-Бугском лимане в 1962 г. кругляк составлял почти половину всех вылавливавшихся бычковых (Билько, 1965). В южной части Азовского моря в годы его заметного опреснения относительное количество кругляка превышало 3 тыс. экз. на 1 га площади моря (Ильин, 1949).

Кругляк предпочитает те участки моря, где содержание кислорода составляет не менее 60% (Сказкина, 1966). Величина пороговой концентрации кислорода низкая, 0,3 до 0,9 мл/л, т.е. приблизительно такой же величины, как и у пресноводных рыб из стоячих или слабопроточных водоемов, живущих в условиях дефицита кислорода (Сказкина, 1964). Кроме того, у него довольно высокая способность к кожному дыханию — от общего дыхания оно составляет в среднем 13% (от 4,4 до 23%) (Шульман и др., 1957).

Кругляк является практически эвритермным видом. Диапазон температур воды, при которых он обитает, имеет пределы от -1°C до $+30^{\circ}\text{C}$, хотя при температуре ниже $+6^{\circ}\text{C}$ он становится малоактивным (Ильин, 1949; Ращеперин, 1967; Калинина, 1976).

В море кругляк, по сравнению с другими бычками, совершает более протяженные миграции и способен обитать на значительных глубинах. Во время нереста он держится у берега на глубине 0,2–0,5 м, к зиме мигрирует на глубину 10–20 м в Черном и Азовском морях (Ильин, 1949; Георгиев, 1966; Костюченко, 1969) и до 60–70 м и более в Каспийском (Рагимов, 1991). Напротив, для кругляка из Великих озер была показана высокая степень оседлости. Отдельные особи имеют собственные участки, средняя величина которых, $5 \pm 1,2 \text{ м}^2$, была определена специальными наблюдениями в естественных местообитаниях в Великих озерах (Ray, Cogsum, 2001).

Кругляк — крупный бычок. Его максимальная длина 250 мм и масса 180 г (данные для Черного моря) (Берг, 1949). Для кругляка Каспийского моря указывают длину до 200 мм и массу 100 г (Рагимов, 1966). В Азовском море максимальная длина 132–200 мм (Трифонов, 1955; Тарнавский, 1960; Костюченко, 1964). Самки в среднем мельче самцов.

Темп роста весьма варьирует в зависимости от водоема и условий среды. Так, в Азовском море средняя длина кругляка в возрасте 3+ в 50-е гг. прошлого века была 126 мм (Трифонов, 1955), в период с 1971 по 1980 год — 123 мм, в период с 1981 по 1987 год — 100 мм, а в период с 1988 по 1991 гг. — 97 мм (Кольвах, 1998). В Каховском водохранилище особи в возрасте 3+ имели длину 140 мм (Ульман, 1970). В Каспийском море популяции Северного и Среднего Каспия существенно различаются не только темпом роста, но и возрастом полового созревания и количеством возрастных групп. Так, средний размер кругляка в Северном Каспии в возрасте 1+ — 60,4 мм, 2+ — 83,0 мм, а в Среднем, соответственно, 95,7 и 129,4 мм. Это дало основания считать бычка-кругляка, обитающего в различных районах Каспийского моря, за отдельные экологические расы (Азизова, 1962, 1969).

Максимальный возраст, указываемый разными исследователями для кругляка Каспийского моря, существенно варьирует: 2+ (Чугунова, 1946; Шапов, 1981), 4+ (Гаибова, 1952), 5+ (Азизова, 1969); для кругляка Азовского моря — 3+ (Трифонов, 1955), 4+ и редко 5+ (Костюченко, 1961). Для кругляка из Москва-реки указывают 4+ (Щепкин и др., 1992).

Половой зрелости часть самок достигает на втором году жизни, большая часть самок и самцы — на третьем (Трифонов, 1949, 1955; Костюченко, 1961, 1964). Имеются данные, что некоторые особи могут созревать в конце первого года жизни (в возрасте 9–11 месяцев) при длине 55–60 мм (Майский, 1938; Трифонов, 1955; Ращеперин, 1967).

Нерестится с апреля по август в Азовском море и до сентября в Каспийском море при диапазоне температур $10\text{--}30^{\circ}\text{C}$ (Ильин, 1949; Гаибова, 1952). Нерест в Москва-реке начинается в начале июня (Щепкин и др., 1992). Размножение характеризуется асинхронным типом вителлогенеза и многопорционным икротетанием (до 5–6 порций за сезон с перерывом в 17–20 дней) (Ращеперин, 1967; Куликова, Фандеева, 1975). Растянность нереста обеспечивается не только этими особеннос-

тями, но и разными сроками вступления в нерест разновозрастных и разноразмерных самок, что позволяет молодежи лучше использовать кормовые ресурсы водоема.

Нерестилища кругляка в море и в речных лиманах размещаются в прибрежной полосе бухт и заливов с умеренным прибоем на отмелях с глубиной 0,2–3 м (редко до 6–8 м) на твердом грунте с достаточным количеством мелких и крупных камней или других отдельных предметов на дне (Москвин, 1940; Меньшикова, 1954; Костюченко, 1958; Майский, 1960; Световидов, 1964; Билько, 1965, 1968б; Ращеперин, 1967; Калинина, 1976; Виноградов, 1973). В Азовском море нерестилища кругляка находятся в основном около северо- и юго-западных берегов в 3–5-километровой полосе и частью в открытом море на отмелях (Ильин, 1949; Ращеперин, 1967), причем в районе северо-западного побережья Керченского пролива нерестилища размещаются на каменистых россыпях и скалистых выступах, а в северо-западной части Азовского моря — на ракушечнике, ракушечниковом песке и даже на илистом дне. В Молочном лимане, где дно преимущественно илистое, кругляк скапливается для нереста главным образом около берега, на узких участках, покрытых песком (Янковский, 1966). Нерестилища пресноводных популяций кругляка находятся в реках и водохранилищах на участках, обеспечивающих наличие нерестового субстрата. В пределах естественного ареала нерестилища кругляка известны в Среднем Днестре (Kessler, 1857; Сластененко, 1929), Днепре (Бабенко, Полищук, 1964), а также в низовьях этих и других рек Черноморского бассейна (Калинина, 1976). Нерестовым субстратом кругляку служат разные небольшие твердые предметы с более или менее уплощенной нижней поверхностью. Чаще это камни разного размера, спаянный ракушечник, иногда толстые стебли растений, просто расщелины скалистых выступов дна, а при недостатке естественного нерестового субстрата битая черепица, кирпич, консервные банки, куски металлических и деревянных конструкций.

