

КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
Мурманский морской биологический институт

Министерство промышленности, науки и технологий  
Российской Федерации

---

**ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ  
В ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЯХ  
РОССИИ**

---

---

Сборник научных трудов

Апатиты  
2000

Печатается по постановлению  
Президиума Кольского научного центра Российской академии наук

УДК 591.152 (261.24–268.81)

Сборник научных трудов  
**ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЕВРОПЕЙСКИХ МОРЯХ РОССИИ**

- Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 2000. - 312 с.

В сборник вошли статьи, посвященные различным аспектам биологии видов-вселенцев в европейских морях России: Каспийском, Черном, Азовском, Белом и Баренцевом. Рассматривается расселение видов в процессе эволюции и в результате климатических изменений, искусственная интродукция гидробионтов и ее результаты, влияние видов-вселенцев на функционирование морских экосистем, особенности биологии интродуцированных видов в местах расселения.

Сборник рассчитан на гидробиологов, экологов, специалистов рыбного хозяйства и в области охраны природы.

Редколлегия

академик РАН Г.Г.Матишов (отв. редактор)  
д.г.н. В.В.Денисов, к.б.н. А.Д.Чинарина,  
к.м.н. В.С.Зензеров, к.б.н. Е.Г.Берестовский

Рецензенты:

О.В.Карамушко, Е.Г.Митина

- © Коллектив авторов. 2000
- © Мурманский морской биологический институт  
КНЦ РАН. 2000
- © Кольский научный центр РАН. 2000

М. И. Орлова

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург

## КАСПИЙСКИЙ БАССЕЙН КАК РЕГИОН-ДОНОР И РЕГИОН-РЕЦИПИЕНТ БИОИНВАЗИЙ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

### Введение

Пополнение чужеродными видами понто-каспийского происхождения водных экосистем бассейна Балтийского моря насчитывает более чем двухвековую историю, благодаря последовательно сменявшим друг друга системам искусственных судоходных каналов, соединяющих Понто-Азовский и/или Каспийский бассейны с Балтийском морем (Горелова и др., 1974). Примером первых успешных вселенцев понто-каспийского происхождения является двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Относительно недавно вселились и быстро распространились в Балтике ветвистоусый рачок *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1981) и бычок кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811). В настоящее время эти три вида обитают и в водоемах Северной Америки. Наиболее вероятный вектор их интродукции в Северную Америку – занос с балластными водами судов из Балтийского моря и водоемов его бассейна как из источника вторичных биоинвазий понто-каспийских организмов или непосредственно из Понто-Каспия (Hebert et al., 1989; MacIsaac et al., 1999; Scora et al., 1999; Riccardi, MacIsaac, 2000).

Изменение гидрографической сети в Средиземноморском регионе с открытием Суэцкого канала с 1869 г. (Por, 1978) позволило соединить бассейны Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Примером судоходного пути, который пролегает через Суэцкий канал, является современный путь из Бремерхафена (Германия) в Осаку и Токио (Япония) (Gollasch, 1999). Не исключено, что судоходство по этому маршруту явилось одной из возможных причин появления в германских водах и в транзитной зоне Балтики значительного числа видов чужеродных организмов, ведущих свое происхождение из Индийского и Тихого океанов (Gollasch, Mecke, 1996; Gollasch, 1999; BMB WG 30, 1999). Полтора века судоходства из Индийского и Тихого океанов в черноморские и азовские порты не только способствовали постепенной “медиетеранизации” Понто-Азовского бассейна, но и обусловили занос и успешную натурализацию в Понто-Азове чужеродных организмов из отдаленных районов Атланти-

ки (Сев. Америка) и Индо-Пацифики (Николаев, 1979, 1985; Zaitzev, Мамаев, 1997; Шадрин, 2000). Открытие навигации в европейской части России по Волго-Донскому (с 1952 г.), и Волго-Балтийскому (действует с 1964 г. вместо устаревшей и более дорогостоящей в эксплуатации Мариинской системы) водным путям вызвало интенсификацию судоходства в широтном и меридиональном направлении внутри страны и Европейского континента в целом. Это не только усилило роль Каспия и Волги в антропогенном распространении водных организмов, но и превратило Волго-Каспийский бассейн в регион-реципиент для азово-черноморской фауны и флоры (Kasymov, 1982) и в регион-реципиент вторичных биоинвазий видов, “накопленных” в Понто-Азове за счет судоходства из Средиземного моря и более отдаленных районов земного шара. Существенное влияние на биоразнообразие в Волге, Каспии и южных морях России в целом оказали акклиматизационные мероприятия, приведшие к натурализации там популяций многих чужеродных видов рыб и беспозвоночных (Карпевич, 1975).

Таким образом, со второй половины XX века Каспийское море приобрело особое значение в формировании биоразнообразия в водных экосистемах северного полушария, оказавшись в центре внутриконтинентальных европейских судоходных путей и будучи опосредованно соединенным с бассейнами Атлантического, Индийского и Тихого океанов через Балтийское, Черное и Азовское моря.

Настоящая работа посвящена рассмотрению роли Каспийского моря как источника биологических инвазий и изменению видового разнообразия в Каспии и дельте Волги под влиянием видов-вселенцев на примере беспозвоночных животных. Задачами исследования были: 1) оценка современного распространения представителей каспийских беспозвоночных в солоноватоводных и пресноводных экосистемах и краткий анализ причин, определяющих успех колонизации ими водоемов-реципиентов; 2) оценка возможных перспектив новых биоинвазий каспийских беспозвоночных в солоноватые и пресные воды; 3) общая характеристика состава чужеродных видов беспозвоночных в Каспии и дельте Волги.

