

ВОДНЫЕ БИОРЕСУРСЫ И ИХ РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

DOI: 10.24143/2073-5529-2020-3-7-17
УДК 597-19(282.2)

АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА, ПРОБЛЕМЫ ИДЕНТИФИКАЦИИ И ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В БАССЕЙНЕ РЕКИ ВОЛГИ¹

*Д. П. Карабанов¹, Д. Д. Павлов¹, Э. В. Никитин², Ю. И. Соломатин¹,
Т. А. Кострыкина², А. К. Смирнов¹, И. А. Столбунов¹*

¹*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук,
Ярославская обл., пос. Борок, Российская Федерация*

²*Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии,
Астрахань, Российская Федерация*

Интенсивная хозяйственная деятельность человека во второй половине XX в., совпавшая с глобальными климатическими изменениями последних десятилетий, обусловила увеличение числа чужеродных видов рыб в водоемах и водотоках Волжского бассейна. Приводятся сведения о встречаемости видов-вселенцев в научных уловах в акваториях водохранилищ р. Волги, а также ее незарегулированного участка и дельты. Доля вселенцев в видовом составе изменялась от 8 до 32 % в зависимости от географии сбора проб. Отдельное внимание уделено причинам и путям расселения видов-вселенцев, а также изменениям в генетической структуре их популяций, имеющим место при акклиматизации к новым условиям. Для уточнения систематической принадлежности обнаруженных адвентивных видов предложено использовать комбинированный генетико-морфологический подход. Собранный материал может быть полезен при разработке методов борьбы с опасными либо нежелательными видами вселенцев, а также методов сдерживания роста их численности.

Ключевые слова: рыбы, чужеродные виды, Волга, биологические инвазии.

Для цитирования: *Карабанов Д. П., Павлов Д. Д., Никитин Э. В., Соломатин Ю. И., Кострыкина Т. А., Смирнов А. К., Столбунов И. А.* Анализ видового состава, проблемы идентификации и путей расселения чужеродных видов рыб в бассейне реки Волги // *Вестник Астраханского государственного технического университета.* Серия: Рыбное хозяйство. 2020. № 3. С. 7–17. DOI: 10.24143/2073-5529-2020-3-7-17.

Введение

Задача всестороннего изучения процесса расселения видов за пределы их исторических ареалов была сформулирована в монографии Ч. Элтона [1] и не утратила своей актуальности в настоящее время. Немалую роль в этом процессе играет деятельность человека. Постоянно усиливающееся антропогенное воздействие, преобразующее естественную среду, осложненное глобальными климатическими изменениями, резко активизировавшимися в начале XXI в., вызвало ускоренную трансформацию ареалов многих видов растений и животных. Человек воздействует на расселение видов как путем прямой интродукции – намеренной (например, вселение дальневосточных растительноядных рыб в европейские водоемы) или случайной («бракеражная» акклиматизация амурского чебачка), так и вследствие своей хозяйственной деятельно-

¹ Авторы выражают глубокую признательность администрации ИБВВ РАН, зам. директора по науке, д.б.н., проф. Ю. В. Герасимову и администрации КаспНИРХ, зам. руководителя по научной работе, к.б.н., доц. С. В. Шипулину. Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690102-9 и КаспНИРХ № 076-00005-19-00 при частичной поддержке гранта № 20-34-70020 Российского фонда фундаментальных исследований.

сти, подчас кардинально изменяя условия среды обитания гидробионтов. В результате последнего создается вероятность для самопроизвольного увеличения ареала некоторых видов, примером чего служит экспансия черноморско-каспийской тюльки по каскаду волжских водохранилищ.

Безусловно, определение и своевременное выявление новых видов за пределами их исторических ареалов, а также коридоров и векторов биологических инвазий имеет важное теоретическое и практическое значение. Создание на Волге системы водохранилищ привело к значительной трансформации аборигенных сообществ и сформировало благоприятные условия для расширения ареала отдельных видов гидробионтов. Конечно, выполненное нами исследование не может считаться всеобъемлющим, а приводимый список отражает лишь массовые чужеродные виды, встречающиеся в прибрежье Волги. Вместе с тем представленные в статье данные позволяют проследить определенные закономерности в трансформации нативных рыбных сообществ вследствие интродукции видов-вселенцев.

Цель работы – анализ видового состава массовых чужеродных видов в бассейне р. Волги, а также поиск причин, способствовавших успешному расширению ареалов некоторых видов рыб.

Материал и методы

Материалом для работы послужили данные по вылову чужеродных видов в ходе проведения ежегодных комплексных биологических экспедиций Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН на э/с «Академик Топчиев» и Волжско-Каспийского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии на э/с «Дафния» в летний полевой сезон 2019 г., а также материал сравнения, полученный в предыдущие полевые сезоны [2]. Станции сбора материала выбирались исходя из береговых условий: наличия мелководий с зарослями водной растительности и, по возможности, отсутствия сильного течения. Основным орудием лова служили мальковый невод размером $10 \times 1,5$ м, ячея в кутке и крыльях 4 мм; мальковый невод размером $25 \times 1,7$ м, ячея в крыльях 10 мм, в кутке – 5 мм; подъемник со стороной 1,5 м, ячея 4 мм; ихтиологический сачок с долей ячеек 2 мм. Всего за 2019 г. на 37 станциях было выполнено 53 облова, на каждом не менее чем по 3 прохода с расстоянием 30–50 м и максимальным раскрытием орудия лова. Улов, по возможности, анализировался на месте. Карта-схема географии сбора материала приведена на рис.