После постройки гнезда самец начинает “исполнять нерестовые песни”. Вначале эти звуки напоминают слабое кваканье, которое позже переходит в резкие звуки — скрипение или верещание. Самки подплывают к гнезду и собираются перед входом в него. Движение к гнезду начинается через 2–3 минуты после начала “пения”, которое слышимо на расстоянии до 4–5 метров. Перед входом в гнездо свою готовность к нересту самка подтверждает коротким сигналом (“писком”) (Щербуха, 1987). В одно гнездо икра откладывается несколькими самками и в течение всего периода развития охраняется самцом, который движением грудных плавников освежает в нем воду и отгоняет других рыб (Ильин, 1949; Георгиев, 1966). В процессе охраны кладки икры самец становится все более агрессивным в защите гнезда и прилегающей к нему территории. Каждый движущийся предмет, который приближается к гнезду на расстояние 15–20 см, вызывает у него комплексную оборонительную реакцию. Сначала самец принимает угрожающую позу с демонстрацией пугающей окраски своих плавников и необычной формы головы с раздутыми жаберными крышками и издает угрожающие звуки низкого тона, похожие на рычание. При дальнейшем приближении постороннего объекта самец выскакивает из гнезда и, захватив в рот гальку или ил, выплевывает их в пришельца. Если последний не отступает сразу, самец стремительно бросается на него. Молодь крабов,

мелких рыб, ракообразных и других животных небольших размеров он просто глотает и снова возвращается к гнезду. На приближение крупных объектов самец отвечает частыми выпадами, ударами рылом и хвостом. При этом его не останавливают значительные размеры объектов, которыми могут быть и большая рыба (судак, бычок-кнут и пр.) и даже человек-аквалангист. Только если объект перестает приближаться или удаляется, у самца вслед за этим исчезает оборонительная реакция. Очень активно самец реагирует на приближение других самцов своего вида. Воздействие оборонительных средств самца особенно эффективно, когда они используются в комплексе (звук и поза угрозы, движение и укус). Угрожающий звук самца воспринимается на расстоянии до 1,0–1,5 м. Это способствует более рациональному размещению гнезд на нерестилище, не допускающему их чрезмерной сгущенности, вредной для сохранения популяции в целом (Протасов, 1965; Протасов и др., 1965; Ращеперин, 1967; Смирнов, 1986).

Большей эффективностью охраны гнезд кругляком, в сравнении с песочником, можно объяснить то, что, по наблюдению Г.П. Трифонова (1955), на основных нерестилищах последнего кладки икры кругляка обычны. На основных же нерестилищах кругляка песочник никогда не отмечается.

В Азовском море при наличии необходимого комплекса условий число порций икры за сезон достигает 5–6. Интервалы между порциями в начале сезона размножения составляют 25–28 дней, в середине и конце 14–17 дней. Количество икринок в порции у самок длиной 85–90 мм 500–660 штук (Куликова, Фандеева, 1975), у самок длиной 83–116 мм — 930–1756 (Ращеперин, 1967), у самок длиной 100–110 мм — 1293–1742 (в среднем 1670) (Ткаченко, 1980). По другим данным, количество порций при естественном нересте не превышает трех, но может достигать шести в созданных искусственно благоприятных условиях (Михман, 1963; Ковтун, 1977, 1978). Созревание очередной порции икры зависит от условий жизни самки и, прежде всего, от обеспеченности пищей в преднерестовый и нерестовый период, а также длительности вегетационного периода (Ковтун, 1977, 1978; Ткаченко, 1980). Для Великих озер имеются сведения о трехкратном нересте самок и том, что самец нерестится раз в жизни при достижении крупных размеров и возраста около трех лет, не питается при охране гнезда и, возможно, затем погибает (Charlebois et al, 1997; MacInnis, Corcum, 2000).

Индивидуальную плодовитость кругляка расчётным методом установить весьма трудно, так как у рыб с непрерывным типом созревания в формировании индивидуальной плодовитости участвуют резервные ооциты в течение всего нерестового периода (Овен, 1976). Большинство работ, содержащих данные по плодовитости кругляка и других видов бычков (Родионова, 1937; Москвин, 1940; Гудимович, 1946; Виноградов, 1948а, 1948б, 1949; Ильин, 1949; Виноградов, Ткачёва, 1950; Гаибова, 1952; Бурнашев и др., 1955; Трифонов, 1955; Михман, 1963; Костюченко, 1964; Рагимов, 1966, 1968; Билько, 1968а; Ульман, 1970; Ковтун, 1977; Казанчеев, 1981), этого не учитывают.

Инкубационный период длится при температуре воды 19–26°C 14–20 суток; при 15–18°C — 12–14 суток (Калинина, 1976). На следующий день после вылупления мальки кругляка ловят науплиусов и циклопов. Опытным путем установлено,

что при отсутствии корма вылупившиеся мальки могут обходиться без пищи около 20 суток, после чего, начав питаться, сохраняют свою жизнеспособность (Битюкова и др., 1980). Уже при длине 7–11 мм мальки кругляка поедают не только планктон, но и мелкий бентос (Рейх, 1969).

У бычка-кругляка четко выражена бентофагия. Спектр поедаемых кормовых организмов широк и изменяется с ростом рыбы. Он включает в себя планктонные, нектобентосные и бентосные организмы. Основную пищу мальков длиной от 15–30 мм, как и взрослых рыб, составляют моллюски (Андрияшев, Арнольди, 1945; Ильин, 1949; Костюченко, 1955, 1960), причем кругляк может поедать и прикрепленные формы организмов: моллюсков (мидий и митилястеров) и усоногих ракообразных (балянусов), откусывая их от субстрата. Может дробить большие, до 1,6 см в диаметре, раковины кардиума. У кругляка заметно увеличены челюстные зубы внешнего края, которые служат для отрывания моллюсков от субстрата, а большие верхне- и нижнеглоточные кости, несущие видоизмененные глоточные зубы, в комплексе с сильно развитыми соответствующими мышцами служат для раздавливания твердых раковин (Богачик, 1958, 1967; Лус, 1963; Богачик, Ремез, 1970; Янковский, 1970). При доминировании моллюсков в пище кругляка в разных водоемах (Шорьгин, 1939; Андрияшев, Арнольди, 1945; Гаибова, 1952; Кривошеева, 1959; Костюченко, 1960, 1964; Тарнавский, 1960; Канева-Абаджиева, Маринов, 1963; Азизова, Алигаджиев, 1964; Рагимов, 1966, 1991; Ульман, 1970; Страутман, 1972; Смирнов и др., 1970; Смирнов, 1986; Кольвах, 1998; Стритинская, Степанова, 2000), в тех случаях, когда биомасса моллюсков в определенном регионе невелика, может активно питаться ракообразными, личинками насекомых, червями, икрой, мелкой рыбой, а также водной растительностью (Гаибова, 1952; Рейх, 1969; Страутман, 1972; Цепкин и др., 1992; Евланов и др., 1998).

Полагают, что успех инвазии кругляка определен тем, что в новом ареале он способен обитать в широком диапазоне условий окружающей среды и местообитаний, отличается разнообразным спектром питания, включающем дрейссенид, большими размерами по сравнению с другими видами-бентофагами, агрессивным поведением, способностью многократно нереститься в течение всего теплого сезона, эффективной заботе о потомстве со стороны самцов, а также высоким генетическим разнообразием (Dougherty et al., 1996; Charlebois et al., 1997; MacInnis, Corkum, 2000; Dillon, Stepien, 2001; Jude, 2001; Vanderploeg et al., 2002). Как и в естественном ареале, в бассейне Великих озер самка может откладывать икру в течение весны и лета каждые 20 дней, самцы кругляка в нерестовый период очень агрессивны, активно ищут самок и охраняют гнездо с оплодотворенной икрой и личинками до их активного самостоятельного расселения (Jude, 1997, 2001). На каменистых грунтах в Великих озерах кругляк может достигать огромной численности — 19–40 экз. на 1 м² (Vanderploeg et al., 2002).