### **Распространение понто-каспийских беспозвоночных в водоемах северного полушария и причины, определяющие “инвазивность” представителей автохтонного каспийского комплекса**

Наряду с Азовским и Черным морями Волго-Каспийский бассейн является одним из основных регионов-доноров видов-вселенцев в пресные и солоноватые воды северного полушария. Анализируя накопленные данные (Nowak, 1975; Leppakoski, 1984; Jansson, 1994; BMB WG 30,

1999 и др.), можно отметить, что вклад видов из Понто-Каспия в общее число вселенцев в Балтике по-прежнему остается велик, несмотря на появление новых географических источников биологических инвазий в результате развития сети международных перевозок (Алимов и др. наст. сборник, рис. 1Б). На долю понто-каспийских видов приходится 40 % общего числа вселенцев в Балтийском море в целом и более 50 % в восточной части Финского залива и в отдельных районах юго-восточной Балтики (табл. 1).

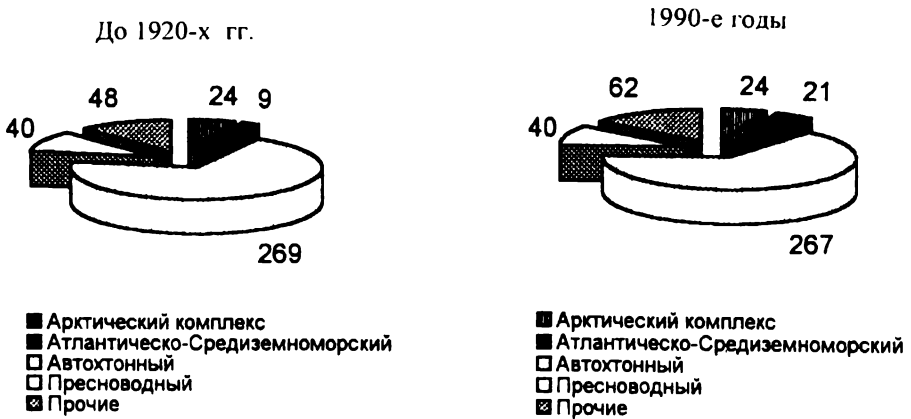


Рис. 1. Состав каспийской фауны беспозвоночных в XX в. (в анализ включены Metazoa, кроме Rotatoria, Gastrotricha, Kinorhyncha) (Мордухай-Болтовской, 1953, 1960; Атлас ..., 1968; Старобогатов, Андреева, 1994; Яблонская, Осадчих, 1996; Орлова и др., 1999б; Ушивцев, Камакин, Калмыков, устное сообщ.)

Продолжающееся относительно быстрое распространение понто-каспийской фауны в Европе обусловлено интенсивным судоходством по двум уже упоминавшимся водным путям. Волго-Донской, соединяя Азово-Черноморский бассейн с Каспийским, обеспечивает постоянный обмен между фауной этих двух бассейнов (Жадин, Герд, 1961). Волго-Балтийский, являясь основой транспортной системы из российских южных морей через Каспий в Балтику, способствует распространению водных организмов уже из Волги и Северного Каспия на север Европы. С 1970 года Волго-Балтийский путь используется также и для транзитных перевозок между Северным и Каспийским морями (Горелова и др., 1974), а в настоящее время включен в трансокеанскую систему судоходства. По-видимому, включение Каспия и Понто-Азова через Балтику в систему

трансокеанских маршрутов могло способствовать быстрому увеличению числа каспийских и азово-черноморских видов и за пределами Европы – в Великих озерах (табл. 1) в последние два десятилетия.

Таблица 1

**Чужеродные понто-каспийские виды животных в морских, солоноватых и пресных водах северного полушария**

Водоем	Соленость, %	Период наблюдений, годы	Количество	Общее число чужеродных видов*, %	Литературный источник
Северное море: Nordhordaland	19–32	1994–1999	0**	0(10)**	Botnen et al., 1999
Балтийское море: в целом	Пресные – 32	1800–1999	21	40(51)	BMB WG 30, 1999; Jansson, 1994
Turku, Naantali	1.8–6	1868–1999	2**	33(6)**	Ostman, Lepakoski, 1999
район Клайпеды	Пресные – 7.8	?	9**	53(17)**	Olenin et al., 1999
восточная часть Финского залива	Пресные – 6	1900–1999	7**	53(13)**	Panov et al., 1999; Орлова и др., 1999a
р. Рейн	Пресные	?	9	?	Nowak, 1971; Jazdzewski, 1980; Kelleher et al., 1998; Rajagopal et al., 1999
Великие озера	Пресные	1982–1999	6	?	Riccardi, MacIsaac, 2000

\*Первое число – %, число в скобках – всего видов.

\*\*Водные беспозвоночные.

Однако столь быстрое распространение и успешная интеграция понто-каспийских видов в новые экосистемы вряд ли может быть объяснена только имеющимися в наличии эффективными и постоянно действующими антропогенными векторами биоинвазий. Сходство отдельных

абиотических условий в водоемах-реципиентах (например, пониженная соленость или пресноводные условия, графа 2 табл. 1) с таковыми в Каспии и дельте Волги также является лишь одной из причин успеха интродукции. Поэтому представляется необходимым рассмотреть и некоторые особенности каспийской фауны.

