

УДК 591.9:574.5(285.33)(282.247.32)

Ю. В. Плигин, С. Ф. Матчинская, Н. И. Железняк,
М. И. Линчук

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ
МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЭКОСИСТЕМАХ
ВОДОХРАНИЛИЩ р. ДНЕПРА В МНОГОЛЕТНЕМ
АСПЕКТЕ**

В работе на материалах собственных исследований и литературных данных анализируются предпосылки и последствия многолетнего процесса распространения в водохранилищах р. Днепра макробеспозвоночных в результате интродукций чужеродных видов и инвазии.

Ключевые слова: акклиматизация, водохранилища, Днепр, инвазия, интродукция, макробеспозвоночные, минерализация, чужеродные организмы.

Во второй половине XX в. экосистема Днепра претерпела радикальные изменения в процессе создания каскада водохранилищ. На расстоянии почти 1000 км крупнейшая река Украины с 1934 по 1972 г. была трансформирована в систему шести крупных сопряженных водохранилищ, преимущественно озерно-долинного типа. В этих водоемах скорость течения снизилась с 1,0—1,5 до 0,2—0,5 м/с, а в верхних бьефах — до 0,01—0,02 м/с. За счет седиментации взвешенных веществ минерального и органического происхождения началось заиление песчаных отложений затопленного русла, что привело к элиминации из состава зообентоса псаммореофильных организмов. В то же время огромные пространства залитой водохранилищами суши в первые месяцы вообще были лишены бентосных организмов и лишь впоследствии начали заселяться за счет биофондов водоемов придаточной системы реки.

Днепровские водохранилища создавались как водоемы комплексного назначения, в том числе и как рыбохозяйственные. В целях повышения разнообразия и продуктивности кормовых ресурсов бентоядных рыб в 1947—1949 и 1956—1966 гг. были проведены широкомасштабные мероприятия по интродукции беспозвоночных понто-каспийского фаунистического комплекса с целью их акклиматизации в уже существующие и районы проектируемых водохранилищ Днепра [35].

Выбор этой группы организмов для интродукции был обусловлен чрезвычайно высокими показателями обилия их популяций в низовьях рек кас-

пийского и черноморского бассейнов, способностью жить в пресных водах, доступностью как кормовых объектов для бентоядных рыб [27]. После создания Днепровского водохранилища в 1934 г. и в ходе проектирования других водохранилищ на Днестре было установлено с подтверждением соответствующими материалами гидрохимических исследований, что «по ряду свойств существующие в южной части СССР водохранилища напоминают лиманы больших южнорусских рек. Этими свойствами будут обладать и новостроящиеся водохранилища — Каховское и другие» [10]. То есть прогнозировалось, что экологические условия в этих водохранилищах и наличие незаселенных бентосными организмами затапливаемых участков суши предоставят понто-каспийским беспозвоночным благоприятные условия для успешной акклиматизации.

Цель настоящей работы — обобщение многолетних данных по распространению чужеродных видов макробеспозвоночных в экосистемах водохранилищ Днепра в результате интродукционных мероприятий, инвазионного процесса, а также выявление экологических предпосылок этого явления.

Материал и методика исследований. В работе использованы результаты обработки проб макрозообентоса, собранных на акваториях днепровских водохранилищ, начиная с 1971 г. до настоящего времени. Пробы отбирались на глубоководных акваториях дночерпателями Петерсена и ДЧС-100, а на мелководье — штанговым пневматическим дночерпателем с площадью захвата приборов 100 см². Грунт промывали через сито из газа № 23, остаток фиксировали 10%-ным формальдегидом. При камеральной обработке проб использовали бинокулярную лупу МБС-9 и микроскоп МБИ-3. Идентификацию организмов проводили по определителям [31, 32]. Гидрохимические анализы выполняли по общепринятым методикам [1, 23]. В статье использовали ретроспективные данные по распространению понто-каспийских беспозвоночных в водохранилищах Днепра и многолетней динамике некоторых гидрохимических показателей.

Результаты исследований и их обсуждение

В нижнем Днепре, естественной северной границей которого считаются Днепровские пороги, по материалам научных публикаций начала XX в., касающихся исследований зообентоса, обнаружено 35 видов макробеспозвоночных понто-каспийского комплекса [2, 3, 6, 26]. В среднем Днепре, на участке от порогов до Киева, в эти же годы отмечается, как правило, 4 вида: *Dreissena polymorpha* Pallas, *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing), *Corophium curvispinum* G. O. Sars, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz [3, 4, 20, 39]. Такой резкий контраст в представительстве понто-каспийских видов на этих участках Днепра может свидетельствовать о том, что нижний Днепр является неотъемлемым элементом Западно-Черноморской лиманной провинции Понто-Каспийской области [28]. Именно из водоемов этого региона отбирался материал для акклиматизации в среднем Днепре.

Целенаправленно интродуцировались преимущественно гаммариды и мизиды, значительно реже — полихеты, моллюски, кумовые. При массовом

отлове конкретных видов-интродуцентов обязательно захватывались и другие, более малочисленные представители понто-каспийской фауны (полихеты, корофииды, кумовые, моллюски), а также чисто пресноводные организмы, что редко отображалось в соответствующих научных публикациях [11, 13, 29].

