

УДК 597.554.3:597 + 14 (282)

Р. А. Новицкий<sup>1</sup>, Д. С. Христенко<sup>2</sup>, А. А. Котовская<sup>2</sup>

**РАЗЛИЧНЫЕ ПРОГРАММЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО  
РАЗВИТИЯ АМУРСКОГО ЧЕБАЧКА  
*PSEUDORASBORA PARVA* (CYPRINIFORMES:  
CYPRINIDAE) В ЛОТИЧЕСКИХ И ЛЕНТИЧЕСКИХ  
ЭКОСИСТЕМАХ**

Исследовали особенности изменений морфотипа *Pseudorasbora parva* — одного из наиболее успешных инвайдеров Центральной и Восточной Европы. Анализу подвергали вариативную изменчивость особей по пластическим признакам. У *P. parva* обнаружено несколько морфо-экологических форм, обусловленных разными условиями существования. На уровне пластических признаков отмечены различия в программах онтогенеза в лотических и лентических экосистемах. Направление морфологических изменений тесно связано с особенностями плавательной активности и достоверно свидетельствует о процессе успешного приспособления вселенца к новым условиям существования. Установлено две программы развития *P. parva*: в реках — Псле, Роси, Дунае, Днестре, в низовьях Днепра и Амуре, и в водохранилищах — Кременчугском, Беляковском и Клебан-Быкском. Предложено определять их как «речную» и «озеро-видную» программы, обеспечивающие лучшее приспособление к разным условиям существования.

**Ключевые слова:** амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, чужеродные виды, морфологическая изменчивость, креоды (программы развития), онтогенетические каналы.

В Украине амурский чебачок *Pseudorasbora parva* (Temminck et Shlegel, 1846) является одним из представителей аллохтонной ихтиофауны. Нативный ареал вида охватывает бассейны рек Амура и Аргуни на Дальнем Востоке РФ, водоемы Китая, Кореи, Вьетнама и Японии, островов Тайвань и Хайнань, водосбор озера Ханка [3].

Предполагается, что в водоемах Украины этот чужеродный вид появился в начале 1950-х годов вследствие случайного завоза вместе с растительными рыбами. Известно, что в 1953 г. Институт гидробиологии АН УССР впервые провел производственные перевозки амурских видов (белого амура и белого толстолобика) в пруды дендропарка «Александрия», опытно-селекционного хозяйства «Нивка», колхозов им. Н. Хрущева и Т. Шевченко Киево-Святошинского района Киевской области. Ихтиологический матери-

© Р. А. Новицкий, Д. С. Христенко, А. А. Котовская, 2015

ал (сеголетки, двух- и трехлетки амурского и толстолобика) доставляли из р. Амур в 1953—1955 гг. [6], причем отлавливаемых амурских рыб помещали сразу из реки в «живорыбные» транспортировочные вагоны без карантина [5], что могло привести к массовым инвазиям чужеродных видов, в частности *P. parva*.

Уже в 1950-х годах масштабы акклиматизационных работ в СССР значительно возросли, и к 1957 г. рыб вселили в 1280 разных водоемов (озера, пруды, водохранилища) [4]. Всего было произведено более 2,5 тыс. пересадок, из которых 140 — в более чем 40 водоемов Украины.

Первая документированная находка *P. parva* на территории Украины относится к 1962 г., когда он был выловлен в Кучурганском лимане (пруд-охладитель Молдавской ГРЭС), расположенном на границе между Молдовой и Украиной [16, 19]. В 1970-е годы этот вид распространился в ряде водоемов бассейна Днестра и низовьях Дуная и с этого времени отмечается как новый представитель ихтиофауны Украины [10].

Информация о сроках появления *P. parva* в каскаде днепровских водохранилищ несколько противоречива [14]. Показано, что к концу 1980-х годов изучаемый вид уже отмечался для всего каскада [14]. Однако известно, что в Днепровском (Запорожском) водохранилище он зарегистрирован лишь в 1992 г. [12], хотя в притоке Днестра первого порядка — р. Самаре Днепровской первая поимка чебачка состоялась летом 1990 года (устное сообщение В. Н. Кочета). По данным мониторинговых исследований Института рыбного хозяйства НААН в Кременчугском водохранилище его первые поимки датируются 1996-м годом, а в нижерасположенном Днепродзержинском — 2001-м.