Места отбора проб на акватории Волжского региона

Видовой состав и размерно-весовые характеристики отловленных рыб определялись согласно традиционной методике [3]. Всего за 2019 г. было выловлено более 3 тыс. экземпляров, подавляющая часть которых с минимальными повреждениями выпускалась обратно в водоем. Чужеродные виды тотально фиксировались в этаноле (95 %) для последующей камеральной обработки. Видовая принадлежность устанавливалась по определителям [4–6]. В связи со значительными изменениями в таксономии рыб классификация и латинские названия здесь и далее приводятся согласно последней редакции базы данных FishBase [7], макросистематика – согласно последней редакции «Fishes of the World» [8].

Результаты исследования

По разным систематическим сводкам, в водоемах и водотоках изученного бассейна обитает от 124 до 140 видов рыб. Такие различия связаны не столько с реальным положением дел, сколько с постоянно продолжающимся пересмотром таксономического статуса многих видов и подвидов [9]. Однако даже при консервативном подходе доля чужеродных рыб в видовом составе наших уловов на мелководьях Волги составляла от 8 до 32 % (табл.).

Видовой состав рыб в прибрежных уловах на разных участках Волги*

Вид	Участок Волги			
	Верхняя	Средняя	Нижняя	Дельта
Сем. Clupeidae – Сельдевые				
Черноморско-каспийская тюлька, <i>Clupeonella cultriventris</i>	2,2	0,6	9,1	8,0
Сем. Cyprinidae – Карповые				
Голавль, <i>Squalius cephalus</i>	0,2	2,4	11,9	7,0
Густера, <i>Blicca bjoerkna</i>	6,2	2,9	1,4	1,0
Жерех, <i>Leuciscus aspius</i>	0,2	1,8	0,1	0,5
Карась обыкновенный, <i>Carassius auratus complex</i>	0,3	1,1	1,0	16,5
Красноперка, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,1	1,9	–	3,0
Лещ, <i>Abramis brama</i>	19,6	11,4	18,4	12,0
Пескарь, <i>Gobio gobio</i>	1,3	0,7	0,7	–
Плотва, <i>Rutilus rutilus sensu lato</i>	35,5	15,2	22,3	22,0
Синец, <i>Ballerus ballerus</i>	3,9	1,1	0,2	–
Уклейка, <i>Alburnus alburnus</i>	5,2	21,3	7,7	–
Чехонь, <i>Pelecus cultratus</i>	0,3	0,8	0,2	–
Язь, <i>Leuciscus idus</i>	1,0	7,1	–	2,0
Гибриды Cyprinidae	0,5	0,2	–	–
Сем. Cobitidae – Вьюновые				
Щиповка, <i>Cobitis taenia sensu lato</i>	0,3	< 0,1	–	–
Сем. Salmonidae – Лососевые				
Европейская ряпушка, <i>Coregonus albula</i>	0,6	< 0,1	–	–
Сем. Esocidae – Щуковые				
Щука, <i>Esox lucius</i>	2,0	1,7	4,2	2,0
Сем. Osmeridae – Корюшковые				
Корюшка европейская, <i>Osmerus eperlanus</i>	< 0,1	–	–	–
Сем. Syngnathidae – Иглоловые				
Малая игла-рыба, <i>Syngnathus abaster</i>	–	5,1	1,9	2,0
Сем. Percidae – Окуневые				
Окунь, <i>Perca fluviatilis</i>	18,4	20,3	16,7	17,0
Ерш обыкновенный, <i>Gymnocephalus cernua</i>	1,4	1,1	0,2	–
Судак, <i>Sander lucioperca</i>	0,5	0,3	0,2	1,0
Сем. Odontobutidae – Головешковые				
Ротан-головешка, <i>Perccottus glenii</i>	< 0,1	0,3	–	–
Сем. Gobiidae – Бычковые				
Бычок-головач, <i>Ponticola gorlap</i>	–	0,2	1,0	1,0
Бычок-кругляк, <i>Neogobius melanostomus</i>	0,4	0,7	0,4	1,0
Бычок-песочник, <i>Neogobius fluviatilis</i>	–	0,3	1,8	3,0
Бычок-ширман, <i>Ponticola syrman</i>	–	–	< 0,1	–
Звездчатая пуголовка, <i>Benthophilus stellatus</i>	0,1	0,6	0,1	–
Тупоносый бычок, <i>Proterorhinus sp.</i>	0,9	1,3	0,8	1,0

* Приведена доля каждого вида, в % от общего улова; «–» – вид в уловах отсутствовал.