О масштабах интродукционных мероприятий в Днепр и его водохранилища свидетельствуют такие данные: в течение 1956—1957 гг. в Каховское водохранилище из Днепровского лимана, дельты и р. Ингулец было перевезено 21,7 млн. ос. гаммарид и корофиид, 12 млн. ос. мизид и кумовых, 0,8 млн. ос. полихет, 1,45 млн. ос. моллюсков. Среди них массовыми были *Pontogammarus robustoides* (G. O. Sars), *Pontogammarus maeoticus* (Sowinskyi), *Paramysis intermedia* (Cherniavsky). Однако кроме этих видов в значительно меньшем количестве зарегистрировано еще 8 видов гаммарид, 4 — корофиид, 3 — мизид, 4 — кумовых, 3 — полихет [38]. Причем большинство видов из этой группы были аборигенными для участка нижнего Днепра, где впоследствии было создано Каховское водохранилище [25].

Подобные мероприятия проводились в 1963—1966 гг. на многих участках среднего Днепра и с другими видами [11—13, 29, 35]. В первые 2—3 года наиболее успешно акклиматизировались гаммариды родов *Pontogammarus*, *Dikerogammarus* и мизиды родов *Paramysis* и *Limnomysis*, которые сформировали в зонах интродукций устойчивые популяции с активным расширением зон локализации [12, 17, 19, 30]. Однако через 10—15 лет после интродукций и позже в водохранилищах начали распространяться беспозвоночные, которые могли быть вселены в незначительном количестве как компоненты ценозов «официальных» интродуцентов, а также расселяющиеся самостоятельно в процессе миграции на новые биотопы в составе обрастаний днища судов, в балластных водах, в изымаемом грунте подводных карьеров [15, 34, 35, 37].

По нашему мнению, организмы, расселяющиеся без установленного факта участия в этом процессе человека, следует отнести к категории инвазивных. В контексте данной статьи к инвазивным мы относим все виды макробеспозвоночных, расширяющих свои ареалы, но которые не были объектами плановых интродукций в конкретный водоем.

По данным таблицы можно проследить сроки первых находок понто-каспийских и других чужеродных видов беспозвоночных в ходе гидробиологических исследований, что вполне может быть соотнесено с темпами распространения этих видов в днепровских водохранилищах.

Как указывалось ранее, в нижнем Днепре, входящем в Понто-Каспийскую область, с начала XX в. было зарегистрировано 35 видов макробеспозвоночных этой группы. После создания Каховского водохранилища и до настоящего времени в составе его макрозообентоса отмечено появление лишь 11 видов вселенцев. В вышележащих водохранилищах за годы их существования появилось от 14 до 30 новых видов макробеспозвоночных, в результате акклиматизационных мероприятий или вследствие инвазионного процесса.

Обнаруженный в Днепровском водохранилище в 1964 г. понто-каспийский гидроид *C. caspia* был впервые зарегистрирован в вышерасположенном Днепродзержинском водохранилище через 16 лет, а в Кременчугском — еще позже — через 28 лет. Колонии этого гидроида встречались на створках дрейссены локально — в устьевых зонах рек Самары, Ворсклы, Орели, Сулы, Красной, несущих воды с повышенным уровнем минерализации (600—3000 мг/дм³) [5, 14].

Распространение трех видов полихет резко различалось по скорости освоения ими водохранилищ Днепра. *M. caspia* была обнаружена в Самарском заливе Днепровского водохранилища только через 40 лет после ее регистрации в Каховском.

Весьма активно распространилась вверх по каскаду водохранилищ *H. invalida* (см. таблицу). Примечательно, что первые находки этой полихеты были зафиксированы в Кременчугском и Киевском водохранилищах, а также на верхнем Днепре (район г. Славутича), на глубоководных участках после проведения широкомасштабных дноуглубительных работ. Необходимо отметить, что *H. invalida* официально не интродуцировалась. В новых местообитаниях она, видимо, получила благоприятные условия для развития после антропогенного разрушения существовавших ценозов макрозообентоса и их биотопов. Наше предположение вполне согласуется с мнением о том, что «... виды, проникнув на новую территорию, попадают в биотопы (как правило, искусственные), в которых лимитирующее их распространение факторы выражены слабее, чем в целом по территории» [37, с. 43], что способствует успешному освоению новым инвазивным видом (инвайдером) нового местообитания. Встречаемость *H. invalida* в разных водохранилищах в начале 1990-х гг. составляла 19—68%, а биомасса — 0,40—2,50 г/м² [34]. По данным 2010 г., в Киевском водохранилище после зимней гипоксии ее встречаемость достигала 20% при биомассе 0,12 г/м².

Значительно позднее (через 5—25 лет) в средних и верхних днепровских водохранилищах расселилась *H. kowalewskyi*. Она обитает практически в тех же биотопах, что и *H. invalida*. В период детальной съемки макрозообентоса Кременчугского водохранилища в 1994 г. ее встречаемость составила 42%, хотя эта полихета была впервые обнаружена лишь в 1984 г., что свидетельствует о ее мощном репродукционном потенциале. Средняя биомасса *H. kowalewskyi* в этот период составляла 0,22 г/м².

Интересный «скачок» вверх по каскаду водохранилищ совершил моллюск *F. esperi*, который впервые был найден в заливе верхней части Каневского водохранилища среди зарослей *Potamogeton perfoliatus* и *Ceratophyllum demersum*, на месте стоянки судов, совершавших круизные рейсы от Киева до Херсона. Очевидно, что этот моллюск, распространенный в нижнем Днепре, попал в Каневское водохранилище в составе обрастания судов, осуществлявших в ходе круизов «зеленые» стоянки у берегов на мелководье.