По мнению некоторых исследователей [10, 21], успех *P. parva* при освоении новых местообитаний обеспечивается его высокой экологической и морфологической пластичностью. Известно, что резкие изменения среды и освоение новых водоемов должны обуславливать направленные адаптивные изменения фенотипов, влекущие за собой внутривидовую дифференциацию, особо ярко выраженную на уровне пластических признаков тела [18, 20]. Также возможна канализация развития по определенным группам фенотипических признаков при расселении видов на новые территории [23, 24].

Цель работы — проанализировать особенности изменения морфотипа *P. parva* в лотических и лентических системах и выяснить, свойственны ли данному виду тенденции к реализации различных программ развития по отдельным группам морфологических признаков.

**Материал и методика исследований.** Ихтиологический материал собирали на водных объектах Украины с различными гидрологическими условиями. Примером лентических экосистем служили озеровидный плес Кременчугского водохранилища, Клебан-Быкское и Беяковское водохранилища, а лотических — реки Рось и Псел.



1. Места отбора проб *P. parva* на территории Украины: 1 — Кременчугское водохранилище, озеровидная часть; 2 — р. Рось; 3 — р. Псел; 4 — Беляковское водохранилище; 5 — Клебан-Быкское водохранилище.

Кременчугское водохранилище находится на участке среднего течения Днепра в границах Черкасской, Полтавской и Кировоградской областей Украины. Водоохранилище имеет озеровидный и русловой плесы, существенно различающиеся по гидрологическим условиям [15], поэтому как лентическую экосистему рассматривали участок его нижней по линии порт Адамовка — мыс Жовнино.

Реки Рось и Псел являются притоками Днепра первого порядка. Рось впадает в русловую часть Кременчугского водохранилища, а Псел — в нижележащее Днепродзержинское. На реках и в Кременчугском водохранилище материал собирали в 2013—2014 гг. во время научно-исследовательских работ на экспедиционных судах Института рыбного хозяйства НААН Украины<sup>1</sup>.

Беляковское водохранилище расположено на р. Хорол в Семеновском районе Полтавской области, Клебан-Быкское — на р. Кривой Торец в Константиновском районе Донецкой области. Материал на этих водохранилищах собирали в ходе мониторинговых ихтиологических исследований в 2009—2012 гг. Точки отбора проб обозначены на картосхеме (рис. 1).

Рыб отлавливали в августе — сентябре исследовательскими мальковыми волокушами размером 10,0×1,0 м из мельничного газа № 7 согласно общепринятой методике [7].

<sup>1</sup> В отборе материала принимал участие Л. М. Цвельх.

Морфологическую изменчивость *P. ragva* анализировали по совокупности пластических признаков: длина тела до конца чешуйного покрова ( $l$ ), длина головы ( $c$ ), диаметр глаза ( $do$ ), наибольшая ( $H$ ) и наименьшая ( $h$ ) высота тела, длина хвостового стебля ( $pl$ ); расстояния: антедорсальное ( $aD$ ), пекто-вентральное ( $PV$ ), вентрально-анальное ( $VA$ ), длина основания плавников: грудного ( $IP$ ), спинного ( $ID$ ); высота плавников: грудного ( $hP$ ), спинного ( $hD$ ) и анального ( $hA$ ) [13]. Для сравнения использовали литературные данные по популяциям *P. ragva* в реках Амуре [11], Дунае, Днестре и нижнем Днепре [10].

Измерения проводили штангенциркулем с точностью до 1 мм. Влияние возрастной изменчивости на изменчивость признаков минимизировали путем анализа сходного количества рыб одной размерно-возрастной группы по каждой выборке.

Всего проанализировано 145 экз. половозрелых особей амурского чебачка в возрасте 1+ — 4+, длиной 3,9—8,5 см (в среднем  $6,4 \pm 0,9$  см). В расчетах использовали индексы пластических признаков.