Зоогеографический анализ каспийской фауны беспозвоночных предполагает присутствие в водоеме четырех основных фаунистических комплексов различного происхождения – пресноводного, арктического, средиземноморского и наиболее многочисленного автохтонного (рис. 1). Именно этот последний комплекс является источником биологических инвазий. Его формирование тесно связано с эволюцией неогеновых замкнутых и полузамкнутых гигантских водоемов Паратетиса. Периодичность геологического развития этой области и связанные с ней многократные смены гидрологических и гидрохимических условий, прерывание и восстановление связей водоемов Паратетиса с морскими бассейнами и друг с другом привело к появлению с третичного времени в восточной части этой географической области своеобразной солоноватоводной фауны, очень сходной с современной автохтонной каспийской (Андрусов, 1918; Мордухай-Болтовской, 1960; Невеская, 1971; Dumont, 1998 и др.).

Каспийская автохтонная фауна обладает целым рядом особенностей, среди которых наиболее важными представляются следующие две. Во-первых, более чем наполовину автохтонный комплекс представлен видами морского происхождения (Зенкевич, 1956; Мордухай-Болтовской, 1960), сохранившими многие черты, присущие морским организмам. Например, для “автохтонных” двустворчатых моллюсков, несмотря на постоянное обитание в олигогалинных и пресноводных условиях, характерно наличие планктонной стадии в жизненном цикле. Эта особенность биологии позволяет, например, *Dreissena polymorpha* не только эффективно расселяться вместе с течениями в пределах уже колонизированных водоемов, но и распространяться в составе временных сообществ балластных вод, как это отмечено для других морских и неолимитических групп моллюсков (Maskie, 1999; McMachon, 1999). Во-вторых, высокая фенотипическая изменчивость многих видов, которая выражается как в их чрезвычайной морфологической неоднородности (Карпевич, 1955; Ильина и др., 1976), так и в высокой толерантности организмов к колебаниям показателей наиболее значимых характеристик среды (Беляев, Бирштейн, 1940; Карпевич, 1955; Мордухай-Болтовской, 1960). Благодаря последнему свойству многие виды автохтонного комплекса (почти треть), являются, по выражению Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960), экологически пресноводными или олигогалинными. Часть из них встречается в пресных водах (Верещагин, 1925; Бирштейн, 1935; Мордухай-Болтовской, 1957,

1958, 1965, 1978а,б). Двадцать девять из обитающих ныне в Каспии видов беспозвоночных постоянно существуют и размножаются не только в низовьях рек, но часто доходят до верхнего течения, населяют водохранилища и водоемы, не имеющие ныне непосредственной связи с Волго-Каспийским бассейном (рис. 2). Столь же высокими адаптационными возможностями обладает и азово-черноморский лиманный комплекс беспозвоночных, ведущий свое происхождение от каспийской автохтонной фауны (Журавель, 1963, 1967).

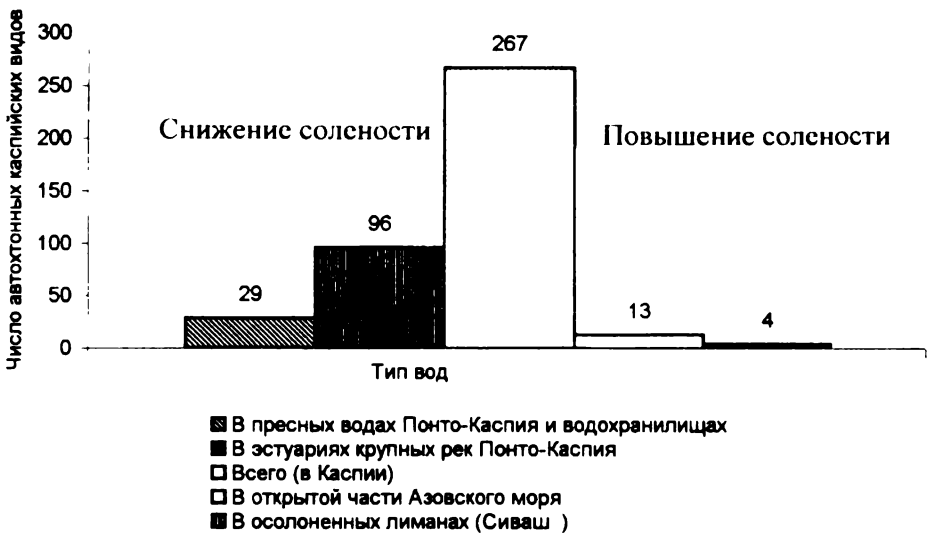


Рис. 2. Распространение каспийской автохтонной фауны беспозвоночных в водоемах различного типа (по: Мордухай-Болтовской, 1960)

### Оценка возможных перспектив новых биоинвазий понто-каспийских беспозвоночных

История современного антропогенного расселения дрейссены и церкопагиса по водоемам Европы и Северной Америки может служить основой для прогностических оценок возможности дальнейшего “биологического загрязнения” пресных и солоноватых вод северного полушария беспозвоночными понто-каспийского происхождения. В данном разделе уточняется список таких видов беспозвоночных (табл. 2) для предварительной оценки риска новых вселений в Балтийский регион. В состав списка потенциально опасных понто-каспийских беспозвоночных включе-