Наиболее быстрое распространение вверх по каскаду днепровских водохранилищ получила *D. bugensis* (см. таблицу), в значительной мере вытеснив *D. polymorpha*, которая особенно широко расселилась по акватории каждого

из водохранилищ в первые годы их существования [33]. Последующее беспрецедентное распространение *D. bugensis* в другие водотоки и водоемы из Днепра, который фактически впервые был охарактеризован как инвазийный коридор, было спрогнозировано П. А. Журавлем еще в 1971 г.: «... а дальше — через Каневское и Киевское водохранилища, а также системы Припяти и Немана — путь (авт. *D. bugensis*) в Прибалтику, Балтийское море и водоемы Западной Европы» [12, с. 126].

В начале XXI в. в ценозах дрейссены профундальной зоны всех днепровских водохранилищ до 95% особей составляла *D. bugensis*. В литорали и в ценозах зоофитоса представительство *D. polymorpha* достигало 15—25%.

В Киевском водохранилище ценоз $\frac{D. bugensis + D. polymorpha}{\text{пелоконхиофильный}}$, занимающий площадь 238,86 км² (25,5% акватории), имел в конце 1990-х годов биомассу 1592,84 г/м², 99,7% которой составляли дрейссены.

Непростая ситуация складывается с распространением в днепровских водохранилищах моллюсков семейства Cardiidae (подсемейства Limnocardiinae), в частности рода *Hypanis* (Monodasna). До создания водохранилищ эти моллюски обитали в дельте Днепра и Днепровско-Бугском лимане [25]. Из публикаций известно, что в Днепровское и Каховское водохранилища интродуцировались в 1948—1959 гг. *H. colorata*, *H. pontica* и *H. laeviuscula fragilis* [10—13, 25]. В Кременчугское водохранилище вселялась только *H. colorata* в 1966 г. [29]. Первые находки живых особей моллюсков этого рода были отмечены лишь через 10 лет в Днепровском и спустя 20 лет — в Кременчугском водохранилище. Причем в обоих случаях они обнаружены в устьевых акваториях притоков (Самара, Сула), несущих воды с повышенным уровнем минерализации (900—3000 мг/дм³), при повышенном содержании хлоридов и сульфатов [5, 14]. Моллюски были идентифицированы как *H. colorata*. Достоверное подтверждение акклиматизации *H. pontica* отсутствует [12]. В то же время несколько неожиданно на акватории средней части Кременчугского водохранилища отмечено распространение *H. laeviuscula fragilis*, официальных сведений об интродукции которой также не имеется. Возможно, что при массовой интродукции моллюсков недостаточно полно был установлен видовой состав вселяемого материала. Не исключено также, что в процессе многолетней адаптации интродуцированных кардиид к новым условиям обитания могли возникнуть вариации фенотипических признаков, что затрудняет видовую диагностику. В сложившейся ситуации считаем необходимым проведение более тщательной идентификации моллюсков рода *Hypanis* в днепровских водохранилищах.

Из восьми видов мизид, большинство из которых было интродуцировано в днепровские водохранилища, лишь два вида — *P. lacustris* и *L. benedeni* — в первые годы после вселения начали формировать устойчивые популяции и активно расселяться по акваториям водоемов-реципиентов (см. табл. 1). Если *P. lacustris* обитает преимущественно на открытых глубоководных акваториях водохранилищ, то *L. benedeni* предпочитает мелководные биотопы с зарослями погруженных высших водных растений. Последний вид встречается даже на притеррасных заболачивающихся участках мелководий, где

Датировка первых данных о регистрации чужеродных видов макробеспозвоночных в днепровских водохранилищах

Виды	Киевское	Каплевское	Кременчугское	ДнепроДзержинское	Днепровское (Запорожское)	Каховское
<i>Cordylophora caspia</i> Pallas	—	1992*	1992*	1980*	1964 [11]	1955 [18]
<i>Hypania invalida</i> Grube	1977 [17]	1983*	1980*	1977*	1949 [25]	(1923) [2]
<i>Hypaniola kowalewskyi</i> Grimm	2004*	1992*	1984*	1981*	1956 [11]	1956 [11]
<i>Manajunkia caspia</i> Annenkov	—	—	—	—	1994*	(1951) [18]
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm	—	1999*	1994*	1994*	1992*	(1923) [2]
<i>Micromelania lincta</i> Millet	—	—	—	—	—	(1937) [25]
<i>Fagotia esperi</i> Ferussac	—	2000*	—	—	(1928) [9]	(1923) [2]
<i>Dreissena bugensis</i> Andrusov	1971 [17]	(1972) [17]	1967 [29]	1964 [22]	1941 [25]	(1937) [25]
<i>Hypanis colorata</i> (Eichwald)	—	—	1980*	1981*	1971 [21]	(1923) [2]
<i>Hypanis laeviuscula fragilis</i> (Milachevich)	—	—	1981*	1981*	1977*	?
<i>Hypanis pontica</i> Eichwald	—	—	—	—	?	?
<i>Hemimysis anomala</i> G. O. Sars	—	—	—	—	1960 [12]	—
<i>Limnomysis benedeni</i> Cherniavsky	1981*	1979*	1981*	(1950) [10]	1950 [10]	(1924) [6]
<i>Paramysis baeri bispinosa</i> Martynov	—	—	—	—	—	(1924) [6]
<i>Paramysis intermedia</i> (Cherniavsky)	2006*	1994*	1992*	—	1937 [25]	(1924) [6]
<i>Paramysis kessleri sarsi</i> Derzhavin	—	—	—	—	—	(1924) [6]
<i>Paramysis lacustris</i> (Cherniavsky)	1966 [30]	(1950) [10]	(1950) [10]	(1962) [22]	1937 [25]	(1924) [6]
<i>Paramysis ullskyi</i> (Cherniavsky)	—	—	—	—	1935 [9]	(1924) [6]

Продолжение табл.