Анализ распределения средних значений индексов у особей разных выборок осуществляли в пространстве главных компонент. Статистическую обработку данных проводили в пакете программ Statistica 7.0 для Windows.

### Результаты исследований и их обсуждение

Анализ индексов морфологической изменчивости амурского чебачка исследуемых водохранилищ (табл. 1) показал, что по внешнему облику особи из озеровидного участка Кременчугского водохранилища близки к особям из Клебан-Быкского и Беяковского водохранилищ, а особи из русловой части Кременчугского — к особям из руслового Днепродзержинского водохранилища.

Попарное сравнение данных выборок по критерию Стьюдента ( $t_d$ ) позволило установить, что у рыб из озерной части Кременчугского, Клебан-Быкского и Беяковского водохранилищ статистически достоверно (при  $p < 0,05$ ) выше показатели наибольшей и наименьшей высоты тела, а у рыб из рек Рось и Псел достоверно выше показатели диаметра глаза, длины хвостового стебля, длины оснований и высоты плавников (табл. 2). Диаметр глаза, как правило, связан с освещенностью мест обитания и мутностью воды, однако все остальные признаки определяются двигательной активностью рыб [1, 2, 9].

Распределение значений пластических индексов исследованных особей *P. ragva* в пространстве главных компонент продемонстрировало надежность дифференциации русловых и озерных выборок по совокупности этих признаков (рис. 2). По комплексу индексов внешних морфологических признаков формируются три отчетливых скаттера, дифференцированных по первой и второй главным компонентам (ГК1 и ГК2). Первый скаттер формируют выборки из рек Амуре, Дуная и нижнего Днепра, второй — Днестра,

1. Пластические признаки *R. rargyi* из разных точек ареала

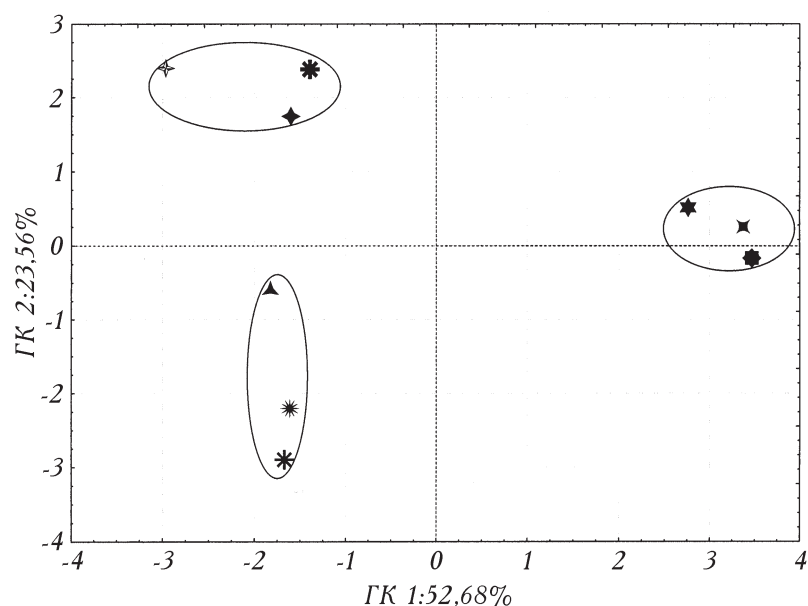
Признаки	I р. Рось, (n = 30)	II Кременчугское вдхр. (n = 30)	III р. Псел, (n = 30)	IV Беляковское вдхр. (n = 28)	V Клебан-Бык- ское вдхр. (n = 27)	VI р. Дунай (n = 27) [10]	VII р. Днестр (n = 25) [10]	VIII нижний Днепр (n = 27) [10]	IX р. Амур [11]
<i>l</i> , см	6,37 ± 1,81	6,32 ± 2,10	6,37 ± 1,81	6,90 ± 1,47	6,66 ± 1,41	6,32	3,88	6,35	6,14
<i>H*</i>	22,34 ± 0,33	29,19 ± 0,38	22,34 ± 0,33	28,62 ± 0,49	29,19 ± 0,48	25,99	22,39	24,29	22,72
<i>h*</i>	11,02 ± 0,16	14,25 ± 0,18	11,02 ± 0,16	14,10 ± 0,23	14,29 ± 0,21	12,26	11,36	12,22	11,27
<i>aD*</i>	50,01 ± 0,28	51,37 ± 0,26	50,01 ± 0,28	50,86 ± 0,32	51,18 ± 0,34	48,55	50,47	49,03	48,50
<i>PV*</i>	23,95 ± 0,40	24,85 ± 0,34	23,95 ± 0,40	24,30 ± 0,37	25,41 ± 0,98	23,07	23,39	23,03	23,57
<i>VA*</i>	20,18 ± 0,29	21,01 ± 0,33	20,18 ± 0,29	21,12 ± 0,38	20,68 ± 0,33	22,66	20,71	21,51	21,02
<i>pl*</i>	24,91 ± 0,39	20,92 ± 0,34	24,91 ± 0,39	21,48 ± 0,88	21,33 ± 0,83	23,59	22,99	24,14	24,39
<i>ID*</i>	13,14 ± 0,26	14,18 ± 0,34	13,14 ± 0,26	14,56 ± 0,40	14,52 ± 0,32	13,44	12,67	13,66	12,03
<i>hD*</i>	22,64 ± 0,18	17,63 ± 0,28	22,64 ± 0,18	17,62 ± 0,35	17,74 ± 0,36	22,81	22,19	22,29	21,20
<i>hA*</i>	17,47 ± 0,17	12,34 ± 0,20	17,47 ± 0,17	11,99 ± 0,37	12,13 ± 0,29	14,90	14,91	15,41	13,91
<i>IP*</i>	18,33 ± 0,31	15,82 ± 0,28	18,33 ± 0,31	14,30 ± 0,25	14,12 ± 0,22	17,29	17,87	18,22	16,38
<i>c*</i>	23,84 ± 0,41	24,37 ± 0,35	23,84 ± 0,41	23,74 ± 0,46	24,31 ± 0,38	25,44	26,63	25,62	23,03
<i>do**</i>	31,59 ± 0,43	24,48 ± 0,81	31,59 ± 0,43	24,98 ± 0,89	25,19 ± 0,82	22,71	29,57	21,69	26,39