ны те виды, которые, по литературным данным, постепенно расширяют свой ареал (или были успешно акклиматизированы), колонизируя новые естественные и искусственные пресноводные и солоноватые водоемы за счет формирования и поддержания там самовоспроизводящихся популяций (Мордухай-Болтовской, 1953, 1957, 1958, 1960; Круглова, 1963; Лубянов, 1963; Щербина, персональное сообщение; Orlova et al., 1998 и др.), способны образовывать в новых местообитаниях особые “каспийские” биоценозы (Бирштейн, 1935; Мордухай-Болтовской, 1960; Жадин, Герд, 1961). В известном списке потенциальных вселенцев Балтийского моря, составленном Риккарди и Рассмуссеном (цит. по: Gollasch, Leppakoski, 1999), подобных видов донных и нектонных беспозвоночных 14, из них 1 вид Polychaeta (многощетинковый червь *Hypania invalida*), 7 видов Amphipoda, 5 видов Mysidacea и 1 вид Bivalvia (*Hypanis (Monodacna) colorata*). Эти сведения несколько устарели, поскольку часть прогнозов уже исполнилась. Так, 7 видов из включенных в этот список в 1960-е годы были акклиматизированы в пресных водах Прибалтики (Гасюнас, 1963, 1964) и с 1990-х годов регистрируются в прибрежных лагунах юго-восточной Балтики и у южного побережья Финляндии (BMB WG 30, 1999). Вместе с тем к списку следует добавить еще 4 вида планктонных организмов – 2 вида Cladocera и 2 вида Copepoda (Panov et al., 1999), изоподу *Jaera sarsi* (Николаев, 1979), кумового рака *Cumacea cercaroides* (Мордухай-Болтовской, 1960) и моллюска *Dreissena bugensis*, которые, так же как и рассматривавшиеся Риккарди и Рассмуссеном виды, существенно расширили свой исходный ареал, образовав постоянные поселения в среднем и даже верхнем течении понто-каспийских рек и их водохранилищах. Возможно, к этому списку может быть отнесен и многощетинковый червь *Hypaniola kowalewskii* Grimm, 1877, для которого в последние годы характерно продвижение из Северного Каспия в опресненные районы дельты Волги. Состав потенциальных вселенцев неоднороден. *D. bugensis*, как и *H. colorata*, встречаются в обоих бассейнах, будучи представителями азово-черноморского лиманного комплекса (Журавель, 1967). Еще 3 вида из приведенных в списке (табл. 2) беспозвоночных (\*\*\*) также относятся к азово-черноморскому комплексу, все остальные – автохтонные каспийские. Принимая во внимание роль Балтики как возможного региона-донора вторичных биоинвазий понто-каспийских беспозвоночных (MacIsaac, Grigorovich, 1999), составленный список может рассматриваться и применительно к водоемам Северной Европы и Северной Америки.

Список понто-каспийских беспозвоночных потенциальных вселенцев в солоноватоводные и пресноводные экосистемы Европы и Северной Америки (по: Определитель ..., 1968, 1969, 1972; Николаев, 1979; Orlova et al., 1998; Riccardi, Rassmussen, 1998; Panov et al., 1999)

Polychaeta	<i>Manayunkia caspica</i> * Annenkova, 1929 <i>Hypania invalida</i> * Grube, 1960
Mollusca	<i>Dreissena bugensis</i> ** Andrusov, 1897 <i>Hypanis (Monodacna) colorata</i> ** (Eichwald, 1829)
Crustacea	<i>Cornigerius maeoticus maeoticus</i> *** (Pengo, 1879) <i>Podonevadne trigona ovum</i> *** (M.-Boltovskoi, 1965) <i>Hetercope caspia</i> * G. O. Sars, 1863 <i>Calanipeda aquae dulcis</i> * (Kritchagin, 1973) <i>Corophium sowinskyi</i> * Martynov, 1924 <i>Dikerogammarus haemobaphes</i> * (Eichwald, 1841) <i>D. villosus</i> * (Sowinskyi, 1894) <i>D. villosus villosus</i> *** A. Martynov, 1925 <i>Pontogammarus obesus</i> * (G. O. Sars, 1894) <i>Paramysis intermedia</i> * (Czerniavsky, 1882) <i>P. ullskyi</i> * (Czerniavsky, 1882) <i>Jaera sarsi</i> * Valkanov, 1936 <i>Pseudocuma (Stenocuma) cercaroides fluviatilis</i> * Martynov, 1924

\*Обитают в обоих бассейнах (Каспий, Понто-Азов).

\*\*Недавние вселенцы в Каспийский бассейн.

\*\*\*Азово-черноморские эндемики.

### Каспийское море как регион-реципиент биологических инвазий водных беспозвоночных

Водоемы, которые традиционно рассматриваются как регионы-доноры, могут быть сами не в меньшей степени открыты для биологических инвазий при определенных обстоятельствах. Наглядным примером является Каспийский бассейн, как в геологическом прошлом, так и в настоящее время (см. введение). В частности, современный комплекс глубоководной холодноводной фауны Каспия представлен по преимуществу гляциальными реликтами арктического морского происхождения (рис. 1), проникшими в Каспий во время максимального (рисского) оледенения (Segestråle, 1966; Виноградов, 1976) из арктических морей (Романова, 1960; Виноградов, 1976) или Балтийского моря (Segestråle, 1966). Виды средиземноморского комплекса в прошлом предположительно заселяли

бассейн в периоды, когда котловины Каспийского и Черного морей соединялись друг с другом по Манычской впадине (Андрусов, 1918, Мордухай-Болтовской, 1960). Даже сама автохтонная каспийская фауна присутствовала в Каспии не всегда, на что указывают биостратиграфические данные, относящиеся к Балаханскому и Акчагыльскому слоям. Считается, что она постоянно существует в водоемах Каспийской котловины с апшеронского времени, куда вселилась из водоемов Эвксинской котловины во время очередной трансгрессии (Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, 1994).