Виды	Киевское	Каневское	Кременчугское	Днепропетровское	Днепропетровское (Запорожское)	Каховское
<i>Katamysis warchowskyi</i> G. O. Sars	—	2001 [36]	—	—	2007 [15]	—
<i>Schizorhynchus eudorelloides</i> (G. O. Sars)	—	1997*	1994*	1994*	1954 [25]	(1937) [25]
<i>Schizorhynchus scabriusculus</i> (G. O. Sars)	—	1994 [36]	1992*	1992*	1982*	(1937) [25]
<i>Pterocuma pectinata</i> (Sowinskyi)	—	1988*	1986*	1981*	1983*	(1923) [2]
<i>Pterocuma rostrata</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	1994*	1990*
<i>Pseudocuma cercaroides fluviatilis</i> Martynov	—	1984*	1980*	1977*	1946 [11]	(1937) [25]
<i>Synurella ambulans</i> (Müller)	—	—	—	—	2000 [40]	—
<i>Rivulogammarus kischineffensis</i>	—	—	—	—	2000 [40]	—
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	—	1955 [18]
<i>Chaetogammarus warchowskyi</i> (G. O. Sars)	1984*	1992*	1980*	1977*	1953 [21]	1955 [18]
<i>Gmelina kusnetzowi</i> (Sowinskyi)	—	—	1985 [7]	1983 [7]	1983 [7]	—
<i>Gmelina pusilla</i> G. O. Sars	—	—	—	—	—	1955 [18]
<i>Amathillina cristata</i> G. O. Sars	—	—	—	1977*	1937 [25]	(1924) [6]
<i>Iphigenella andrussowi</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	1955 [25]	(1937) [25]
<i>Dikerogammarus haemobaphes fluviatilis</i> A. Martynov	1976*	1975 [19]	1961 [29]	(1937) [25]	(1928) [9]	(1924) [26]
<i>Dikerogammarus villosus bispinosus</i> A. Martynov	1976*	1979*	(1951) [16]	(1937) [25]	(1928) [9]	(1924) [26]
<i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin)	—	—	1984 [7]	1983 [7]	—	1982 [7]
<i>Pontogammarus crassus</i> (G. O. Sars)	1966 [16]	1979*	1961 [29]	(1954) [29]	(1928) [9]	(1924) [26]

Продолжение табл.

Виды	Киевское	Каневское	Кременчугское	Днепродзержинское	Днепропетровское (Запорожское)	Каховское
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinskyi)	—	1983*	1982*	1983*	1956 [7]	1956 [18]
<i>Pontogammarus obesus</i> (G. O. Sars)	1976*	1975 [10]	1961 [29]	1964 [22]	(1928) [9]	(1924) [26]
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars)	1966 [17]	1979*	1961 [29]	(1937) [25]	(1928) [9]	(1924) [26]
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sowinskyi)	—	—	—	—	—	1937 [25]
<i>Pontogammarus subnudus</i> (G. O. Sars)	—	—	1981 [7]	—	1982 [7]	—
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	—	(1937) [25]
<i>Stenogammarus macrurus</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	—	(1937) [25]
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars)	1989 [7]	—	1977 [7]	—	—	1955 [18]
<i>Talorchestia deshayesii</i> (Audouin)	—	—	—	—	—	1986 [8]
<i>Corophium chelicorne</i> G. O. Sars	—	—	—	—	—	(1924) [2]
<i>Corophium mucronatum</i> G. O. Sars	?	—	—	—	—	—
<i>Corophium nobile</i> G. O. Sars	—	—	—	—	—	(1937) [25]
<i>Corophium robustum</i> G. O. Sars	1977 [17]	1979*	1977 [17]	1964 [12]	1949 [12]	(1937) [25]
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov	—	1994*	1990*	(1949) [12]	(1928) [9]	(1928) [9]
<i>Eurycheir sinensis</i> (Milne-Edwards)	—	—	—	—	2002 [40]	2003 [40]
<i>Rhithropanopeus harrisi tridentata</i> (Maitland)	—	—	—	—	2009 [40]	—
Всего видов	14	23	27	25	37	42

Пр и м е ч а н и е. «—» — вид не отмечался, «?» — наличие вида требует подтверждения; в круглых скобках отмечены годы нахождения вида до создания водохранилища; * Данные Ю. В. Плигина.

содержание кислорода в ночное время может снижаться до 10—15% насыщения.