Примечание. Здесь и в табл. 2: I—X — участки; I—V — M ± m, VI—IX — M; \* % длины тела; \*\* % длины головы.

2. Сравнение выборок *P. ranga* по критерию Стьюдента

Признаки	$t_d$ между выборками									
	I-II	I-III	I-IV	I-V	II-III	II-IV	II-V	III-IV	III-V	IV-V
<i>l</i>	0,03	-0,04	-0,16	-0,29	-0,06	-0,18	-0,31	-0,12	-0,24	-0,14
<i>H</i>	-8,15**	-0,15	-7,63**	-6,97**	8,32**	0,00	0,61	-7,74**	-7,07**	0,58
<i>h</i>	-5,60**	-0,44	-5,38**	-4,92**	4,78**	-0,07	0,24	-4,63**	-4,22*	0,29
<i>aD</i>	-1,85	-0,27	-1,49	-1,10	1,29	0,24	0,67	-1,02	-0,68	0,40
<i>PV</i>	-1,04	0,02	-1,25	-0,40	1,20	-0,49	0,65	-1,34	-0,47	0,96
<i>VA</i>	-1,05	1,51	-0,63	-1,15	2,57*	0,40	-0,14	-2,13*	-2,62*	-0,53
<i>pl</i>	4,69*	0,66	3,24*	3,04*	-4,05**	-0,38	-0,51	2,74*	2,55*	-0,12
<i>ID</i>	-1,33	-0,43	-1,80	-1,74	1,03	-0,42	-0,44	-1,53	-1,47	-0,04
<i>hD</i>	7,36**	-1,26	6,67**	6,86**	-8,01**	-0,13	0,02	7,35**	7,53**	0,15
<i>hA</i>	8,37**	-1,73	7,83**	7,47**	-10,38**	0,31	0,47	9,56**	9,04**	0,17
<i>IP</i>	-0,77	-1,29	-1,09	-0,81	-0,48	-0,31	-0,04	0,17	0,43	0,26
<i>c</i>	-0,61	-0,91	-0,53	0,11	-0,39	0,07	0,70	0,44	0,99	0,63
<i>do</i>	6,38**	-0,30	5,71**	5,74**	-6,24**	-0,56	-0,38	5,62**	5,66**	0,16

\*  $p \leq 0,05$ ; \*\*  $p \leq 0,001$ .