Таким образом, рыбы-вселенцы – стабильный, но, как правило, малочисленный компонент прибрежных сообществ. Основу нативного рыбного населения Волжского бассейна составляют представители понтокаспийской пресноводной и бореальной равнинной ихтиофауны. Вместе с тем большинство из отловленных чужеродных видов рыб происходят из понтокаспийского мор-

ского фаунистического комплекса. Самое представленное из них в видовом плане – семейство бычковых (6 видов). В то же время по численности и биомассе особей лидирует другой понто-каспийский «южный вселенец» – черноморско-каспийская тюлька, населяющая пелагиаль практически всех участков Волги [10]. Постоянным компонентом пелагических сообществ верхних водохранилищ Волжского каскада являются «северные вселенцы», представители арктического пресноводного фаунистического комплекса – европейская ряпушка и корюшка (снеток), в последние десятилетия значительно снизившие свою численность [2, 11].

По данным настоящего исследования из всего разнообразия рыб Волги к регулярно встречающимся на литорали можно отнести лишь 25 видов (см. табл.). На наш взгляд, среди них позволительно выделить две условные группы: нативные и адвентивные. Безусловно, такое деление относительно, и некоторые виды (например, каспийские бычки) для отдельных участков реки будут аборигенными (дельта Волги), а для других – чужеродными (Верхняя Волга). Однако это позволяет лучше представить тот факт, что в настоящее время значительная часть видового состава ихтиофауны Волги формируется за счет адвентивных видов.

В таксономическом аспекте по видовому разнообразию основу прибрежных скоплений рыб составляют представители нескольких семейств: карповые (12 видов) и окуневые (3 вида) – нативная фауна, а также бычковые (6 видов) – адвентивная фауна (см. табл.). Систематика последней группы крайне запутанна, и валидность ряда таксонов, даже с применением методов ДНК-анализа, требует дополнительного уточнения [12]. Результаты настоящего и ранее выполненных исследований доказывают, что, по крайней мере, два вида бычков (кругляк и тупоносый) на сегодняшний день стали постоянным компонентом сообществ рыб на большинстве участков Волги [2]. Еще один вид бычковых – звездчатая пуголовка – демонстрирует меридиональный вектор расселения в северном направлении, сформировав на Средней Волге локальные популяции с большим числом особей [13]. Среди рыб, родственных бычковым, в уловах также встречался единственный представитель головешковых – ротан-головешка. Этот вид фактически не отмечен в основном течении р. Волги и открытой акватории водохранилищ, но отдельные популяции ротана были найдены в сильно заросших водными макрофитами мелководных заливах р. Волги и в небольших пойменных водоемах по ее берегам [2, 14]. В подобных условиях численность этого вида может быть особенно высокой, что обусловлено целым рядом факторов: высокой устойчивостью ротана к повышенным температурам и дефициту кислорода, а также отсутствием течения и хищников [15].

Другим примером экспансии «южных» волжских вселенцев может служить малая игла-рыба. В настоящее время на Нижней и Средней Волге это обычный и зачастую многочисленный вид в прибрежной части рыбного сообщества [2, 14]. Однако наиболее успешным среди всех чужеродных видов рыб Волги – как по численности и биомассе, так и по эффективности расселения – следует признать представителя семейства сельдевых – черноморско-каспийскую тюльку. На сегодняшний день тюлька – это вид-доминант, а часто сверхдоминант в пелагических скоплениях рыб волжских водохранилищ. По наблюдениям некоторых авторов, верхневолжские популяции данного вида характеризуются многолетними (6–8 лет) циклами всплеск численности [16].

Среди «северных» вселенцев следует отметить относительно редко встречающихся в уловах пелагических представителей лососевых и корюшковых – европейскую ряпушку и корюшку. При этом первая из них значительно расширила свой ареал после строительства Волжского каскада водохранилищ и в настоящее время спорадически ловится вплоть до г. Тольятти [2]. Корюшка в последние годы лишь изредка встречается в пелагических уловах некоторых водохранилищ Верхней Волги, при этом, по мнению ряда авторов, основным фактором, лимитирующим ее распространение, выступает тепловая динамика водных масс водоема [17].

Обсуждение результатов

Для изучения и прогноза биологических инвазий в Волжском регионе требуется постоянный и подробный мониторинг. Практически для каждого крупного водоема, входящего в бассейн р. Волги, в литературе имеются сведения, из которых можно почерпнуть информацию о современных находках новых чужеродных видов. В настоящем исследовании охватить подобный массив данных было бы невозможно, такая задача и не ставилась. Тем не менее выполненная работа затронула целый пласт вопросов, так или иначе связанных с биологическими инвазиями.

Специального внимания, отчасти выходящего за рамки данного исследования, заслуживает вопрос палеоинвазий и расширения ареалов уже акклиматизированных видов рыб. Примером подобных процессов может служить успешное расселение ряпушки в южном направлении из приледниковых рефугиумов, находившихся на территории Европейского Севера [11]. Примечательно, что и распространение некоторых водных беспозвоночных происходило сходным образом [18]. Это позволяет выделить существенную роль подобных рефугиумов и «северных» коридоров саморасселения гидробионтов в формировании биоразнообразия. Пример успешной экспансии (расширение ареала и значительный рост численности) «местного» вида – новая волна активного освоения волжских водохранилищ серебряным карасем (*Carassius auratus sensu lato*), наблюдаемая в последние десятилетия. Причины этого остаются до конца не выявленными, возможно, данный процесс обусловлен некими климатическими изменениями, увеличением степени зарастания литорали, а также непреднамеренной интродукцией дальневосточных форм карася совместно с растительноядными рыбами [19]. Опираясь на данные научных и промысловых ловов, можно прогнозировать дальнейшее увеличение численности серебряного карася по всему Волжскому бассейну. Определение роли гибридов как «чужеродного» компонента водных сообществ также весьма актуально, т. к. может служить индикатором качества среды. Именно доля карповых гибридов в уловах молоди свидетельствует о доступности нерестилищ и успешности воспроизводства рыб [20].