В последние 5—10 лет резко расширили свой ареал *P. intermedia* и *K. warpachowskyi*. Первый вид вселялся в приток Днепра второго порядка — р. Сейм еще в 1955 г. [35], и многие годы информация о его приживании отсутствовала. Второй вид официально не интродуцировался. А сравнительно недавно он обнаружен в Днепровском (2007 г.) [15] и Каневском (2001 г.) [36] водохранилищах. Вероятно, эта мизиды обитает в Кременчугском и Днепродзержинском водохранилищах, но на этих водоемах специальные гидробиологические исследования не проводили уже более 20 лет. Скорее всего, оба вида были вселены в днепровские водохранилища в ходе многочисленных интродукций других видов мизид, но в небольшом количестве, что усложнило и удлинило этапы их эколого-физиологических адаптаций к условиям новых местообитаний. В то же время такие виды, как *H. anomala*, *P. kessleri sarsi*, *P. ullskyi*, за все годы существования водохранилищ практически не вышли за пределы природных ареалов (см. таблицу).

Совершенно новой группой беспозвоночных в фауне днепровских водохранилищ (за исключением Каховского) являются ракообразные отряда Сипасеа. Эти мелкие нектобентосные ракообразные лишь один раз целенаправленно интродуцировались в Днепровское водохранилище [35]. Тем не менее, по состоянию на 2013 г. четыре вида из пяти постепенно распространились во все водохранилища, кроме Киевского. Наиболее активно за очень короткий период (1981—1988 гг.) произошла инвазия и полноценная акклиматизация *P. pectinata*. Ее встречаемость в последние годы в Кременчугском водохранилище достигала 25—32%, тогда как у других видов — не более 3—5%. В то же время численность и биомасса *P. pectinata* невелики — в пределах 35—42 экз/м² и 0,08—0,11 г/м². Не вызывает сомнения, что кумовые проникли в экосистемы средних и верхних днепровских водохранилищ в качестве примеси к интродуцированным гаммаридам и мизидам.

В настоящее время в бентосе водохранилищ обширно представлены амфиподы сем. Gammaridae (20 видов) и сем. Sogorhiidae (5 видов) (см. таблицу). Интродуцировалось в массовом количестве в создаваемые водохранилища ограниченное число видов: *P. obesus*, *P. robustoides*, *P. maeoticus*, *D. villosus bispinosus*, *D. haemobaphes fluviatilis*, *Ch. warpachowskyi*, *I. andrussovi*, *G. pusilla*. Наиболее успешно прошла акклиматизация (зачастую в первые же годы после интродукций) у видов родов *Pontogammarus* и *Dikerogammarus*. Во всех водохранилищах (кроме Киевского) *P. maeoticus* освоил зону заплеска в песчаной литорали, сформировав популяции с биомассой до 120—150 г/м².

В ценозах дрейссен, занимающих значительные площади акваторий водохранилищ, биомасса *Ch. ischnus*, *D. haemobaphes fluviatilis* и *D. villosus bispinosus* в среднем составляет 2,5 г/м², причем первый вид доминирует в глубоководных ценозах. В то же время гаммариды родов *Stenogammarus*, *Gmelina*, *Iphigenella* довольно ограниченно представлены в составе зообентоса водохранилищ, и их находки имеют эпизодический характер.

Достаточно неравномерно в днепровских водохранилищах представлено сем. Corophiidae. Если *C. curvispinum* фиксировался исследователями еще в начале XX в. по Днепру, включая междуречье Днепра и Припяти [2, 39], то *C. robustum* начал часто регистрироваться только после создания водохранилищ. Несколько неожиданной (и требующий детального исследования обстоятельств) является находка в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС *C. micronatum* [36], поскольку этот вид ранее не указывался даже для низовьев Днепра [25, 27] и был зарегистрирован там лишь в 1990-е годы [28].

В начале 1990-х гг. в Кременчугском и Каневском водохранилищах обнаружен представитель отряда Isopoda — малозаметный рачок *J. sarsi*. При весьма изменчивой численности (50—3000 экз/м²) он встречается в друзах дрейссен, среди раковин отмерших моллюсков и в обрастании камней.

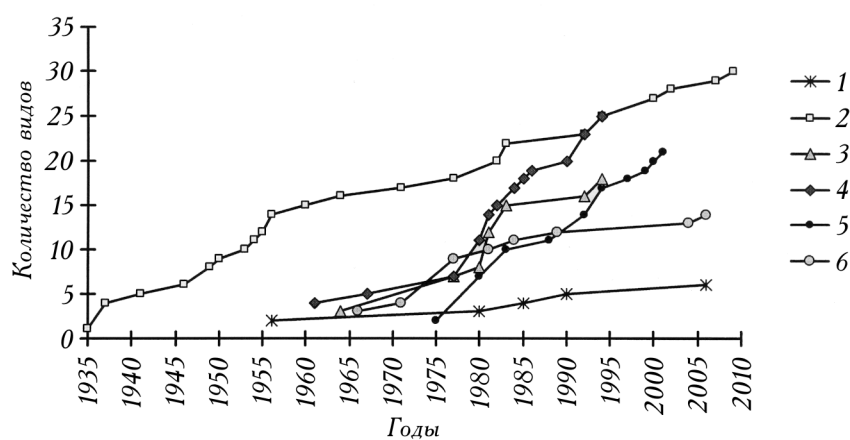
Особенное внимание привлекает появление в нижних водохранилищах Днепра типично морских организмов. Так, еще в 1986 г. [8] в заливах Каховского водохранилища на урезе воды среди нитчатых водорослей и гальки обнаружены поселения морской амфиподы, идентифицированной как *T. deshayesii*, что, видимо, нуждается в уточнении.

Почти сенсационными можно считать находки китайского мохнаторукого краба в Каховском и Днепровском водохранилищах и голландского крабика — в Днепровском [40].