2. Распределение популяций *P. parva* в пространстве главных компонент по совокупности 12 пластических признаков. Здесь и на рис. 3: 1 — Дунай; 2 — Днестр; 3 — Нижний Днепр; 4 — Амур; 5 — Кременчугское водохранилище; 6 — Рось; 7 — Псел; 8 — Беляковское водохранилище; 9 — Клебан-Быкское водохранилище.

Псла и Роси, и третий — из Кременчугского, Клебан-Быкского и Беляковского водохранилищ.

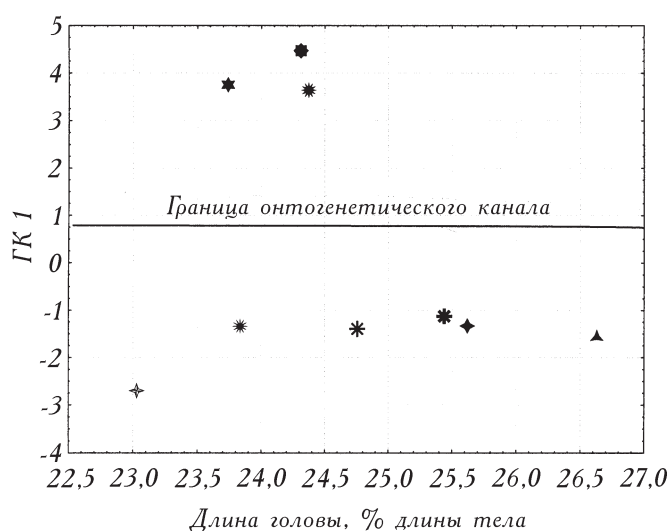
Анализ собственных значений компонент (табл. 3) свидетельствует, что наибольший вклад в дифференциацию по первой компоненте имеют внешние морфологические признаки, характеризующие пропорции тела и высоты плавников, такие как  $H$ ,  $h$ ,  $pl$ ,  $aD$ ,  $PV$ ,  $ID$ ,  $hD$ ,  $hA$ . По второй компоненте основной вклад в дифференциацию вносят различия по признакам, характеризующим соотношение частей тела:  $VA$  и  $do$ .

Анализ взаимосвязей собственных значений первой главной компоненты с длиной головы (рис. 3) показывает, что происходит формирование независимого скаттера, состоящего из выборок из Кременчугского, Беляковского и Клебан-Быкского водохранилищ.

Установленные особенности позволяют предполагать, что у *P. parva* существует как минимум два креода (алгоритма) развития [17] или два так называемых онтогенетических канала [8]. Формирование независимых скаттеров с отчетливым хиатусом при анализе взаимосвязи ГК1 с индексом длины головы свидетельствует о реализации двух алгоритмов развития с четкой приуроченностью к озеровидному или речному биотопу. Наблюдается выделение сугубо «озерной» группы по пропорциям тела и длинам плавников [22].

**3. Собственные значения 1-й и 2-й компонент у индексов морфологических признаков *P. parva* исследуемых водоемов**

Признаки	Первая главная компонента	Вторая главная компонента
<i>H</i>	0,93	0,31
<i>h</i>	0,96	0,25
<i>pl</i>	-0,92	-0,15
<i>aD</i>	0,78	-0,53
<i>PV</i>	0,85	-0,30
<i>VA</i>	0,04	0,88
<i>ID</i>	0,88	-0,07
<i>hD</i>	-0,92	-0,21
<i>hA</i>	-0,75	-0,57
<i>IP</i>	-0,64	0,62
<i>c</i>	-0,24	-0,05
<i>do</i>	-0,33	-0,86



3. Двумерное распределение особей. По оси абсцисс — длина головы (*c*), % длины тела (*l*); по оси ординат — значения первой главной компоненты (ГК1).