Влияние кругляка на аборигенные экосистемы Северной Америки считают весьма значительным и результаты инвазии в целом оценивают как исключительно негативные. Для понимания процесса расширения инвазии и разработки мер по ее регулированию предложен список из 41 направления исследований, включающий изучение особенностей роста, размножения и других особенностей образа жизни,

популяционной динамики, филогении и таксономии, аспекты воздействия на сообщество и экосистемы и т.д. (Charlebois et al., 2001). Было обнаружено, что кругляк негативно воздействует на аборигенного *Cottus bairdi* Girar, 1850 в озере Мичиган, поскольку является активным конкурентом в отношении сходных ресурсов окружающей среды (пищи, нерестовых площадей, мест для укрытия) (Janssen, Jude, 1996, 2001). Показано значительное совпадение пищевого спектра кругляка и более мелких бентосных рыб в реке Сент-Клер, а также потребление им икры, молоди и даже взрослых особей аборигенных рыб (French, Jude, 2001). Показано, что кругляк потребляет икру озерного осетра, икру и молодь лососевых и других местных рыб (French, Jude, 2001; Jude, 2001; Goddard, Gaden, 2002). Расселение кругляка из каменистых побережий и притоков озер Мичиган и Гурон в направлении больших глубин (до 50 м) открытой части озера повлекло за собой совпадение области его распространения с ареалами двух аборигенных видов подкаменщиков (*Cottus cognatus* Richardson, 1836 и *Myoxocephalus thompsonii* Girard, 1851) (Jude, 2001; Vanderploeg et al., 2002). Предполагают негативное влияние кругляка на нерест этих рыб из-за конкуренции за сходные нерестовые субстраты, успешную конкуренцию в отношении ограниченных пищевых ресурсов бентоса — *Diporeia* spp., которая составляет основу рациона подкаменщиков (Nalepa et al., 1998; Janssen, Jude, 2001; Vanderploeg et al., 2002), а также активное вытеснение подкаменщиков из укрытий (Dubs, Corkum, 1996). Кроме того, потребляя дрейссену, которая накапливает токсичные вещества и бактерии ботулизма типа E, кругляк стал причиной загрязнения токсичными веществами птиц и других рыб — объектов спортивного рыболовства, которые питаются кругляком, а также повышения их смертности, вызванной ботулизмом (Goddard, Gaden, 2002).

Кругляк представляет собой пример сопряженной инвазии, “invasional meltdown” (Ricciardi, 2001). Дрейссена способствует натурализации и расселению кругляка, обеспечивая основной пищевой ресурс для крупных особей и создавая биотоп для мелких беспозвоночных, таких как амфиподы, которые служат основной пищей молоди кругляка (French, Jude, 2001). Экспериментально показано, что кругляк проявляет сильное предпочтение в отношении дрейссены в присутствии аборигенных видов моллюсков (Ghedotti et al., 1995). Экспериментами и полевыми наблюдениями также доказано изменение пищевых цепей в донных сообществах и их состава в прибрежной зоне озер под влиянием дрейссены и бычка-кругляка (Jude, DeVoe, 1996; Kuhns, Berg, 1999).

В Балтийском море кругляк также может вступать в острые конкурентные отношения с местными солоноватоводными и пресноводными бентофагами, в частности, с бельдюгой *Zoarces viviparus* (Linnaeus, 1758), на почве потребления одних и тех же видов ракообразных и моллюсков (Тылик, 2003).

N. syrtan, **бычок-ширман**, распространен в прибрежье, опресненных лиманах, пресноводных озерах и низовьях рек бассейнов Черного и Каспийского морей, а также повсеместно в Азовском море (Чугунова, 1946; Световидов, 1964; Шапошникова, 1964; Рагимов, 1968, 1981). В середине 1950-х гг. был случайно интродуцирован в Аральское море, но массового распространения не получил (Дорошев, 1964) и исчез при осолонении. Верхняя граница распространения в Нижнем Дону, по-

видимому, достаточно устойчива. Так, И.Я. Сыроватским (1946) ширман отмечался у ст. Аксайской, нами же в нескольких километрах выше — у урочища Камилица. Было опубликовано о нахождении этого вида в Верхнем Дунае (Zweimuller et al., 2000), но позже материал был переопределен как *N. gymnotrachelus* (Ahnelt et al., 2001). В 1979 г. экземпляр ширмана был пойман около фарватера Днепра у Херсона (Пинчук и др., 1985). Авторы полагают, что бычок-ширман расширил свой ареал в сторону Днепра в связи с осолонением Днепровского лимана. Есть нуждающееся в проверке указание на нахождение ширмана в Краснодарском водохранилище (Москул, 1994).

Ширман — солоноватоводный донный вид, который заходит в опресненные и пресные воды. Он населяет преимущественно участки моря с соленостью воды от 2–3 до 10–11‰, а участков с соленостью выше 12–13‰ избегает. Осолонение лиманов вследствие сокращения речного стока может способствовать приближению ареала ширмана к речным устьям (Калинина, 1976; Пинчук и др., 1985). В Черном море ширман живет у берегов, на глубине до 10 м, и предпочитает биоценоз кардиевого ракушечника, но также обычен на каменистых, песчаных и песчано-илистых грунтах (Георгиев, 1966). В Азовском море концентрировано встречается в центральных районах моря на мягких илах, где часто наблюдаются заморные явления. Однако ширман выдерживает падение кислорода в воде до 0,4 мг/л благодаря сильно развитому кожному дыханию (до 35% общего) (Шульман и др., 1957). В Каспийском море ширман обитает исключительно на мягких грунтах, не избегая илистых (Чугунова, 1946; Азизова, 1962).

В Азовском море нагул происходит в зоне ракушечника на глубине от 4–5 до 8–9 м на расстоянии до 20 км от берега. При этом ширман рассредоточивается по разным частям моря, держась очень небольшими стаями, а то и единично. Во время нагула он распределяется ближе к центральным участкам моря и этим отличается от кругляка, который нагуливается ближе к прибрежным участкам (Смирнов, 1986).

Широко распространен и сравнительно многочислен в Азовском море, где стабильно занимает второе по численности место среди видов Neogobiinae после кругляка (Трифонов, 1955; Майский, 1960; наши данные). В Днестровском лимане ширман был весьма многочислен, составляя до 84 % от количества прочих бычков (Виноградов, 1968), однако обычно он более редок в прибрежных и эстуарных районах (Тарнавский, 1960; Билько, 1965).