Можно констатировать, что в XX веке также произошли и происходят заметные изменения состава фауны беспозвоночных Каспия и дельты Волги за счет возрастания числа чужеродных видов (рис. 1, табл. 3). По предварительным данным, присутствуют 33 чужеродных вида беспозвоночных в Каспии и дельте Волги. Из них 26 видов свободноживущих организмов и 7 видов паразитических. Из паразитов 4 вида занесены предположительно с кефальями (Заблоцкий, 1963) и 3 вида с моллюсками р. *Lithoglyphus* (Бисерова, 1990, 1996). Большая часть свободноживущих аутовселенцев появилась в Каспии в 1950–1960-е годы, т. е. сразу после открытия Волго-Донского канала (Алимов и др., наст. сборник, рис. 2). Появление еще 4 видов свободноживущих беспозвоночных связано с акклиматизационными мероприятиями, проводившимися в 1930–1940-е годы (табл. 3). *Abra ovata* и *Nereis diversicolor* акклиматизированы преднамеренно, для улучшения кормовой базы бентосоядных рыб, и 2 вида креветок завезены и выпущены случайно, вместе с акклиматизируемыми кефальями. Из приведенных материалов, очевидно, что ведущим вектором биоинвазий беспозвоночных в Каспий и дельту Волги следует считать судоходство по Волго-Донскому каналу и сопряженный с ним перенос организмов в составе обрастаний корпусов судов (40 % видов вселенцев относится именно к этой экологической группе) и с балластными водами. Несмотря на относительное разнообразие происхождения видов-вселенцев (8 видов атлантическо-североамериканского происхождения, по 6 видов азово-черноморских и атлантическо-средиземноморских, среди видов прочего происхождения 1 из Индо-Пацифики), по-видимому, главным, если не единственным, регионом-донором для них является Азово-Черноморский бассейн.

Анализируя состав каспийских вселенцев, интересно отметить, что виды рода *Mytilaster* и *Abra*, считающиеся ныне чужеродными для Каспийского моря, в прошлые геологические эпохи уже населяли его котловину (Невеская, 1971; Ильина и др., 1976). Можно предположить, что всегда, когда возобновляются связи между водоемами в Каспийской и Эвксинской (Черноморской) котловинах, может происходить обмен

фауной между бассейнами этих котловин, в частности по упоминавшейся Манычской впадине. В зависимости от абиотических условий (главным образом уровневого режима), складывавшихся в водоемах, и от биологического разнообразия населяющих их сообществ гидробионтов процесс обмена в прошлом имел ту или иную направленность. К примеру, в хвалынское время при таянии ледников уровень Каспия как замкнутого водоема повышался сильнее, чем уровень водоема в Черноморской котловине, и вместе со стоком по Манычам происходило интенсивное проникновение автохтонной каспийской фауны сначала в Гирканский, а затем в сменивший его Новозвксинский бассейны. По мнению Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960), таким образом, произошла “реэмиграция” фауны каспийского типа, возвращение ее в область, где она была до первой средиземноморской фазы. В послеледниковую эпоху, когда протекала трансгрессия Древнечерноморского бассейна, направление процесса изменилось и произошло вселение ряда средиземноморских видов беспозвоночных в Каспийский бассейн.

Таблица 3

Рабочий список чужеродных видов свободноживущих беспозвоночных для Каспийского моря и дельты Волги (по данным за 20–90-е гг. XX в.) (по: Мордухай-Болтовской, 1960; Заблоцкий, 1963; Осадчих, 1963; Саенкова, 1964; Логвиненко, 1965; Карпевич, 1975; Зевина, 1979; Николаев, 1979; Багиров, Касымов, 1983; Курашова, Абдуллаева, 1984; Анцулевич, Старобогатов, 1990; Бисерова, 1990, 1996; Курашова и др., 1992; Яблонская, Осадчих, 1996; Орлова и др., 1999б; Ушивцев, Камакин, Калмыков, устное сообщ.)

Вид	Вектор	Год интродукции или обнаружения
1	2	3
<b>Coelenterata</b>		
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer, 1910	Судоходство	1956
<i>Bougainvillia megas</i> (Kinne, 1956)	”	1956
<i>Moerisia maeotica</i> (Ostroumov, 1896)	”	1950-е?
<i>Aurelia aurita</i> ?* (L., 1758)	”	1999
<b>Ctenophora</b>		
<i>Mnemiopsis leidyi</i> ?* (Agassiz)		1999
<b>Turbellaria</b>		
<i>Pentacelum caspium</i> ?	?	1940-е?
<b>Polychaeta</b>		
<i>Nereis diversicolor</i> O. F. Muller, 1776	Акклиматизация	1940
<i>Mercierella enigmatica</i> Fauvel, 1923	Судоходство	1950-е?

1	2	3
<b>Mollusca (Bivalvia)</b>		
<i>Mytilaster lineatus</i> Gmelin, 1790	По железной дороге	1920-е
<i>Dreissena bugensis</i> Andrusov	Судоходство	1994
<i>Abra ovata</i> (Philippi, 1836)	Акклиматизация	1940-е
<i>Hypanis colorata</i> (Eichwald, 1829)	Судоходство	1950-е
<b>Mollusca (Gastropoda)</b>		
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer, 1828)		1971
<i>Tenellia adpersa</i> (Nordmann, 1845)		1989
<b>Crustacea (Cirripedia)</b>		
<i>Balanus improvisus</i> Darwin, 1854		1955
<i>B. eburneus</i> Gould, 1841		1950-е
<b>Crustacea (Cladocera)</b>		
<i>Pleopsis polyphemoides</i> (Leukart, 1859)		1957
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg, 1853		1985
<b>Crustacea (Copepoda)</b>		
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht, 1889		1981
<b>Crustacea (Amphipoda)</b>		
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1776)	?	1950–1960?
<b>Crustacea (Decapoda)</b>		
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1832	Попутная акклиматизация	1930-е
<i>P. udpersus</i> Rathke, 1832	То же	1930-е
<i>Rhitropanopeus harrisi tridentata</i> Rathbun, 1898	Судоходство	1950-е
<b>Bryozoa</b>		
<i>Conopeum seurati</i> (Canu)	”	1958
<i>Membranipora crustulenta</i> (Pallas, 1776)	”	1950-е
<b>Camptozoa</b>		
<i>Barentsia benedeni</i> (Foettinger, 1887)	”	1962