Вероятнее всего, в процессе натурализации *P. parva* в разнотипных водоемах Украины шел процесс адаптации к специфическим условиям обитания, что отобразилось на его внешнем облике. То есть, в русловых водоемах и реках, с одной стороны, и озеровидных водоемах — с другой, реализуются два разных алгоритма развития по пропорциям тела и высотам плавников, обеспечивающих лучшую выживаемость и приспособленность к разным условиям существования. По нашему мнению, эти две программы развития можно называть соответственно «речной» и «озеровидной».



Исходя из установленных значений морфологических индексов тела [1, 2, 9], можно констатировать, что особи, имеющие «речной» креод или алгоритм развития, характеризуются определенным набором признаков, способствующих их выживанию в лотических условиях. Так, за счет уменьшения таких морфологических показателей, как наибольшая и наименьшая высоты тела, снижается лобовое сопротивление воды [1]. Анализ морфометрических показателей плавников указывает на усиление роли всех четырех функционально-специфических зон [2]. Так, усиление зоны передних рулей обеспечивается увеличением высоты парных грудных плавников, увеличение длин оснований и высот спинного и анального плавников свидетельствует об усилении функции зон несущих плоскостей, килей и стабилизаторов, а увеличение длины хвостового стебля усиливает его роль, как зоны локomotorных органов. Совместно эти признаки способствуют увеличению скорости перемещения рыб в водной толще, устойчивости и поворотам в среде с сильными течениями [2], что необходимо для более быстрого избегания крупных хищников (судака, жереха и др.) в русловых и речных экосистемах.

При реализации «озеровидного» креода развития особи характеризуются более высоким телом, что необходимо для быстрого выхода из-под пресса мелких хищников (окуня и бычковых). При этом, меньшие по сравнению с «речным» креодом длины оснований и высоты спинного, анального и грудных плавников свидетельствуют об уменьшении нагрузки на соответствующие функционально-специфические зоны, что, вероятно, объясняется меньшим прессом крупных хищников и более слабыми течениями в озеровидных участках водоемов.

### Заключение

Сравнение пластических признаков *P. parva* в водоемах Украины позволило обнаружить принципиальные различия в программах развития особей, реализуемых в лотических и лентических экосистемах, на основании которых были выделены «речная» и «озеровидная» программы (креоды). Они различаются по высотам тела и плавников, длинам оснований плавников и хвостового стебля. Установленная направленность морфологических изменений тесно связана с особенностями плавательной активности рыб в разных условиях среды. Наличие подобных тенденций свидетельствует об успешном приспособлении *P. parva* к новым условиям обитания. В реках Псел и Рось, как и в Дунае, Днестре, нижнем Днепре и Амуре реализуется «речная» программа развития, а в Кременчугском, Беляковском и Клебан-Быкском водохранилищах — «озеровидная».

Таким образом, у амурского чебачка может быть реализован один из двух креодов — «речной» или «озеровидный», наиболее оптимально приспособленный к условиям обитания. Реализация «речного» креода позволяет рыбам активнее двигаться, противостоять течениям и совершать более быстрые броски при нападении крупных хищников. «Озеровидный» креод обеспечивает большую высокотелость, что позволяет молодежи *P. parva* быстрее выйти из-под пресса мелких хищников.

\*\*

Проаналізовано особливості змін морфотипу *Pseudorasbora parva* — одного з найбільш успішних інвайдерів Центральної та Східної Європи за пластичними ознаками. Виявлено два різних канали розвитку: у річках Пслі, Росі, Дунаї, Дністрі, у пониззі Дніпра і Амурі реалізується одна програма розвитку *P. parva*, а у Кременчуцькому, Біляківському та Клебан-Бикському водосховищах — інша. Запропоновано визначати їх як «річкову» та «озероподібну» програми, які забезпечують краще пристосування до умов існування.