Ширман — самый крупный из рассматриваемых здесь видов. Максимальная длина 287 мм и масса 290 г (Рагимов, 1966). Эти данные относятся к ширману из Южной части Каспийского моря, где особи этого вида в целом крупнее, чем в Северном Каспии (Гаибова, 1952; Азизова, 1969; Казанчеев, 1981). В Азовском море наибольшие размеры самцов в уловах составляли 140—145 мм, самок 130–135 мм (Трифонов, 1955).

Половой зрелости ширман достигает, по-видимому, на втором (самки) и третьем (самцы) году жизни (Ильин, 1949), или же, как это отмечено, например, для Азовского моря, и самки, и самцы на втором году жизни (Трифонов, 1955). Иногда самки созревают в годовалом возрасте при длине 85–110 мм (Михман, 1963). По некоторым данным, возможно созревание и самцов в годовалом возрасте (Майский, 1953). Минимальная длина тела половозрелых особей 60 мм (Трифонов, 1955).

Ширман и каспийский головач отличаются самым ранним нерестом среди рассматриваемых видов бычков. Икрометание в Южном Каспии происходит с марта до начала июня, в Черном море — с апреля (с марта у болгарского побережья) до конца мая–июня (Ильин, 1949; Трифонов, 1949, 1955; Световидов, 1964; Георгиев, 1966; Билько, 1968б; Троицкий, Цуникова, 1988; Рагимов, 2001). Есть сведения, что нерест продолжается в Молочном лимане до июля (Тарнавский, 1960), а в бассейне Кубани до августа (Емтыль, 1997). Нерест начинается при температуре воды около 10°C, более интенсивно проходит при 12, заканчивается при 20–21° (Майский, 1960).

К нерестовому субстрату ширман нетребователен, и в местах его нереста характер грунтов достаточно разнообразен. В районе северо-западного побережья Керченского пролива отмечаются каменистые россыпи и скалистые образования, в северо-западной части Азовского моря и Молочном лимане — ракушечное, ракушечно-песчаное, часто заиленное дно. На нерестилище перед нерестом первыми приходят самцы и, как правило, каждый устраивает “гнездо”, выкапывая для этого под или между камнями углубление размером от 5–10 до 20–25 см (Билько, 1968б). Клейкая икра откладывается на нижнюю поверхность лежащих на дне твердых предметов, чаще камней, но также и случайных — кусков кирпича, черепицы, дерева, толстых стеблей растений, даже консервных банок и т.п. (Янковский, 1966; Калинина, 1976; Смирнов, 1986). Самец охраняет гнездо (Трифонов, 1955).

Нерест ширмана в Южном Каспии 2–3-х порционный (Рагимов, 2001), в Азово-Черноморском бассейне — обычно единовременный, вторая порция икры вызревает у немногих самок, поэтому нерестовый период довольно кратковременен (Трифонов, 1955; Билько, 1968б). В Чёрном море у болгарского побережья для ширмана указывают две порции (Георгиев, 1966). Плодовитость 348—4350, в среднем 820 (Трифонов, 1955) — 2390 (Билько, 1968а) икринок. В Среднем Каспии самки длиной 140–220 мм имели 3120–12040 икринок (Рагимов, 1968).

Развитие икры длится не менее двух недель. Из оболочки вылупляется хорошо развитая молодь длиной 7,1–7,3 мм с желточным мешком и сразу ведет донный образ жизни.

В пище мальков преобладают Naupacticoida, *Cercopagis*, Mysidae (Трифонов, 1955). Взрослые особи ширмана — типичные хищники-ихтиофаги: тюлька, хамса, бычки и другие рыбы составляют до 98% массы пищевого комка; из нерыбных объектов встречаются ракообразные (крабы, изоподы) и моллюски (Ильин, 1949; Гаибова, 1952; Тарнавский, 1960; Рагимов, 1966, 1991; Гаибова, Рагимов, 1970; Страутман, 1972; Казанчев, 1981; Троицкий, Цуникова, 1988; Vnngrescu, 1957). Степень сходства пищевых спектров головача и ширмана в северо-западной части Чёрного моря составляет 82,6% (Страутман, 1973).

В сравнении с песочником и кругляком, ширман менее экологически пластичен. Он явно приурочен к водоемам лиманного и эстуарного типа, тяготеет к более глубоководным биотопам с илистым дном, с чем, вероятно, и связана его приспособленность к дефициту кислорода в воде. Этот вид не демонстрирует заметное постепенное расширение ареала, но возможность его натурализации в новых регионах не исключена, поскольку уже наблюдалась его натурализация в Аральском море.

Как видно из приведенных описаний, по крайней мере, пять видов (за исключением *N. sylvaticus* и *N. kessleri*) уже значительно увеличили свой ареал как путем естественного расселения благодаря появлению каналов и созданию водохранилищ, так и благодаря изменениям условий среды (прежде всего уменьшению скорости течения во многих реках со всеми вытекающими отсюда последствиями). В ряде случаев (например, появление *N. kessleri*, *N. melanostomus* и *N. gymnotrachelus* в Верхнем Дунае) не исключен такой вектор, как перенос судами (Ahnelt et al., 1998; Kautman, 2001). Существует мнение, что все Neogobiinae являются потенциально успешными вселенцами в водоемы Северной Америки (Charlebois et al., 1997, Ricciardi, Rasmussen, 1998). Делается даже предположение, что помимо упомянутых двух видов в Северной Америке уже имеются другие виды бычков, выявление которых пока затруднено лишь сложностями идентификации (С. Stepien, личн. сообщ.; R. Ruffing, личн. сообщ.).

3.6. Интродуцированные млекопитающие в России: экологический и экономический эффект

В классе млекопитающих (Mammalia) естественных, не связанных непосредственно с человеком или его деятельностью, завоеваний новых территорий, расширяющих ареалы видов, сравнительно не много. Они связаны или со стихийными бедствиями (пожары на больших площадях, наводнения), или с масштабными миграциями, когда часть мигрантов, выжив, осваивает новую территорию за пределами видового ареала. К такого рода инвазиям относится заселение обыкновенной белкой (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) в двадцатых годах прошлого столетия Камчатки, расширение области обитания леммингами (р. *Lemmus*) и спрингбоками (*Antidorcas marsupialis* Zimmermann, 1780). Заяц-русак (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) за 100 лет (1825–1923) увеличил территорию своего распространения в пределах России к северу и востоку на 2000 км², продвинув северную границу ареала до Карелии, левобережья Камы и г. Перми, а на восток почти до г. Омска (Груздев, 1974). Причем продвижение было неравномерным, оно оказалось особенно успешным в годы высокой численности. Естественная инвазия осуществлялась, в основном, по экологическим желобам (канализованно), значительно реже — фронтом. Ниже мы остановимся и на заселении русаком новых регионов в результате акклиматизационных мероприятий.

Намного быстрее внедрение чужеродных видов происходит под действием антропогенных факторов, в результате как сознательной интродукции млекопитающих человеком, так и его хозяйственной деятельности. Развитие коммуникаций привело к случайным завозам зверей в новые для них области, как это имело (и имеет) место с расселением практически по всей планете представителей различных видов мышей и крыс. В частности, появление и распространение черной крысы в европейской части России связано с известным путем “из варяг в греки”.