Процесс случайной интродукции с судоходством новых видов по Волго-Донскому каналу в низовья Волги и в Каспий и их распространение в северном направлении вверх по Волге продолжается. Недавние исследования в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия выявили присутствие здесь представителя реликтовой лиманной фауны Северного Причерноморья – *Dreissena bugensis* (Andr.). Первые массовые находки этого вида в Волге в районе Самары были сделаны в 1992 г. (Антонов, 1996), в дельте Волги в 1994 г., в Северном Каспии в 1996–1997 гг. (Orlova et al., 1998; Орлова и др., 1999б). В 1997 году поселения этого мол-

люска были также впервые обнаружены в Рыбинском водохранилище (личные сообщения Г. И. Биочино и Г. Х. Щербины), и занос *D. bugensis* в ближайшие годы в Балтийский бассейн не может быть полностью исключен (табл. 2).

### Заключение

Кроме эффективных векторов переноса организмов из Каспийского моря и Волги в водоемы-реципиенты и сходства абиотических условий в этих водоемах с отдельными районами Волго-Каспийского бассейна, успех антропогенного расселения каспийских беспозвоночных в значительной мере определяется особенностями экологии представителей автохтонного комплекса видов, сложившегося в специфических условиях эволюции полузамкнутых гигантских водоемов Восточной Европы. Именно в этом комплексе достаточно велико число групп, способных существовать в широком градиенте значений факторов внешней среды, обладающих гибкостью в отношении биотических условий, наличием планктонных стадий в цикле развития и другими эффективными репродуктивными адаптациями, т. е. имеющих набор признаков, обеспечивающих их эффективное распространение и успешную интеграцию в экосистемы регионов-реципиентов. Семнадцать из них могут представлять потенциальную угрозу для пресных и солоноватых вод Европы и Северной Америки.

Вместе с тем с середины 1950-х годов Волго-Каспийский бассейн приобрел особое значение как регион-реципиент биоинвазий эндемиков Понто-Азова и видов иного происхождения, вселившихся в Черное и Азовское моря в XIX–XX веках. Каспийское море и дельта Волги становятся транзитным бассейном и могут быть дополнительным источником вторичных интродукций организмов, ведущих свое происхождение из прибрежных и эстуарных районов Атлантики, Тихого и Индийского океанов в северном направлении.

Современный процесс распространения организмов из Понто-Азова в Каспий существенно отличается от такового в геологическом прошлом (см. выше) рядом особенностей: 1) набор мигрантов не ограничивается видами черноморского и атлантическо-средиземноморского происхождения, а в значительной мере определяется еще и составом эврибионтной чужеродной солоноватоводной фауны Азовского и Черного морей; 2) предположительно, будучи антропогенным по характеру (судоходство по искусственной перемычке), процесс распространения фауны из Понто-Азова в Каспий протекает сейчас быстрее, чем в прошлом; 3) направленность процесса из Азовского моря в Каспийское, возможно, определяется

изменениями условий в Азовском море, приводящих к его постепенному осолонению (Мордухай-Болтовской, 1972), а не регрессионно-трансгрессионными событиями как это было в прошлом.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП “Биоразнообразие” и частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49669).

### Литература

Андрусов Н. И. Взаимоотношения Евксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху // Изв. Акад. наук. СПб., 1918. Сер.6. Т.12, № 8. С.749–760.

Антонов П. И. Новый вид двустворчатых моллюсков *Dreissena bugensis* (Ant.) для волжской фауны // Тез. докл. междунар. совещания “Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна” СПб., 1996. С.9–10.

Ануулевич А. Е., Старобогатов Я. И. Первое обнаружение моллюсков отряда Nudibranchia (=Tritoniformes) в Каспийском море // Зоол. журн. 1990. Т.69, вып.11, С.138–140.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 415 с.

Беляев Г. М., Бирштейн Я. А. Осморегуляторные способности Каспийских беспозвоночных. К вопросу об акклиматизации в Каспийском море кормовых беспозвоночных // Зоол. журн. 1940. Т.19, вып.4. С.548–565.

Багиров А. Г., Касымов Р. М. Биология современного Каспия. Баку: “Азнершер”, 1983. 250 с.

Бирштейн Я. А. Материалы по географическому распространению водных животных СССР. К вопросу о происхождении морских ракообразных в реках Понто-Каспийского бассейна // Зоол. журн. 1935. Т.14, вып.4. С.749–761.

Бисерова Л. И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн. 1990. Т.26, № 2. С.98–100.

Бисерова Л. И. Паразиты моллюска-вселенца *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfr.) дельты р. Волги // Тез. докл. междунар. совещания “Проблемы гидробиологии континентальных вод и их малакофауна”. СПб., 1996. С.12–13.