Однако первая, и самая главная, проблема, возникающая у любого исследователя – это правильная идентификация обнаруженных чужеродных видов. Зачастую причисление отловленной особи-вселенца к тому или иному таксону не только встречается с объективными сложностями идентификации (например, многие диагностические признаки у бычковых рыб имеют перекрывающиеся значения), но и порождает таксономические новшества, возникшие вследствие утвердившейся в систематике моды на «дробительство» [9]. В настоящее время решить проблему идентификации видов отчасти способна ставшая рутинной процедура ДНК-штрихкодирования [21]. Она позволяет достоверно идентифицировать даже раннюю молодь, а также экземпляры с повреждениями и находящиеся в плохом состоянии. Так, применение ДНК-анализа позволило с высокой достоверностью идентифицировать звездчатую пугловку, найденную в Рыбинском водохранилище [13].

В некоторых случаях применение методов геносистематики позволяет выявить значительное число криптических видов, например среди малоизученных и крайне разнообразных коралловых рыбок [22]. Однако есть и обратные примеры: хорошо различающиеся как по морфологии, так и по экологии виды морских окуней из рода *Sebastes*, обитающие в Северной Атлантике, имеют крайне низкую генетическую дифференциацию [23]. Североамериканские ученые встретились с определенными сложностями в генетической идентификации у местных рыб, что также ограничивает успешность определения видов с использованием ДНК-анализа [24]. Возможно, данная проблема будет решена при массовом внедрении технологий высокопроизводительного секвенирования (NGS) и мультигенной идентификации образцов, а также неинвазивных методов анализа «природной ДНК» (eDNA). В настоящее время разумным вариантом является генетическое тестирование видов с дальнейшей разработкой дихотомических определительных ключей для широкого использования даже неспециалистами. Частично подобный подход применен в «Определителе...» [5] в разделе, посвященном Gobiidae. Здесь основная систематика сформирована на генетических данных, но построение определительных ключей основано на классических морфологических признаках.

Исходя из представленных фактов, для целей идентификации чужеродных видов одним из авторов данного исследования были протестированы как специфические, так и вырожденные праймеры для 12 инвазивных и 16 нативных видов рыб Волжского бассейна [25]. Было обнаружено, что использование «традиционных» праймеров для ДНК-баркодинга [21] в 15–20 % случаев не позволяет получить пригодный для использования продукт ПЦР вследствие значительной вариативности сайта связывания праймера. Для повышения производительности ДНК-штрихкодирования было предложено сместить рамку считывания на 7–10 нуклеотидов в локусе в сторону более консервативных сайтов [25]. Это позволило повысить успех идентификации до 95 %. На наш взгляд, широкое использование предложенной методики позволит увеличить эффективность мониторинга чужеродных видов рыб в пресноводных водоемах Европы.

Определение регионов-доноров, путей проникновения и направленности расширения ареалов также важно в контексте расселения видов за пределы их исторических местообитаний. Этим проблемам посвящено множество специализированных исследований российских и иностранных научных коллективов. В целом можно отметить, что крупные зарегулированные реки Европы представляют собой удобные коридоры для расселения гидробионтов. В Волжском каскаде особое место занимает Куйбышевское водохранилище. Для этого водоема характерна значительная площадь акватории, развитая морфология побережья (множество притоков и крупные плесы, образованные слиянием больших рек) и разнообразные биотопы (обширная пелагиаль, множество мелководий, заросшие и песчано-галечные побережья). Все это создает массу всевозможных экологических ниш и предоставляет благоприятные условия для акклиматизации новых видов. Через Куйбышевское водохранилище проходят пути интенсивного расселения видов по рекам Волга и Кама. Благодаря этим процессам до трети ихтиофауны данного водоема представлено чужеродными видами [2, 14]. Вследствие такого «стратегического положения» в Куйбышевском водохранилище возможно «смешение» разных филогенетических линий у некоторых видов рыб-вселенцев, например разных линий иглы-рыбы и бычков. Это создает дополнительные сложности для изучения их популяционно-генетической структуры [13, 26].

Физико-химические параметры водоема и, прежде всего, температура среды – мощные лимитирующие факторы, воздействующие на расселение чужеродных видов. В качестве примеров можно указать на прекращение успешного продвижения в северном направлении таких видов-вселенцев, как малая игла-рыба и черноморско-каспийская тюлька, а в южном – ряпушки [2]. В то же время чужеродный для европейского региона ротан-головешка успешно освоил всевозможные малые водоемы, что, по всей видимости, обусловлено его высокой термоадаптационной способностью. Вероятно, расширение ареала данного вида в большей степени ограничивается биологическими факторами [15].