В порт Санкт-Петербурга с грузом попадают самые разнообразные виды зверей из разных стран и регионов. Естественно, что единичные экзотические формы

English summary

CHAPTER 1. General concepts of biological introductions and invasions.

1.1. Anthropogenic dispersal of species of animals and plants beyond the limits of the historical range: process and result.

General questions of biological invasion theory are considered. A review of the major problems associated with the phenomenon of anthropogenic dispersal of organisms of different taxonomic groups and their integration into new ecosystems is made. Primary emphasis was placed on the terms used in the studies of invasions. *A.F. Alimov, N.G. Bogutskaya, M.I. Orlova, V.A. Paevsky, S.Ya. Reznik (ZIN RAN), O.E. Kravchenko (All-Russia Institute of Plant Breeding), D.V. Geltman (Botanical Institute RAN).*

1.2. Biocontrol method and biodiversity: two views of invasions problem. The chapter is devoted to discussion of ambiguity of consequences of expanding species range, which makes methods and criteria of assessment of invasive species impact on natural and anthropogenic biocoenoses important. The necessity of an integrated quantitative assessment of impact of invasive species on the environment is substantiated. Selection of criteria of the assessment of positive and negative consequences acquires particular importance. In terms of comparison, economic and ecological criteria have been considered for the assessment of consequences of introductions and invasions, and also the degree of their impact on the biodiversity. *V.F. Zaitzev, S.Ya. Reznik (ZIN RAN).*

1.3. A new concept of formation of biosphere invasions: expansion of “juvenile” taxa. A new concept is proposed for formation of biosphere invasions, which accounts for their success with expansion of phylogenetically young species. “Juvenile” taxa are initial stages in the evolution of superspecific taxa providing quick filling of ecological niches during expansion of superspecific taxa into disturbed systems. In the evolutionary process these are “coenophobic” taxa not infrequently occupying initial series of successions by nonrecombinant forms. These taxa retaining unstable state of the genome at invasions into disturbed ecosystems are provoked to expand on a new territory. For a number of species of the co-evolutionary system “insect-plant” in the region of invasion a principle increase of some population indices is shown, in particular a hyperbolic increase of numbers and exceptional increase of the range of phenetic variation, not characteristic of species in the ancestral range. *O.V. Kovalev (ZIN RAN).*

1.4. Review of invasive species of free-living aquatic animals in water-bodies of the European part of Russia and neighbouring countries. This chapter demonstrates the scale of phenomenon in question and its major tendencies by the example of water-bodies of the European part of Russia and neighbouring countries. Analysis of taxonomic and faunal composition of aquatic organisms demonstrating successful invasion has shown the leading role of separate faunal assemblages (e.g. estuary species) and regions as sources of invasions and allowed to make a proposal about different susceptibility of aquatic ecosystems to invasions and of the leading importance of a limited number of vectors in successful introduction.

1.4.1. Invertebrates. *M.I. Orlova (ZIN RAN), N.V. Shadrin (Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine).*

1.4.2. Fishes. *A.M. Naseka, N.G. Bogutskaya (ZIN RAN).*

CHAPTER 2. Examples, causes and mechanisms of dispersal of species.

2.1. Canadian elodea — a characteristic example of invasion of a higher aquatic plant on the Russian territory. History of invasion of one of the best known and most aggressive invasive species often called “water contagion” or “water plague”. It is shown that growth of *E. canadensis* can play both positive and negative role in the functioning of ecosystems of water-bodies. **L.V. Zhakova (ZIN RAN).**

2.2. Invasions of predatory planktonic Cladocera and possible reasons of their success. Invasions of carnivorous Cladocera into a number of water-bodies of Europe and North America are considered in detail. Dynamics of populations of *Cercopagis pengoi*, *Bythotrephes longimanus* and *Leptodora kindtii* in the invasion region is analyzed. It is shown that in the majority of cases invasion of new species was not accompanied by suppression of development of populations of indigenous carnivorous Cladocera. A conclusion is made that successful naturalization of carnivorous Cladocera in new habitats is a consequence of anthropogenic change of ichthyocoenoses of water-bodies (change of methods of fishing gear, introduction of new fish species, etc.), which led to weakening of control of zooplankton development by planktonophagous fishes. **P.I. Krylov, P.V. Bolshagin, V.E. Panov (ZIN RAN), D.E. Bychenkov (Legislative Assembly of St. Petersburg), E.N. Naumenko (Atlantic Research Institute of Fishery and Oceanography), Yu.Yu. Polunina (Atlantic Division of the Institute of Oceanology RAN).**

2.3. Major reasons of similarity and differences of invasions of related species by the example of *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia). Comparative comparison of literature sources and factual data has been made in the light of the modern concept of causes of spreading of organisms with reference to two related invasive species of *Dreissena* and the assessment of significance of internal (biological characteristic features) and external factors in the course and completion of the invasion process. In revealing the major prerequisites, causes and characteristic features of the modern anthropogenic spreading of invasive dreissenids and paleoinvasion the main emphasis is placed on the living Ponto-Caspian *Dreissena polymorpha polymorpha*, *D. bugensis* and *D. rostriformis*. **M.I. Orlova (ZIN RAN), T.W. Therriault (Pacific Biological Station, Department of Fisheries and Oceans Canada, Nanaimo, British Columbia), A.A. Protasov (Hydrobiology Institute of the National Academy of Sciences of Ukraine), T.A. Kharchenko (Institute of Hydrobiology of the National Academy of Sciences of Ukraine), F.M. Shakirova (Institute of Deserts, Academy of Sciences of Turkmenistan).**

2.4. Freshwater fishes of Russia outside the historical distribution ranges: review of types of introductions and invasions. In this chapter the major concepts and categories related to the phenomenon of expanding of distribution ranges of freshwater fishes on Russia territory are illustrated by separate examples. From the authors' data not less than 120 species have been found outside the limits of their historical ranges. Such adventive species and also mechanisms and the process of their spreading are qualified by many criteria, in particular by location of the donor region in relation to the boundaries of the Russian Federation, nature of the factor that preconditioned the change of characteristics of the distribution range, way of penetration into the recipient region, character of introduction, goals and technologies of aquaculture, success of naturalization, degree of expansion. According to the classification of invasive species

composition of fish population of drainage areas of Volga and Kuban rivers was analyzed. *N.G. Bogutskaya, A.M. Naseka V.V. Spodareva (ZIN RAN), L.A. Kudersky (Institute of Lake Research, RAN).*

2.5. Invasive species in Lake Baikal and Baikal Region. Recent fish fauna of Lake Baikal is analyzed. It is shown that out of 12 invasive species a half of the species became naturalized in Baikal, of which four inhabit together with fish of the Siberian complex, and two species — with fish of Siberian Baikalian species complex. In Lake Baikal the shore zone with depths of up to 50 m on which fish of the Siberian complex and non-native species can inhabit constitutes only 8% of the total lake area. Geomorphological and climatic characteristics of Lake Baikal prevent an increase in the numbers of near-shore fish species, introduced species included. Non-native fish did not have any strong impact on the ecosystem of Lake Baikal. *V.G. Sideleva (ZIN RAN), A.N. Tel-pukhovskiy (Limnological Institute, Siberian Branch, RAN).*