Верещагин Г. Ю. К вопросу об элементах морской фауны и флоры в пресных водах европейской России // Тр. 1 Всеросс. гидрол. съезда. 1925. С.462–465.

Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения // Соленостные адаптации водных организмов. СПб.: Наука, 1976. С.167–210.

Гасюнас И. И. Акклиматизация кормовых для рыб видов беспозвоночных понто-каспийского происхождения в водоемах Литвы (бассейн Балтийского моря) // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С.234.

Гасюнас И. И. Акклиматизация кормовых ракообразных в водохранилище Каунасской ГЭС и возможности их миграции в другие водоемы Литвы // Тр. АН Литовской ССР, Сер. Б. 1964. Т.1(30). С.14–26.

Горелова Э. М., Кириллова В. А., Распопов И. М. Ладога. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 185 с.

Жадин В. И., Герд С. В. Реки озера, водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961. 599 с.

Журавель П. А. О расселении дрейссены бугской в искусственных водоемах // Гидробиол. журн. 1967. Т.3, № 2. С.87–90.

Журавель П. А. Перспективы использования для акклиматизации в озерах и водохранилищах СССР лиманно-азовских промысловых рыб и высших лиманных ракообразных // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С.250–252.

Заблоцкий В. И. Изменение паразитофауны кефали в связи с акклиматизацией в Каспийском море // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С.344–345.

Зевина Г. Б. Вселенцы и аутовселенцы в Каспийское море // Комплексные исследования Каспийского моря. Вып.6. М.: Изд-во МГУ, 1979. С.108–119.

Зенкевич Л. А. Моря СССР их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1956. 424 с.

Ильина Л. Б., Невеская Л. А., Парамонова И. А. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. Поздний миоцен–ранний плиоцен. М.: Наука, 1976. 288 с.

Карневич А. Ф. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков // Зоол. журн. 1955. Т.34, вып.1. С.46–67.

Карневич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975. 432 с.

Круглова В. М. Результаты акклиматизации мизид в маньчжских водохранилищах за 12 лет // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С.255–257.

Курашова Е. К., Абдуллаева Н. М. *Acartia clausi* (Calanoida, Acartiidae) в Каспийском море // Зоол. журн. 1984. Т.63, вып.3. С.931–933.



Курашова Е. К., Тиненкова Д. Х., Елизаренко М. М. *Podon intermedius* (Cladocera, Podonidae) в Каспийском море // Зоол. журн. 1992. Т.71, вып.3. С.135–137.

Логвиненко Б. М. Об изменениях в фауне каспийских моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mitilaster lineatus* (Gmel.) // Биол. науки. 1965. № 4. С.14–19.

Лубянов И. П. Итоги реконструкции донной фауны среднего Днепра и Днепропетровского водохранилища // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. С.257–259.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Экология каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. журн. 1953. Т.32, вып.2. С.203–212.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийские мизиды в р. Шексне // Природа. 1957. № 6. С.99–100.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Процесс распространения каспийской фауны в современную эпоху // Проблемы зоогеографии суши. Львов: Выща школа, 1958. С.305–307.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.: Наука, 1965. С.37–44.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны беспозвоночных Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. Т.3. С.317–334.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978а. 348 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Тр. ВГБО. 1978б. Т.22. С.100–139.

Невесская Л. А. К классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов на основании характеристики их фаун // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1971. Т.130. С.258–278.

Николаев И. И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып.232. С.81–89.

Николаев И. И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С.76–93.

Определитель фауны беспозвоночных Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1968. Т.1. 437 с.; 1969. Т.2. 535 с.; 1972. Т.3. 340 с.

Орлова М. И., Панов В. Е., Крылов П. И., Телеш И. В., Хлебович В. В. Изменения в планктонных и донных сообществах восточной части Финского залива Балтийского моря в связи с биологическими инвазиями // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1999а. Т.279. С.305–325.

Орлова М. И., Аракелова Е. С., Комендантов А. Ю. О совместном обитании *Dreissena bugensis* (Andr.) и *Dreissena polymorpha* (Pall.) в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия // Тез. докл. юбилейной научн. конф. г. Астрахань, 23–28 августа 1999 г. Астрахань, 1999б. С.67–69.

Осадчих В. Ф. Бентос Северной части Каспийского моря в условиях зарегулирования стока Волги // Зоол. журн. 1963. Т.42, вып.2. С.120–125.

Романова Н. И. Некоторые особенности экологии и распространения ракообразных арктического происхождения в Каспийском море // Зоол. журн. 1960. Т.49, вып.7. С.970–979.

Саенкова А. К. Цветная монодакна в Каспийском море // Природа. 1964. № 11. С.45–46.

Старобогатов Я. И. Систематика и палеонтология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М., 1994. С.18–46.

Старобогатов Я. И., Андреева С. И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М., 1994. С.47–55.

Шадрин Н. В. Виды-вселенцы в Азовском и Черном морях: причины и следствия // Виды-вселенцы в европейских морях России: Тез. докл. науч. семинара (г. Мурманск, 27–28 января 2000 г.). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С.103–105.

Яблонская Е. А., Осадчих В. Ф. Влияние океанологических условий на формирование бентоса // Гидрометеорология и гидрохимия морей. VI. Каспийское море. Вып.2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат, 1996. С.263–278.

BMB WG 30 Inventory of the Baltic Sea Alien Species // Baltic Marine Biologists Working Group 30 on Non-Indigenous Estuarine and Marine species / S. Olenin & E. Leppakoski (Eds.). 1999. Internet: Web site: <http://www.ku.lt/nemo/species.htm>.