Районом-донором для некоторых чужеродных видов р. Волги является Азово-Черноморский бассейн. Это справедливо для таких рыб, как звездчатая пуголовка, тупоносый бычок и малая игла-рыба. Наиболее вероятно, что эти виды попали в Волгу вследствие проводимой в 1960-х гг. массовой интродукции кормовых беспозвоночных из Дона и Азовского моря либо при речных перевозках большого количества строительных материалов и попутных грузов. Вместе с тем существует и ряд саморасселяющихся популяций бычка-кругляка, бычка-ширманна и иглы-рыбы, своим происхождением связанных с эстуариями дельты Волги и опресненных участков Каспийского моря.

Отдельным модусом инвазийных процессов в Волжско-Камском регионе является ситуация с расселением черноморско-каспийской тюльки. На протяжении всего современного ареала особи из популяций данного вида фактически не имеют генетических и морфологических отличий. Однако некоторые аллозимные особенности позволили реконструировать вероятные пути формирования современной филогеографической структуры популяций этого вида [27]. По всей видимости, расселение тюльки по Волге связано с существовавшей ранее жилой формой из саратовских затонов. По данным А. Н. Световидова [28], эта малоизученная пресноводная форма обитала в затонах и ильменях в районе г. Саратова. Зарегулирование реки предоставило указанной пресноводной популяции возможность для расселения по акватории Саратовского водохранилища, а в дальнейшем и по всей Волге. Если принять предположение о существовании у тюльки жилой формы, адаптированной к условиям пресных вод еще до момента залития водохранилищ, становится понятной высокая скорость ее расселения. По-видимому, жилая тюлька саратовских затонов представляла собой пресноводную физиологическую расу *C. cultriventris*. Эта особенность позволила некоторым авторам [6] выделить пресноводных тюлек в отдельный таксон, что, на наш взгляд, безосновательно.

Заключение

Наблюдая процессы расселения видов за пределы их исторических ареалов, можно выделить три условных этапа: первый – изменение границ распространения (самостоятельное или связанное с деятельностью человека, а также их сочетание), второй – освоение новых мест обитания и акклиматизация, третий – завершение интродукции и определение ниши вида-вселенца в структуре местных сообществ [29]. Для выделения этих этапов в качестве маркеров можно

использовать определенные изменения генофонда интродуцентов. Наиболее полно эти процессы изучены на примере черноморско-каспийской тюльки [10, 27]. Показано, что у данного вида, так же, как, вероятно, и у большинства других «южных» интродуцентов, на начальных этапах вселения отмечались процессы дестабилизации генетической структуры. Под влиянием отбора наблюдались достоверные отклонения в частотах аллелей некоторых генетических локусов. Подобное состояние прослеживалось в начале 2000-х гг. при заселении тюлькой Рыбинского водохранилища. Согласно нашим наблюдениям, в дальнейшем в популяции произошла стабилизация генетических показателей (частоты аллелей приближаются к равновесным), сформировались локальные стада (внутрипопуляционные группировки), а сам вид стал органичным компонентом экосистемы водохранилища [10, 16].

Поддержание устойчивого состояния популяции обеспечивается балансирующим отбором, сохраняющим довольно высокий уровень полиморфизма в верхневолжских популяциях тюльки. Освоенные этим видом северные водоемы в значительной мере отличаются от водных объектов исторической части ареала по целому комплексу своих параметров. Здесь гораздо чаще происходят изменения условий существования рыб, что, в свою очередь, сказывается на адаптивной ценности различных генотипов. Относительно высокая гетерозиготность у этого короткоциклового вида рыб обеспечивается воздействием различных типов отбора, сменяющихся в зависимости от сезона года. Это приводит к большому генотипическому разнообразию в популяции, что поддерживает ее в состоянии высокой приспособленности к условиям существования [10]. Вместе с тем широкая норма реакции обеспечивается за счет особей, менее приспособленных к текущим условиям, но с потенциально адаптивными генотипами, что гарантирует существование популяции даже при выходе значений факторов за зону физиологического оптимума [30]. В целом рассмотрение подобных адаптационных преобразований на примере биологических инвазий позволяет изучить этот процесс «здесь и сейчас». Благодаря натурным и лабораторным исследованиям, с привлечением теоретических построений, достигается лучшее понимание микроэволюционных преобразований в краевых популяциях животных. В практическом приложении накопление данных по генетической структуре и адаптационным возможностям чужеродных видов обеспечивает возможность для разработки и внедрения методов их контроля и подавления численности без ущерба для нативных сообществ [31].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 232 с.
2. Karabanov D. P., Pavlov D. D., Bazarov M. I., Borovikova E. A., Gerasimov Yu. V., Kodukhova Yu. V., Smirnov A. K., Stolbunov I. A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (Results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017) // Transactions of IBIW RAS. 2018. N. 82 (85). P. 67–80.
3. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
4. Макеева А. П., Павлов Д. С., Павлов Д. А. Атлас молоди пресноводных рыб России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2011. 383 с.
5. *Определитель рыб* и беспозвоночных Каспийского моря / под ред. Н. В. Аладина. СПб.; М.: Т-во науч. изданий КМК, 2013. Т. 1. Рыбы и моллюски. 543 с.
6. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Cornol: Publications Kottelat, 2007. 646 p.
7. *Fish Base*. World Wide Web electronic publication / eds. R. Froese, D. Pauly. URL: www.fishbase.org. (дата обращения: 10.02.2020).
8. Nelson J. S., Grande T., Wilson M. V. H. Fishes of the world. Hoboken New Jersey: John Wiley and Sons, 2016. 707 p.
9. Mina M. V., Reshetnikov Y. S., Dgebuadze Y. Y. Taxonomic novelties and problems for users // Journal of Ichthyology. 2006. V. 46. N. 6. P. 476–480.
10. Карabanов Д. П. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Науч. книга, 2013. 179 с.
11. Боровикова Е. А., Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 4. № 4. С. 5–20.
12. Sorokin P. A., Medvedev D. A., Vasil'ev V. P., Vasil'eva E. D. Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian *Proterorhinus* species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications // Acta Ichthyologica et Piscatoria. 2011. V. 41. N. 2. P. 95–104.