2.6. Dispersal of birds in Europe: review of more rapid expansion over the past two centuries. The review summarizes factual data on dates, rates and territories of spreading of nine species of birds of the orders of Anseriformes, Columbiformes Piciformes, and Passeriformes and also explanations of their expansion given by different authors are given. *V.A. Payevskiy (ZIN RAN).*

2.7. Expanding of distribution areas of Palearctic Chiroptera, Mammalia as an example of invasion in anthropogenic biotopes. Rapid expansion of distribution range and spreading of tree species of Palearctic bats (typical synantrops that have nearly lost their contact with natural refuges) to new types of landscapes are considered. It is shown that anthropogenic transformation of nature favour rapid distribution of these species mostly in the northern direction, which is probably related to warming of the climate in Europe. *P.P. Strelkov (ZIN RAN).*

2.8. Dispersal of marine benthic animals as a mechanism of biological invasion. Dispersal of boreal and boreal-arctic benthic animals of Atlantic origin on the shelf of Arctic Eurasian seas is considered using Piccoli-Sartory equation. Dispersal potential of different taxa can probably depend on the predominant mode of reproduction and on the presence of pelagic distribution stage. A possibility of using the above mathematical model for verifying the hypothesis for correspondence of the number of species of the taxon in the local fauna and the theoretically expected number and for the elucidation of invasive ability of separate groups of marine animals is discussed. *A.D. Naumov, V.I. Gontar (ZIN RAN).*

2.9. Causes and tendencies of anthropogenic dispersal of estuary organisms. This chapter demonstrates heterogeneity of brackish water fauna. Proposition is made that within the limits of one species most invasive are populations and subspecies inhabiting in geologically young estuary regions of the same zoogeographic province (e.g. of the Ponto-Caspian region). It is also shown that estuary regions characterized by abrupt non-periodic fluctuations of hydrodynamic and hydrochemical parameters (estuaries of monsoon climate of eastern Asia) can be regarded among sources of successful invaders. Analysis of structure of benthic communities of estuary regions was used for explaining the causes of such phenomenon observed during the past few decades as a conjugate invasion of two or several species *V.V. Khlebovich, M.I. Orlova (ZIN RAN).*

2.10. Colonization of the White Sea by different species in the Holocene: natural and anthropogenic constituents. By the example of bivalve mollusks and other animal taxa it was shown that the most intensive natural dispersal (paleoinvasion) of marine animals in the White Sea took place during the Atlantic climatic phase. At present new species are added to the fauna of the White Sea owing to natural dispersal of organisms and to invasive and introduced species (anthropogenic process). *A.D. Naumov, V.Ya Berger (ZIN RAN).*

2.11. Impact of invasive species on biodiversity of the Caspian Sea. History and ways of penetration of aquatic organisms into the Caspian Sea from other water-bodies in the past and at present and also their role in formation of this brackish basin are considered. Particular emphasis is placed on the role of recently introduced species on the ecosystem of the Caspian Sea and their influence on biological diversity. *N.V. Aladin, I.S. Plotnikov (ZIN RAN).*

CHAPTER 3. Role of invasive species in communities and ecosystems and models of invasive process.

3.1. Impact of invasive species on the functioning of aquatic ecosystems. Characteristics of “biological pollution” in ecosystems of water-bodies are considered, such as self-reproduction, self-intensification, invariateness, varied aspects, unpredictability, and inability to remove it, which make it a specific and powerful form of anthropogenic impact. It is noted that the invasions of alien organisms into new ecosystems are large-scale experiments, permitting to examine in natural conditions the mechanisms of ecosystem functioning. Changes in structural-functional indices of ecosystems and directions of development (succession) of ecosystem under the impact of invasive species are considered. *S.M. Golubkov (ZIN RAN).*

3.2. Causes, characteristics and consequences of non-indigenous amphipod species dispersal in aquatic ecosystems of Europe. Considered in the chapter are the major anthropogenic and natural processes, favouring increase of dispersion rate (local and large-scale) of alien amphipod species. By the example of some amphipod species the major patterns of abundance growth rate in populations of naturalized species, characteristics determining success of invasion are considered, different mechanisms of impact and consequences of impact of invasive amphipods, on different components of recipient ecosystem are discussed. *N.A. Berezina (ZIN RAN).*

3.3. Relationships between invasive species *Dreissena polymorpha* (Pallas) and microzooplankton in coastal waters of the Neva River estuary (Gulf of Finland of the Baltic Sea). A comparative quantitative description is given of edicator species on pelagic communities of the recipient water-body, based upon new factual material and literature data *I.V. Telesh, M.I. Orlova (ZIN RAN).*

3.4. The role of introduced animal species in the ecosystem of the Aral Sea. Consequences of planned introductions and accidental penetration of invasive species in the water-body are analyzed. Particular emphasis is placed on the role of non-indigenous species in the modern ecosystem of the Aral Sea in connection with an abrupt decline of biodiversity as a result of salinization. *N.V. Aladin, I.S. Plotnikov, A.O. Smurov, V.I. Gontar (ZIN RAN).*

3.5. Neogobiin gobies (Teleostei: Gobiidae) in ecosystems of Eurasia and North American Great Lakes. Fish subfamily widely spread in basins of Black, Azov and Caspian seas is considered for the purpose of analyzing causes and mechanisms of dispersal of a number of species beyond the boundaries of the historical distribution range. This group of species can serve as a model for verifying the hypothesis that invasions of closely related and ecologically similar species begin from regions, giving a large number of immigrants, such as, for example, estuary regions of the Ponto-Caspian basin. Morphological characteristics and characteristics of mode of life of seven species having the largest invasive potential are analyzed. *N.G. Bogutskaya, A.M. Naseka (ZIN RAN), V.S. Boldyrev (Volgograd Division of the State Institute of Lake and River Fisheries).*

3.6. Introduced mammals in Russia: ecological and economic effect. The chapter is devoted to analysis of introductions of mammals and their results on the territory of the former Soviet Union with particular emphasis on north-western Russia. It is shown that for the purposes of acclimatization a total of more than 470 thousand specimens of mammals belonging to 47 species were introduced on the territory of the former Soviet Union for enriching the fauna by fur-trade forms or for incorporation of specialized predators for the purpose of conducting biological control of undesirable component of the biocoenosis. Of these only a small number of species have become successfully naturalized and continue to spread. The economic profit even of the successful acclimatizations is quite doubtful. Analysis of all examples given shows the necessity of scientifically substantiated approach to any acclimatizations of mammals. *I.M. Fokin (ZIN RAN), A.E. Airapetyants (St. Petersburg State University).*

3.7. Introduction of ragweed leaf beetle *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) as a model of invasive process. The chapter includes a brief analysis of results of introduction of ragweed beetle for control of noxious invasive weeds, i.e. ragweeds. “Ragweed leaf beetle – ambrosia” system is close to an “ideally simple” model for studies: ragweed leaf beetle does not feed on anything except ambrosia, and ambrosia is not eaten by anyone, except ragweed leaf beetle. A similar mode permitted revealing and formulating a number of patterns applicable also to more complicated cases. *S.Ya. Reznik (ZIN RAN).*

CHAPTER 4. Importance of open information systems and databases on invasive species.