Botnen H., Skjavelled V., Hagen H. The ports of western Norway – Bergen, Eikefet, Agotnes, Monstad and Sture // Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nord / S. Gollasch, E. Leppakoski (Eds.). Copenhagen, 1999. V.8. P.125–139.

Dumont H. J. Caspian Lake: History, biota, structure and function // Limnol. Oceanogr. 1998. 43: P.4–52.

Gollasch S. The asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European waters: Status quo and future perspectives // Helgolander Meeresuntersuchungen. 1999. V.52. P.359–366.

Gollasch S., Leppakoski E. (Eds.) Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nord. Copenhagen, 1999. V.8. 245 p.

Gollasch S., Dammer M. Nicht-heimische Organismen in Nord- und Ostsee // Gebietsfremde Tierarten. Auswirkungen auf einheimischen Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope / H. Gerhardt, R. Kinzelbach, S. Schmidt-Fisher (Eds.). Landsberg: Ecomed Verlagsgesellschaft AG, 1996. 314 p.

Gollasch S., Mecke R. Eingeschleppte Organismen // Warnsignale aus der Ostsee / J. L. Lozan, R. Lampe, E. Rachor, H. Rumohr, H. V. Westernhagen (Eds.). Berlin: Parey Buchverlag, 1996. P.146–150.

Hebert P. D., Muncaster B. W., Mackie G. L. Ecological genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas); a new mollusk in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V.46. P.1587–1591.

Kasymov A. G. The role of Azov-Black Sea invaders in the productivity of the Caspian Sea benthos // International revue der gesamten Hydrobiologie. 1982. V.67. P.533–541.

Kelleher B., Velde G. van der, Wittman K. J., Kaasse V. A., Vaate A. bij de. Current status of the freshwater Mysidacea in the Netherlands with records of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, a ponto-caspian species in Dutch Rhine branches // Bull. Zool. Museim. 1999. V.16(13). P.89–94.

Jansson K. Alein species in the marine environment. Introduction to the Baltic Sea and the Swedish west coast // Swedish environmental Protection agency, Rept. 4357. 1994.

Leppakoski E. Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems // Ophelia Suppl. 1984. V.3. P.123–135.

Mackie G. L. Ballast water introductions of Mollusca // Non-indigenous freshwater organisms: vectors, biology and impacts. Florida: Boca Raton, CRC Press LLC, 1999. P.219–253.

MacIsaac H. J., Grigorovich I. Ponto-Caspian invaders in the Great Lakes // J. Great Lakes Res. 1999. V.25(1). P.1–2.

MacIsaac H. J., Grigorovich I. A., Hoyle J. A., Yan N. D., Panov V. E. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian cladoceran predator *Cercopagis pengoi* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V.56. P.1–5.

McMachon R. F. Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* // Non-indigenous freshwater organisms: vectors, biology and impacts. Florida: Boca Raton, CRC Press LLC, 1999. P.315–343.

Nowak E. The range expansion of animals and its cause (as demonstrated by 28 species presently spreading from Europe) // Zeszyty Naukowe. 1971. № 3. P.1–255.

Nowak E. Translated by Smithsonian Inst. and National Sci. Foundation, Wash. D.C., by the Foreign Sci. publ. Dep. of the National Center for Sci., Tech., and Economic Information. Warszawa, 1975. 163 p.

Olenin S., Olenina I., Daunis D., Gasiunaite Z. The harbour profile of Klaipeda. Lithuania // Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nord / S. Gollasch, E. Leppakoski (Eds.). Copenhagen, 1999. V.8. P.185–202.

Orlova M. I., Khlebovich V. V., Komendantov A. Yu. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russian J. Aquat. Ecology. 1998. V.7. P.17–28.

Ostman M., Leppakoski E. The ports of Southwest Finland – Turku, Naantali and Pargas // Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nord / S. Gollasch, E. Leppakoski (Eds.). Copenhagen, 1999. V.8. P.203–224.

Panov V. E., Krylov P. I., Telesh V. I. The St. Petersburg harbour profile // Initial Risk Assessment of Alien Species in Nordic Coastal Waters. Nord / S. Gollasch, E. Leppakoski (Eds.). Copenhagen, 1999. V.8. P.225–245.

Por F. D. Lessepsian migration. The flux of Red Sea biota into Mediterranean by way of the Suez Canal. Berlin: Springer Verlag, 1978. 312 p.

Rajagopal S., Velde G. van der, Patten B. G. P., Vaate A. bij de. Growth and production of *Corophium curvispinum* G. O. Sars, 1895 (Amphipoda), an invader of the lower Rhine // Crustaceans and the biodiversity crisis: Proceeding of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, The Netherlands. July, 1998. Amsterdam, 1999. V.1. P.458–472.

Riccardi A., MacIsaac H. J. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species // TREE. 2000. V.16(2). P.62–65.

Riccardi A., Rassmussen J. B. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V.55. P.1759–1766.

Skora K., Olenin S., Gollasch S. *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) // Case histories on introduced species: their general biology, distribution, range expansion and impact / S. Gollasch, D. Minchin, H. Rosental, M. Voigt (Eds.). Germany: University of Kiel, 1999. P.69–73.

Segestråle S. Adaptational problems involved in the history of glacial relicts of Eurasia and North America // Rev. Roumaine de biologie, ser. De zoologie. 1966. V.11, № 1. P.1–25.

Zaitsev Yu., Mamaev V. Introduced species // Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline / Yu. Zaitsev, V. Mamaev (Eds.). GEF Black Sea Environmental Programme. New York: United Nations Publications, 1997. P.59–70.