\*\*

*Peculiarities in morphotype changes of Pseudorasbora parva, one of the most successful invaders of the Central and Eastern Europe by morphometric signs were analyzed. Two different development channels were found: in the rivers Psel, Ros', Danube, Dniester, in the lower Dnieper and Amur one ontogenetic program was realized and in Kremenchug, Bilyaky and Kleban-Byk reservoirs — another. They were suggested to be identified «river-like» and «lake-like» programs, which provide better adaptation to the habitat conditions.*

\*\*

1. Алеев Ю. Г. Нектон. — Киев: Наук. думка, 1976. — 392 с.
2. Алеев Ю. Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопр. ихтиологии. — 1957. — № 8. — С. 55—76.
3. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — Ч. 1. — 468 с.
4. Бурмакин Е. В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИОРХ. — 1963. — Т. 53. — С. 317.
5. Веригин Б. В. Перевозка молоди белого амура и толстолобика // Рыб. хоз-во. — 1952. — Т. 9. — С. 39—41.
6. Вовк П. С. Биология дальневосточных растительноядных рыб и их хозяйственное использование в водоемах Украины. — Киев: Наук. думка, 1976. — 248 с.
7. Методика збору і обробки іхтіологічних і гідробіологічних матеріалів з метою визначення лімітів промислового вилучення риб з великих водосховищ і лиманів України № 166. Затв. наказом Держкомрибгоспу України від 15.12.1998. — К., 1998. — 47 с.
8. Мина М. В. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. — 2001. — Т. 32, № 6. — С. 471—476.
9. Митрофанов В. П. Экологические основы морфологического анализа рыб. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. — 35 с.
10. Мовчан Ю. В., Козлов В. И. Морфологическая изменчивость и некоторые черты экологии чебачка (*Pseudorasbora parva*) в водоемах Украины // Гидробиол. журн. — 1978. — Т. 13, № 5. — С. 42—48.
11. Мухачева В. А. К биологии амурского чебачка (*Pseudorasbora parva* Temminck et Shlegel) // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг. — 1950. — Т. 1. — С. 365—374.
12. Новицкий Р. А., Кочет В. Н., Христов О. А., Ущатовский И. П. Экзотические рыбы на водоемах Днепропетровской области // Рыб. хоз-во Украины. — 2002. — № 3—4. — С. 16.

13. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
14. Сухойван П. Г., Вятчанина Л. И. Рыбное население и его продуктивность // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 136—173.
15. Филь С. А. Морфометрия и уровенный режим Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. — 1969. — Вып. 8. — С. 3—10.
16. Чепурнов В. С., Кубрак И. Ф. О прошлом, настоящем и будущем состава ихтиофауны Кучурганского водохранилища // Материалы совещ. по пробл. «Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны Европейской части СССР» (Краткое содерж. докл.). — Кишинев, 1965. — С. 284—288.
17. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. — М.: Наука, 1982. — 383 с.
18. Fear K. K., Price T. The adaptive surface in ecology // *Oikos*. — 1998. — Vol. 82, N 3. — P. 440—448.
19. Gozlan R. E., Pinder A. C., Shelley J. Occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in England // *J. Fish Biol.* — 2002. — Vol. 61. — P. 289—300.
20. Mayr E. Animal species and evolution. — Cambridge: Harvard Univ. press, 1963. — 797 p.
21. Slynko Yu. V., Dgebuadze Yu. Yu., Novitskiy R. A., Kchristov O. A. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian basin: composition, vectors, invasion routes, and rates // *Rus. J. Biol. Invasions*. — 2011. — Vol. 2, N 1. — P. 49—59.
22. Tissot B. N. Geographic variation and heterochrony in two species of cowries (genus *Cypraea*) // *Evolution*. — 1988. — Vol. 42, N 1. — P. 103—117.
23. West-Eberhard M. J. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny: a review // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1986. — Vol. 83. — P. 1388—1392.
24. Williams D. G., Mack R. N., Black R. A. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity // *Ecology*. — 1995. — Vol. 76. — P. 1569—1580.

<sup>1</sup> Днепропетровский национальный университет

<sup>2</sup> Институт рыбного хозяйства НААН, Киев

Поступила 01.09.14