В скорости распространения чужеродных видов макробеспозвоночных в водохранилищах Днепра (как интродуцированных, так и собственно инвазивных) и интенсивности этого процесса в отдельные периоды прослеживаются специфические черты и общие закономерности.

После создания на нижнем Днепре Каховского водохранилища видовой состав этого водоема за 50 лет обогатился лишь шестью видами (рисунок), в том числе двумя морскими (см. таблицу). Причиной такой слабости инвазионного процесса могла быть высокая насыщенность понто-каспийскими видами фауны нижнего Днепра еще до создания водохранилища и впоследствии — недостаточная степень повышения минерализации его водных масс [14], которая позволила бы развиваться в этом водоеме более галофильным гидробионтам.

Также невысокий уровень распространения чужеродных видов отмечается в самом верхнем водохранилище Днепра — Киевском. За 46 лет существования водохранилища здесь появилось лишь 14 видов понто-каспийских беспозвоночных при наличии четырех видов этой фаунистической группы на данном участке реки до создания водохранилища. Такой невысокий уровень распространения чужеродных беспозвоночных, несмотря на интродукционные мероприятия [35] и существенное повышение минерализации водохранилища, обусловлен неблагоприятным влиянием р. Припяти, несущей воды высокой цветности, с высокой концентрацией гуминовых веществ и низким содержанием кислорода, что в зимние месяцы часто приводит к длительной гипоксии [5, 14, 24], вызывающей гибель популяций оксифильных понто-каспийских организмов.



Динамика распространения чужеродных макробеспозвоночных в водохранилищах р. Днепр после их создания: 1 — Каховское; 2 — Днепровское; 3 — Днепродзержинское; 4 — Кременчугское; 5 — Каневское; 6 — Киевское.

Для внутрикаскадных водохранилищ закономерным является увеличение количества чужеродных видов беспозвоночных (см. рисунок), как интродуцированных, так и инвазивных, на фоне повышения общей минерализации их водных масс, при существенном росте содержания ионов Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} [14].

Для большинства внутрикаскадных водохранилищ характерно усиленное распространение чужеродных макробеспозвоночных в первые 5—15 лет их существования (см. рисунок). Причиной такого явления может быть постепенная стабилизация абиотических характеристик в новом водном объекте, а также эколого-физиологическая адаптация интродуцированных и инвазивных организмов к новым экологическим условиям. Своеобразным рекордсменом по принятию на свою акваторию чужеродных видов макробеспозвоночных является Днепровское водохранилище. За почти 80 лет существования этого водохранилища в составе его фауны появилось 30 новых видов макробеспозвоночных, в основном понто-каспийского комплекса (см. рисунок). Важным фактором такой массовой экспансии является связь Днепровского водохранилища через систему шлюзов с Каховским, входящим территориально в понто-каспийскую биогеографическую область.

Главной причиной прогрессирующего расселения вверх по каскаду водохранилищ (особенно в последние 20—25 лет) чужеродных видов беспозвоночных, в основном понто-каспийского фаунистического комплекса, кроме интродукционных мероприятий и инвазионного процесса следует признать изменение физико-химических и гидрологических характеристик водных масс Днепра после зарегулирования его плотинами ГЭС.

Так, в Кременчугском водохранилище общая минерализация повысилась до 350—400 мг/дм³ против 200—250 мг/дм³ до зарегулирования [14]. Важным, по нашему мнению, является изменение ионного состава воды в результате повышения содержания хлоридов и сульфатов. Такое повыше-

ние минерализации водных масс водохранилища прежде всего обусловлено поступлением высокоминерализованного стока малых рек, а также испарением с обширных акваторий водохранилищ.

Изменение соотношения в составе ионов связано как со спецификой эксплуатации каскада водохранилищ (чрезвычайно замедленный водообмен), так и с интенсивным антропогенным воздействием на водоемы, особенно на малые реки — притоки Днепра. Во многих из них в теплое время года вода переходит в класс карбонатно-натриевый (реки Тетерев, Стugna) или в гидрокарбонатно-магниевый (р. Красная), а вода р. Самары — даже в сульфатно-натриевый, с минерализацией до 3000 мг/дм³. Не удивительно, что первые находки *H. colorata* после ее интродукции в Кременчугское водохранилище были отмечены именно в Сульском заливе, минерализация водных масс которого достигает 800 мг/дм³ и более [5, 14]. То есть наблюдается тенденция к сближению солевого режима днепровских водохранилищ с аналогичными показателями Днепровско-Бугского лимана — исконного ареала понто-каспийских организмов. Таким образом, полностью оправдался прогноз П. А. Журавля [10], процитированный в начале статьи.

Также важным экологическим обстоятельством, способствующим распространению понто-каспийских и других солоноватоводных видов, следует считать резкое снижение цветности водных масс водохранилищ, обусловленной содержанием гумусовых веществ (гуминовых и фульвокислот). По данным Ю. М. Марковского [25] и нашим наблюдениям, понто-каспийские беспозвоночные отсутствуют или имеют незначительный уровень развития даже в пойменных водоемах низовий Днепра с высокими показателями цветности. Если в начальный период существования Киевского водохранилища цветность его вод в летний период могла достигать 200° [5, 24], то в августе 2007 г. эта величина составляла лишь 70°, а в Тетеревском заливе, где отмечалось формирование первых массовых популяций интродуцированных гаммарид и мизид, — всего 25°. Таким образом, гумусовые вещества как один из средообразующих компонентов водных экосистем, очевидно, играют важную роль на физиологическом уровне в существовании беспозвоночных понто-каспийского комплекса.