Importance of open information systems and databases on invasive species is discussed, also in relation to requirements of the international legislation (Convention on the Conservation of Biological Diversity). A review is given of the major international and national sources of information on the problem on the Internet. The necessity of development of open national information system on invasive species of Russia, which should be designed considering international recommendations and standards is substantiated.

A concept is proposed of national information system on invasive species that should be a network of open compatible data bases with access of the users through the central Internet portal. *V.E. Panov, A.L. Lobanov (ZIN RAN), M.B. Dianov (ZIN RAN), V.S. Shestakov (ZIN RAN).*

The **Dictionary of Terms** contains definitions of all the major notions used in the book. It reflects the critically analyzed terminology accepted in the modern literature and original opinion of the authors of the present monograph.

The **List of Literature** includes 1365 references to publications reflecting all fields of invasive biology and also providing information on distribution and ecological characteristics of many groups of organisms: from viruses to mammals. Authors of the monograph set the goal to prepare literature review on the issues considered as complete as possible and hope that the list of literature may be a kind of references for every one who is interested in biological invasions.

The work reported was supported by the Russian Academy of Sciences, the Russian Foundation of Basic Research, the Ministry of Industry, Science and Technology of the Russian Federation and a number of other organizations. The monograph is prepared within the framework of the following programs, projects and grants:

- programme of the Department of the Biological Sciences of RAS “Problems of General Biology and Ecology”, including the theme “A Study of Spatial Distribution, Functional Ecology, Population Dynamics and the Role of Introduced Species in Ecosystems as the Scientific Basis of Prediction of their Dispersal and Control” and “Development of Information Systems for Recording Introduced Species”;
- programme of the Presidium of RAN “Scientific Bases of the Conservation of Biodiversity of Russia” (6.4. Study of impact of invasive species on biodiversity of Russia, development of prediction and preventive methods of invasions control);
- programme of the Department of Biological Sciences of RAN “Assessment of the State and Dynamics of the Major Biological Resources, Scientific Bases of Bioresources Management on the Level of Species, Communities and Ecosystems”;
- “Competitive Foundation of Individual Support of Leading Scientists and Scientific Schools” of the Ministry of Industry, Science and Technology of the Russian Federation (“School of Production Hydrobiology”, “St. Petersburg Ichthyological School”, “St. Petersburg Dipterological School”);
- initiative projects of the Russian Foundation for Basic Research 01-04-485424, 01-04-49550, 01-04-49560, 02-04-48617, 02-04-49993;
- grants INTAS Aral Sea 2000-1053, 2000-1030, 2000-1039;
- grant of the Council “The Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC)”, Canada;
- grant of the Foundation “Maj and Tur Nessling Foundation”, Finland.

Содержание

Введение	5
Глава 1. Общие представления о биологических интродукциях и инвазиях ...	16
1.1. Антропогенное распространение видов животных и растений:	
процесс и результат	16
1.1.1. Изменение ареала вида	31
1.1.2. Учение об ареале. Границы ареала	32
1.1.3. Граница ареала как сложная система	33
1.1.4. Вид в пределах исторического ареала и в области инвазии	37
1.1.5. Чужеродный вид и сообщество-реципиент	39
1.2. Биометод и биоразнообразие: два взгляда на проблему инвазий	44
1.3. Новая концепция формирования биосферных инвазий: экспансия “ювенильных” таксонов	53
1.4. Обзор чужеродных видов свободноживущих водных беспозвоночных и рыб в водоемах европейской части России и сопредельных стран	69
1.4.1. Свободноживущие беспозвоночные	69
1.4.2. Рыбы	83
Глава 2. Примеры, причины и механизмы расселения видов	98
2.1. Канадская элодея — характерный пример инвазии высшего водного растения на территории России	98
2.2. Инвазии хищных планктонных Cladocera и возможные причины их успеха	100
2.3. Основные причины сходства и различий инвазий двух родственных видов на примере <i>Dreissena bugensis</i> и <i>Dreissena polymorpha</i> (Dreissenidae, Bivalvia)	130
2.4. Пресноводные рыбы России за пределами исторических ареалов: обзор типов интродукций и инвазий	155
2.5. Инвазионные виды рыб в озере Байкал и байкальском регионе	170
2.6. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия	185
2.7. Расширение ареалов палеарктическими рукокрылыми (Chiroptera, Mammalia) как пример инвазии в антропогенных биотопах	201
2.8. Расселение морских донных животных как механизм биологической инвазии	207
2.9. Причины и тенденции антропогенного расселения эстуарных организмов	214
2.10. Колонизация Белого моря различными видами в голоцене: естественная и антропогенная составляющие	222
2.11. Воздействие видов-вселенцев на биоразнообразие Каспийского моря	231

Глава 3. Роль чужеродных видов в сообществах и экосистемах-реципиентах и модели инвазионного процесса	243
3.1. Влияние чужеродных видов на функционирование водных экосистем	243
3.2. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфипод в водных экосистемах Европы	254
3.3. Взаимоотношения между видом-вселенцем <i>Dreissena polymorpha</i> и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря)	268
3.4. Роль чужеродных видов животных в экосистеме Аральского моря ..	275
3.5. Бычки Neogobiinae (Teleostei: Gobiidae) в экосистемах Евразии и североамериканских Великих озер	297
3.6. Интродуцированные млекопитающие в России: экологический и экономический эффект	320
3.7. Интродукция амброзиевого листоеда <i>Zygogramma suturalis</i> (Coleoptera, Chrysomelidae) как модель инвазионного процесса	340
Глава 4. Значение открытых информационных систем и баз данных по чужеродным видам	347
Словарь терминов	358
Литература	362
English summary	429

Книги Товарищества научных изданий КМК

Биология

Серия «Определители по флоре и фауне России»

Ивы европейской части России [Вып.5]. *Е.Т. Валягина-Малютина*. 004. 217 с. Формат 170 x 242 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Булавоусые чешуекрылые Северной Азии [Вып.4]. *Ю.П. Коршунов*. 2002. 424 с. с портр., илл. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.

Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. [Вып.3]. *А.С. Зернов*. 2002. 283 с. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Наземные звери России. Справочник-определитель. [Вып.2]. *И.Я. Павлинов и др.* 2002. 298 с. Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

В этой серии также планируется:

В.А. Кривохатский, С.Я. Цалолыхин (ред.). **Определитель пресноводных беспозвоночных России** в 8 томах.

Ф.А. Челпик. **Определитель деревьев и кустарников**.

В.С. Новиков и др. **Определитель растений Соловецких островов**.

В.Э. Скворцов. **Атлас-определитель сосудистых растений таёжной зоны Европейской России**.

А.Д. Михеев. **Определитель растений Кавказских Минеральных Вод**.

А.С. Зернов. **Определитель растений черноморского побережья Краснодарского края и Адыгеи**.