13. Kodukhova Y. V., Borovikova E. A., Karabanov D. P. First record of stellate tadpole goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) (Actinopterygii: Gobiidae) in the Rybinsk Reservoir // Inland Water Biology. 2016. V. 9. N. 4. P. 428–430.
14. Shakirova F. M., Severov Y. A., Latypova V. Z. Modern composition of alien fish species in the Kuybyshev reservoir and possible introduction of new representatives into its ecosystem // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. V. 6. N. 4. P. 278–291.
15. Smirnov A. K., Smirnova E. S., Kodukhova Y. V., Karabanov D. P. Tolerance of juvenile Perch *Perca fluviatilis* and Amur Sleeper *Perccottus glenii* to predation by Pike *Esox lucius* // Journal of Ichthyology. 2019. V. 59. N. 3. P. 382–388.
16. Kiyashko V. I., Karabanov D. P., Yakovlev V. N., Slyn'ko Y. V. Formation and development of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk reservoir // Journal of Ichthyology. 2012. V. 52. N. 8. P. 537–546.
17. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / под ред. Ю. В. Герасимова. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
18. Kotov A. A., Karabanov D. P., Bekker E. I., Neretina T. V., Taylor D. J. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic // PLoS ONE. 2016. V. 11. N. 12. P. e0168711.
19. Gerasimov Y. V., Smirnov A. K., Kodukhova Y. V. Assessment of possible causes of changes in abundance and sexual structure in populations of Prussian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch, 1783) // Inland Water Biology. 2018. V. 11. N. 1. P. 72–80.
20. Kodukhova Y. V. Yearly variations of impact of natural hybrids of bream and roach (*Abramis brama* (L.) × *Rutilus rutilus* (L.)) in Rybinsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. N. 2-3. P. 204–208.
21. Ward R. D., Hanner R., Hebert P. D. N. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL // Journal of Fish Biology. 2009. V. 74. N. 2. P. 329–356.
22. Hubert N., Meyer C. P., Bruggemann H. J., Guerin F., Komeno R. J. L., Espiau B., Causse R., Williams J. T., Planes S. Cryptic diversity in Indo-Pacific coral-reef fishes revealed by DNA-barcoding provides new support to the centre-of-overlap hypothesis // PLoS ONE. 2012. V. 7. N. 3. P. e28987.
23. Artamonova V. S., Makhrov A. A., Karabanov D. P., Rol'skiy A. Yu., Bakay Yu. I., Popov V. I. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*Sebastes viviparus*) and diversification of redfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // Journal of Natural History. 2013. V. 47. N. 25–28. P. 1791–1801.
24. April J., Mayden R. L., Hanner R. H., Bernatchez L. Genetic calibration of species diversity among North America's freshwater fishes // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2011. V. 108. N. 26. P. 10602–10607.
25. Karabanov D., Kotov A. Modified primers for DNA barcoding and metabarcoding for invasive freshwater fishes // Genome. 2019. V. 62. N. 6 (Special Issue). P. 393.
26. Kiryukhina N. A. Molecular and genetic variability in populations of *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831 and ways of expansion in the Volga River basins on the basis of mitochondrial DNA sequence analysis // Russian Journal of Biological Invasions. 2013. V. 4. N. 4. P. 249–254.
27. Karabanov D. P., Kodukhova Y. V. Biochemical polymorphism and intraspecific structure in populations of Kilka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from natural and invasive parts of its range // Inland Water Biology. 2018. V. 11. N. 4. P. 496–500.
28. Световидов А. Н. Фауна СССР. Рыбы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2. Вып. 1. Сельдевые (Clupeidae). 333 с.
29. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богучкой. М.; СПб.: КМК, ЗИН РАН, 2004. 436 с.
30. Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория. Эволюция и биоценоотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.
31. Карabanov Д. П., Кодухова Ю. В. Традиционные и перспективные методы борьбы с чужеродными видами рыб // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2015. № 1. С. 124–133.

Статья поступила в редакцию 05.03.2020

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Карabanov Дмитрий Павлович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатория экологии рыб; dk@ibiw.ru.

Павлов Дмитрий Дмитриевич – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; tukki@bk.ru.

Никитин Эдуард Владимирович – Россия, 414056, Астрахань; Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории воспроизводства рыб; kaspnirh@mail.ru.

Соломатин Юрий Иванович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; solomatin1988@gmail.com.