Заключение

Анализ распространения по каскаду водохранилищ Днепра чужеродных видов беспозвоночных, как интродуцированных, так и аутакклиматизантов, свидетельствует о различной степени инвазивности (как способности к быстрому освоению новых местообитаний и формированию устойчивых популяций с высокой плотностью) в пределах таксономических групп. Из девяти интродуцированных видов гаммарид акклиматизировалось семь видов. Наибольшее распространение и количественное развитие в составе бентоса почти во всех водохранилищах получили четыре вида: *D. haemobaphes fluviatilis*, *D. villosus bispinosus*, *P. crassus*, *P. maoticus*.

Только три вида мизид из восьми, обитающих в нижнем Днепре, — *P. lacustris*, *P. intermedia* и *L. benedeni* — распространились по всем днепровским водохранилищам и сформировали устойчивые популяции.

Анализ распространения чужеродных видов гидробионтов в днепровских водохранилищах свидетельствует о том, что виды-инвайдеры наиболее успешно осваивают и формируют высокопродуктивные популяции в нарушенных местообитаниях. Среди полихет, несмотря на крайнюю малоподвижность, наиболее быстро и широко распространилась по акваториям всех водохранилищ *H. invalida*, вообще не являвшаяся объектом плановых (официальных) интродукций. Так, первые находки *H. invalida* в Кременчугском и Киевском водохранилищах были приурочены к зонам крупных дноуглубительных работ, а в Каневском водохранилище *H. invalida* вошла в число субдоминантов ценоза на обширных акваториях верхней части водохранилища после разработки подводного песчаного карьера. Из моллюсков лишь *D. bugensis* в короткие сроки распространилась по всем водохранилищам и почти полностью вытеснила *D. polymorpha* в глубоководных биотопах.

В настоящее время условной границей экспансии инвазивных видов беспозвоночных по днепровскому инвазионному коридору можно считать плотину Киевской ГЭС. Так, в нижележащем Каневском водохранилище по данным за 2012 г. зарегистрировано 23 вида-вселенца макробеспозвоночных, а выше плотины — в Киевском водохранилище — всего 14 видов.

Со времени последних интродукций понто-каспийских беспозвоночных в днепровские водохранилища прошло около 50 лет. Тем не менее, почти каждое экспедиционное исследование на акваториях водохранилищ приносит сведения о появлении новых и расширении ареалов ранее обнаруженных видов беспозвоночных как понто-каспийского комплекса, так и морских видов из других биогеографических областей, не являвшихся объектами интродукционных мероприятий.

Такая продолжительность процесса акклиматизации некоторых интродуцированных и инвазивных видов беспозвоночных, скорее всего, связана с различным потенциалом физиологических адаптаций к экологическим условиям, формирующимся в водохранилищах Днепра на протяжении их существования.

**

Внаслідок інтродукції та інвазії, на тлі підвищення мінералізації та зниження рівня кольоровості водних мас, у різні водосховища р. Дніпра проникло та поширилось від 14 до 30 видів макробезхребетних (27 видів понто-каспійського комплексу та 3 морських).

**

Owing to introduction and invasion, on the background of increased mineralization and reduced water coloration, about 14—30 species (27 species of Ponto-Caspian macroinvertebrates and 3 marine) have invaded different water-reservoirs of the Dnieper and expanded there.

**

1. Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. — Л.: Гидрометеиздат, 1973. — 267 с.

2. Белинг Д.Е. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра // Тр. Всеукр. гос. Черномор.-Азов. науч.-пром. ст. — 1925. — Т. 1. — С. 1—72.
3. Бенинг А.Л. Об амфиподах окрестностей г. Киева // Тр. Днепров. биол. ст. — 1915. — № 2. — С. 90—101.
4. Бродский С.Я. Состояние рачьего промысла на Украине и перспектива его дальнейшего развития // Тр. НИИ пруд. и озерно-реч. рыб. хоз-ва. — 1952. — № 8. — С. 131—151.
5. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. — Киев: Наук. думка, 1979. — 292 с.
6. Державин А.Н. Новая мизида в бассейне Днепра // Тр. Всеукр. гос. Черномор.-Азов. науч.-пром. ст. — 1925. — 1. — С. 155—159.
7. Емельянова Л.В. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1994. — 144 с.
8. Емельянова Л.В., Плигин Ю.В. Находка *Talorchestia deshayesii* (Crustacea, Talitridae) в Каховском водохранилище // Вестн. зоологии. — 1987. — № 6. — С. 51.
9. Журавель П.О. Про стан представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу // Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст. — 1937. — Т. 2. — С. 149—160.
10. Журавель П.А. О формировании биологического режима водохранилищ юго-востока Украины и пути обогащения их естественных кормовых (для рыб) ресурсов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Днепропетровск, 1950. — 28 с.
11. Журавель П.А. Об акклиматизации фауны лиманно-каспийского типа в водохранилищах Украины // Гидробиол. журн. — 1965. — Т. 1, № 3. — С. 59—65.
12. Журавель П.А. О происхождении в Днепродзержинском водохранилище лиманно-каспийской фауны и перспективы увеличения там ее видового состава // Днепродзержинское водохранилище / Отв. ред. Г. Б. Мельников. — Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. ун-та, 1971. — С. 119—128.
13. Журавель П.А. Акклиматизация лиманно-каспийской фауны в водоемах СССР для обогащения кормовой базы рыб и усиления биофильтра // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тез. докл., Фрунзе, сент. 1972 г. — Фрунзе: Б. и., 1972. — С. 201—204.
14. Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журн. — 1998. — Т. 34, № 4. — С. 88—96.
15. Загубіженко Н.І. *Katamysis warpachowskyi* G. O. Sars, 1893 / Червона книга Дніпропетровської області (тваринний світ) / Під ред. О. Є. Пахомова. — Дніпропетровськ: Новий друк, 2011. — С. 40.
16. Зимбаевская Л.Н., Оливари Г.А., Ковальчук Т.В. Результаты и перспективы акклиматизации ракообразных в водохранилищах Днепровского кас-