Е.Т. Валягина-Малютина. **Деревья и кустарники зимой**. 2-е изд.

Прочие определители по флоре и фауне

Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып.1. Копротрофные виды. *В.П. Прохоров*. 2004. 255 с. Формат 145 x 218 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том.2. *И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров*. 2003. 665 с. Формат 210 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.

Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том.1. *И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров*. 2002. 526 с. с портр. Формат 210 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.

Флора мхов средней части Европейской России. Том 1. *М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова*. 2003. 608 с., бум. мелов. Формат 195 x 270 мм. Тв. перепл. — Цена 450 руб. Также планируется:

П.Ф. Маевский. **Флора Средней России**. 10-е издание.

И.А. Губанов и др. **Иллюстрированный определитель..., том 3 (в печати)**.

М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. **Флора мхов... Том 2 (в печати)**.

Н.Н. Цвелёв (ред.). **Флора Восточной Европы, том 11 (в печати)**

В.Э. Скворцов. **Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России (в печати)**

Серия «Разнообразие животных»

Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней. [Вып.1]. *С.Д. Степаньянц, В.Г. Кузнецова, Б.А. Анохин*. 2003. 101 с. + цв.вкл. Формат 145 x 205 мм. — Цена 50 руб.

В этой серии также планируется:

Е.Б. Виноградова. Городские комары (в печати).

А.Н. Тихонов. Мамонт.

Учебники для вузов

Лекции о клеточном цикле. 2-е изд. *О.И. Епифанова.* 2003. 160 с. Формат 140 x 200 мм. — Цена 70 руб.

Развитие эволюционных идей в биологии. 2-е изд. *Н.Н. Воронцов.* 2004. 432 с. Формат 145 x 210 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Знакомство с нематодами: Общая нематология. *Б. Вайшер, Д.Д.Ф. Браун.* Пер. с англ. 2001. 206 с. Формат 143 x 213 мм. — Цена 200 руб.

Также планируется:

Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. Основы микологии (морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов).

В.Г. Мордкович. Основы биогеографии.

И.А. Тихомиров (СПбГУ). Малый практикум по зоологии беспозвоночных.

Е.А. Нинбург (СПбГУ). Введение в экологию (подходы и методы).

В.Н. Павленко, С.А. Таглин. Общая и прикладная этнопсихология (пер. с укр.).

Серия «Современная отечественная биология»

Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. *В.В. Жерихин.* 2003. vi + 542 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.

В этой серии также планируется:

А.П. Расницын. Избранные труды по палеоэнтомологии.

С.М. Разумовский. Избранные труды по фитоценологии.

А.С. Раутиан. Избранные труды по теории эволюции.

С.В. Мейен. Избранные труды по типологии.

Е.Н. Матюшкин. Избранные труды по биогеографии.

Справочные издания

Вредители тепличных и оранжерейных растений (морфология, образ жизни, вредоносность, борьба). *А.К. Ахатов, С.С. Ижевский (ред.).* 2004. 307 с., бум. мелов., цв. фото, в тв. перепл. Формат 205 x 290 мм. — Цена 450 руб.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. 2-е изд. русск. пер. 2004. 223 с. Формат 143 x 213 мм. — Цена 70 руб.

Сорта яблони коллекции Ботанического сада МГУ (каталог). *И.Н. Гусева, Т.В. Кочешкова.* 2002. Формат 140x210 мм. 108 стр. 44 цв. фото. — Цена 100 руб.

Биология гидротермальных систем. *А.В. Гебрук (ред.).* 2002. 543 с. с цв. вкл., в тв. перепл. Формат 210x260 мм. — Цена 250 руб.

Также планируется:

А.Ф. Алимов, С.Д. Степаньянц (ред.). Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы (в печати)

Г.Ю. Любарский. История московской зоологии.

Научные монографии

Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. *Е.Н. Иерусалимов.* 2004. 263 с. Формат 148x213 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.

Морфогенез и эволюция. В.Г. Черданцев. 2003. 360 с. Формат 145 x 205 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Состав и распространение энтомофаун земного шара. О.Л. Крыжановский. 2002. 237 с. с портр., цв. вкл. (карта). Формат 170 x 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

Зонтичные (Umbelliferae) Киргизии. М.Г. Пименов, Е.В. Ключков. 288 с., илл., карты. Формат 200 x 285 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.

Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового Океана. А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1999. 328 стр. Формат 205 x 285 мм. — Цена 100 руб.

Приапулиды: строение, развитие, филогения и система. А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1996. 268 стр. Формат 210 x 285 мм. — Цена 100 руб.

Также планируется:

В.А. Зубакин и др. (ред.). **Птицы России и сопредельных регионов. Совообразные, козодоеобразные, стрижеобразные, ракшеобразные, удообразные, дятлообразные.**

О.Н. Кабаков. **Жуки трибы Onthophagini** (серия «Монографии по фауне»)

География, путешествия

В тростниках Прибалхашья (Жизнь и приключения ссыльного натуралиста 1941–1946 гг.). Б.К. Штегман. 2004. 208 с. с портр. Формат 140 x 203 мм. — Цена 60 руб.

Пятеро на Рио-Парагвай. Документальная повесть. В.Н. Танасийчук. 2003. 253 с. + ч/б фото. Формат 143 x 213 мм. — Цена 70 руб.

Переход к устойчивому развитию: глобальный, региональный и локальный уровни. Зарубежный опыт и проблемы России. Н.Ф. Глазовский и др. 2002. 444 с. Формат 167 x 238 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.

История

Сокровенное сказание монголов. С.А. Козин (перевод). 2002. 156 с. Формат 142x215 мм. — Цена 70 руб.

Также планируется:

Барон Унгерн в документах и мемуарах (серия «Сфера Евразии», в печати). П.К. Козлов. **Тибет и Далай-Лама. 2-е изд.** (серия «Сфера Евразии»).

Медицина

Действие биологически активных веществ в малых дозах. А.А. Подколзин, К.Г. Гуревич. 2002. 170 с. Формат 143 x 200 мм. — Цена 50 руб

Заказать эти и другие издания изд-ва КМК можно по адресу:

123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК

или:

125009 Москва, ул. Б. Никитская 6, Зоомузей МГУ,

Михайлову Кириллу Глебовичу

Комп. почта: kmk2000@online.ru

Интернет: <http://webcenter.ru/~kmk2000> (аннотации изданных книг)

Факс: (095) 203-2717

Тел. (095) 292-5894 раб.

**АЛИМОВ Александр Федорович,
БОГУЦКАЯ Нина Гидальевна (ред.).**

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНВАЗИИ
В ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ.
Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.**

Редактор издательства К.Г. Михайлов

Для заявок:
123100 Москва а/я 16, изд-во КМК
или:
kmk2000@online.ru
см. также:
<http://webcenter.ru/~kmk2000>

Отпечатано в ППП “Типография “Наука” 121099 Москва, Шубинский пер., 6.
Подписано в печать 11.08.2004. Заказ №
Формат 70x100/16. Объем 27,5 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 1000 экз.