Кострыкина Татьяна Александровна – Россия, 414056, Астрахань; Волжско-Каспийский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии; младший научный сотрудник лаборатории гидробиологии; kostrykina.t@mail.ru.

Смирнов Алексей Константинович – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии рыб; smirnov@ibiw.ru.

Столбунов Игорь Анатольевич – Россия, 152742, Ярославская обл., пос. Борок; Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии рыб; sia@ibiw.ru.



ANALYSIS OF SPECIES COMPOSITION, PROBLEMS OF IDENTIFICATION AND DISPERSAL PATHWAYS OF INVASIVE SPECIES OF FISH IN VOLGA RIVER BASIN

**D. P. Karabanov¹, D. D. Pavlov¹, E. V. Nikitin², Yu. I. Solomatin¹,
T. A. Kostrykina², A. K. Smirnov¹, I. A. Stolbunov¹**

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian, Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation*

²*Volga-Caspian branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Astrakhan, Russian Federation*

Abstract. The article describes the intensive economic activity in the second half of the 20th century, which, along with apparent global climatic changes in recent decades, led to an increase in the number of alien fish species in the water bodies of the Volga basin. There has been presented the data on the occurrence of invasive species in scientific catches in the Volga River reservoirs, as well as in its unregulated areas and delta. The invaders' share in the fish species composition varied from 8 to 32%, depending on the geography of sampling. Special attention is paid to the reasons and pathways of invasive species' dispersal, as well as to changes in the genetic structure of their populations taking place during acclimatization to the new conditions. It has been proposed to utilize a combined genetic-morphological approach in order to enhance the species identification of found invaders. Collected material can be used in the development of control methods, as well as for suppressing the abundance of dangerous or undesirable invasive species,

Key words: fish, invasive species, the Volga River, biological invasions.

For citation: Karabanov D. P., Pavlov D. D., Nikitin E. V., Solomatin Yu. I., Kostrykina T. A., Smirnov A. K., Stolbunov I. A. Analysis of species composition, problems of identification and dispersal pathways of invasive species of fish in Volga river basin. *Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry*. 2020;3:7-17. (In Russ.) DOI: 10.24143/2073-5529-2020-3-7-17.

REFERENCES

1. Elton Ch. *Ekologiya nashestvii zhivotnykh i rastenii* [Ecology of animals and plants' invasion]. Moscow, Izd-vo inostrannoi literatury, 1960. 232 p.
2. Karabanov D. P., Pavlov D. D., Bazarov M. I., Borovikova E. A., Gerasimov Yu. V., Kodukhova Yu. V., Smirnov A. K., Stolbunov I. A. Alien species of fish in the littoral of Volga and Kama reservoirs (Results of complex expeditions of IBIW RAS in 2005–2017). *Transactions of IBIW RAS*, 2018, no. 82 (85), pp. 67-80.
3. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Fish research guide (freshwater)]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1966. 376 p.
4. Makeeva A. P., Pavlov D. S., Pavlov D. A. *Atlas molodi presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish juveniles of Russia]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011. 383 p.
5. *Opredelitel' ryb i bespozvonochnykh Kaspiiskogo moria* [Identification keys of fish and invertebrates of Caspian Sea]. Pod redaktsiei N. V. Aladina. Saint-Petersburg, Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013. Vol. 1. Ryby i molliuski. 543 p.
6. Kottelat M., Freyhof J. *Handbook of European freshwater fishes*. Cornol, Publications Kottelat, 2007. 646 p.
7. *Fish Base. World Wide Web electronic publication*. Eds. R. Froese, D. Pauly. Available at: www.fishbase.org (accessed: 10.02.2020).
8. Nelson J. S., Grande T., Wilson M. V. H. *Fishes of the world*. Hoboken New Jersey, John Wiley and Sons, 2016. 707 p.
9. Mina M. V., Reshetnikov Y. S., Dgebuadze Y. Y. Taxonomic novelties and problems for users. *Journal of Ichthyology*, 2006, vol. 46, no. 6, pp. 476-480.
10. Karabanov D. P. *Geneticheskie adaptatsii chernomorsko-kaspiiskoi tiul'ki Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)* [Genetic adaptations of Black Sea-Caspian tulka *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. Voronezh, Nauchnaia kniga Publ., 2013. 179 p.
11. Borovikova E. A., Makhrov A. A. Izuchenie populatsii perekhodnoi zony mezhdu evropeiskoi i sibirskoi riapushkami (*Coregonus*): rol' srede obitaniia v vidoobrazovanii [Study of populations of transition zone between European and Siberian vendace (*Coregonus*): role of habitat in speciation]. *Printsipy ekologii*, 2012, vol. 4, no. 4, pp. 5-20.
12. Sorokin P. A., Medvedev D. A., Vasil'ev V. P., Vasil'eva E. D. Further studies of mitochondrial genome variability in Ponto-Caspian Proterorhinus species (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) and their taxonomic implications. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 2011, vol. 41, no. 2, pp. 95-104.
13. Kodukhova Y. V., Borovikova E. A., Karabanov D. P. First record of stellate tadpole goby *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) (Actinopterygii: Gobiidae) in the Rybinsk Reservoir. *Inland Water Biology*, 2016, vol. 9, no. 4, pp. 428-430.
14. Shakirova F. M., Severov Y. A., Latypova V. Z. Modern composition of alien fish species in the Kuybyshev reservoir and possible introduction of new representatives into its ecosystem. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2015, vol. 6, no. 4, pp. 278-291.
15. Smirnov A. K., Smirnova E. S., Kodukhova Y. V., Karabanov D. P. Tolerance of juvenile Perch *Perca fluviatilis* and Amur Sleeper *Perccottus glenii* to predation by Pike *Esox lucius*. *Journal of Ichthyology*, 2019, vol. 59, no. 3, pp. 382-388.
16. Kiyashko V. I., Karabanov D. P., Yakovlev V. N., Slyn'ko Y. V. Formation and development of the Black Sea-Caspian tulka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk reservoir. *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, no. 8, pp. 537-546.
17. *Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populatsionnaia dinamika i ekologiya* [Fish of the Rybinsk Reservoir: population dynamics and ecology]. Pod redaktsiei Yu. V. Gerasimova. Yaroslavl, Filigran Publ., 2015. 418 p.
18. Kotov A. A., Karabanov D. P., Bekker E. I., Neretina T. V., Taylor D. J. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 12, pp. e0168711.
19. Gerasimov Y. V., Smirnov A. K., Kodukhova Y. V. Assessment of possible causes of changes in abundance and sexual structure in populations of Prussian Carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch, 1783). *Inland Water Biology*, 2018, vol. 11, no. 1, pp. 72-80.
20. Kodukhova Y. V. Yearly variations of impact of natural hybrids of bream and roach (*Abramis brama* (L.) × *Rutilus rutilus* (L.)) in Rybinsk Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, vol. 2, no. 2-3, pp. 204-208.
21. Ward R. D., Hanner R., Hebert P. D. N. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL. *Journal of Fish Biology*, 2009, vol. 74, no. 2, pp. 329-356.
22. Hubert N., Meyer C. P., Bruggemann H. J., Guerin F., Komono R. J. L., Espiau B., Causse R., Williams J. T., Planes S. Cryptic diversity in Indo-Pacific coral-reef fishes revealed by DNA-barcoding provides new support to the centre-of-overlap hypothesis. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, no. 3, p. e28987.
23. Artamonova V. S., Makhrov A. A., Karabanov D. P., Rolskiy A. Yu., Bakay Yu. I., Popov V. I. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*Sebastes viviparus*) and diversification of redfish (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea. *Journal of Natural History*, 2013, vol. 47, no. 25-28, pp. 1791-1801.