- када // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тез. докл., Фрунзе, сент. 1972 г. — Фрунзе: Б. и., 1972. — С. 208—210.
17. *Зимбалева Л.Н., Сергеев А.И., Плигин Ю.В., Емельянова Л.В.* Современное состояние акклиматизированных беспозвоночных в водохранилищах Днепра // Итоги и перспективы акклиматизации рыб и беспозвоночных в водоемах СССР: Тез. докл., Махачкала, 23—25 сент. 1980 г. — М.: Б. и., 1980. — С. 50—52.
 18. *Каховське водоймище* / Під ред. Я. Я. Цееба. — К.: Наук. думка, 1964. — 304 с.
 19. *Ковальчук Т.В., Матчинская С.Ф.* Зообентос мелководий Каневского водохранилища в первые годы заполнения // Гидробиол. журн. — 1981. — Т. 17, № 4. — С. 104—105.
 20. *Коротун М.* Донна фауна р. Десни // Тр. Гідробіол. ст. Акад. наук УРСР. — 1937. — № 13. — С. 37—57.
 21. *Лубянов И.П.* Итоги реконструкции донной фауны среднего Днепра и Днепровского водохранилища // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл., Фрунзе, 10—15 мая 1963 г. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. — С. 257—259.
 22. *Лубянов И.П., Фатовенко М.А.* Первые этапы формирования донной фауны Днепродзержинского водохранилища // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев: Наук. думка, 1967. — С. 147—158.
 23. *Лурье Ю.Ю.* Унифицированные методы анализа вод. — М.: Химия, 1973. — 376 с.
 24. *Майстренко Ю.Г.* Органическое вещество воды и донных отложений рек и водоемов Украины (бассейн Днепра и Дуная). — Киев: Наук. думка, 1965. — 204 с.
 25. *Марковский Ю.М.* Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. 2. Днепровско-Бугский лиман. — Киев: Изд-во АН УССР, 1954. — 207 с.
 26. *Мартынов А.В.* Gammaridae Нижнего Днепра // Тр. Всеукр. гос. Черномор.-Азов. науч.-пром. ст. — 1925. — Т. 1. — С. 133—153.
 27. *Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — 288 с.
 28. *Мороз Г.Г.* Макрозообентос лиманов и низовьев Северо-Западного Причерноморья. — Киев: Наук. думка, 1993. — 188 с.
 29. *Оливари Г.А.* Результаты работ Института гидробиологии Академии наук Украинской ССР по акклиматизации и интродукции водных беспозвоночных // Акклиматизация животных в СССР: Тез. докл., Фрунзе, 10—15 мая 1963 г. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1963. — С. 278—280.
 30. *Оливари Г.А.* Макрозообентос Киевского водохранилища // Киевское водохранилище. — Киев: Наук. думка, 1972. — С. 364—388.
 31. *Определитель* фауны Черного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Т. 2. / Отв. ред. В. А. Водяницкий. — Киев: Наук. думка, 1969. — 536 с.
 32. *Определитель* фауны Черного и Азовского морей. Т. 3 / Под общ. руков. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. — Киев: Наук. думка, 1972. — 240 с.

33. *Плигин Ю.В.* Расширение ареала *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски, основные результаты их изучения: Автореф. докл. Сб. 6. Шестое Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, 7—9 февр. 1979 г. — Л.: Наука, 1979. — С. 222—224.
34. *Плигин Ю.В.* Полихеты понто-каспийского комплекса в бентосе водохранилищ Днепра // Природ. альманах. Сер. Биол. науки. — 2006. — Вып. 8. — С. 185—191.
35. *Плигин Ю.В., Емельянова Л.В.* Итоги акклиматизации беспозвоночных каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // Гидробиол. журн. — 1989. — Т. 25, № 1. — С. 3—11.
36. *Протасов А.А., Силаева А.А.* Контурные группировки в техно-экосистемах ТЭС и АЭС / Ин-т гидробиологии НАН Украины. — Киев, 2012. — 274 с.
37. *Сон М.О.* Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. — Одесса: Друк, 2007. — 132 с.
38. *Цееб Я.Я., Оліварі Г.А.* Вселення кормових безхребетних в Каховське водоймище // Доп. АН УРСР. — 1958. — № 3. — С. 330—333.
39. *Шарлемань Н.* Заметки о некоторых ракообразных Днепра // Русский гидробиол. журн. — 1922. — Т. 1, № 11—12. — С. 322—324.
40. *Novitsky R.A.* Morpho-ecological features of alien hydrobionts in the Dnieper reservoirs // The III Intern. Symp. «Invasion of alien species in Holartic. Borok — 3». Borok — Myshkin, October 5—9, 2010. — Yaroslavl, 2010. — P. 74.