24. April J., Mayden R. L., Hanner R. H., Bernatchez L. Genetic calibration of species diversity among North America's freshwater fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, vol. 108, no. 26, pp. 10602-10607.
25. Karabanov D., Kotov A. Modified primers for DNA barcoding and metabarcoding for invasive freshwater fishes. *Genome*, 2019, vol. 62, no. 6 (Special Issue), pp. 393.
26. Kiryukhina N. A. Molecular and genetic variability in populations of *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald 1831 and ways of expansion in the Volga River basins on the basis of mitochondrial DNA sequence analysis. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2013, vol. 4, no. 4, pp. 249-254.
27. Karabanov D. P., Kodukhova Y. V. Biochemical polymorphism and intraspecific structure in populations of *Kilka Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from natural and invasive parts of its range. *Inland Water Biology*, 2018, vol. 11, no. 4, pp. 496-500.
28. Svetovidov A. N. *Fauna SSSR. Ryby* [Fauna of the USSR. Fish]. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1952. Vol. 2. Iss. 1. Sel'devye (Clupeidae). 333 p.
29. *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Pod redaktsiei A. F. Alimova, N. G. Bogutskoi. Moscow, Saint-Petersburg, KMK, ZIN RAN Publ., 2004. 436 p.
30. Shishkin M. A. *Individual'noe razvitiye i evoliutsionnaya teoriya. Evoliutsiya i biotsenoticheskie krizisy* [Individual development and evolutionary theory. Evolution and biocenotic crises]. Moscow, Nauka Publ., 1987. Pp. 76-124.
31. Karabanov D. P., Kodukhova Yu. V. Traditsionnye i perspektivnye metody borby s chuzherodnymi vidami ryb [Traditional and promising methods of dealing with alien fish species]. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khoziaistvo*, 2015, no. 1, pp. 124-133.

The article submitted to the editors 05.03.2020

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Karabanov Dmitry Pavlovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; dk@ibiw.ru.

Pavlov Dmitry Dmitrievich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; tukki@bk.ru.

Nikitin Eduard Vladimirovich – Russia, 414056, Astrakhan; Volga-Caspian branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Reproduction; kaspnrh@mail.ru.

Solomatin Yuriy Ivanovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; solomatin1988@gmail.com.

Kostrykina Tatyana Aleksandrovna – Russia, 414056, Astrakhan; Volga-Caspian branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography; Junior Researcher of the Laboratory of Hydrobiology; kostrykina.t@mail.ru.

Smirnov Alexey Konstantinovich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Senior Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; smirnov@ibiw.ru.

Stolbunov Igor Anatolievich – Russia, 152742, Yaroslavl region, Borok; Papanin Institute of Biology of Inland Waters, the Russian Academy of Sciences; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Fish Ecology; sia@ibiw.ru.

