

Общие виды-вселенцы в донных сообществах Арала и Каспия и их влияние на аборигенную фауну.

Филиппов А.А.

ЗАО «Экопроект», 192019 Санкт-Петербург, наб. Обводного канала, 24 А.

e-mail: filippov@ecopro.spb.ru

(Публикация из книги: **Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 5. СПб: Тесса, 2005. стр. 177-195**)

Коротко рассмотрена история вселения некоторых чужеродных видов донных беспозвоночных в Каспийское и Аральское моря. Наиболее успешными вселенцами в обоих водоемах оказались двустворчатые моллюски *Abra ovata*, многощетинковые черви *Nereis diversicolor*, креветки *Palaemon elegans* и крабы *Rhithropanopeus harrisi*. Проведен сравнительный анализ влияния акклиматизантов на аборигенные виды. Сопоставлены данные по количественному развитию аборигенных и акклиматизированных видов донных беспозвоночных в период 1930е-1980е гг. Сделан вывод о существенном влиянии акклиматизантов на автохтонные донные сообщества Арала и Каспия.

1. Введение

Влияние видов-вселенцев на исходные экосистемы является одной из актуальных экологических проблем. Появление новых видов, как правило, нарушает сложившееся биологическое равновесие, существенно трансформирует облик экосистемы-реципиента и часто имеет катастрофические последствия для аборигенных видов. Процесс внедрения новых видов в водные экосистемы интенсифицировался в последнее время в связи с развитием судоходства и активизацией хозяйственной деятельности на водоемах.

Появление новых видов в Каспии и в Арале происходило в результате как плановых акклиматизаций, так и случайных

инвазий. Целенаправленная акклиматизация новых видов донных беспозвоночных имела своей целью оптимизацию кормовой базы для промысловых видов рыб. В Каспии этот процесс начался с 1930х гг., в Аральском море – с 1950х гг. Стихийное заселение водоемов новыми видами интенсифицировалось в Каспии в 1950х-1960х гг., после соединения бассейна Каспия с бассейнами Черного и Балтийского морей Волго-Донским и Волго-Балтийским каналами. В Аральском море активизация стихийного вселения новых видов гидробионтов также имела место в 1950х-1960х гг. и была связана с проведением плановых акклиматизаций (Карпевич, 1975). Между тем, за исключением единичных случаев, влияние вселенных видов на исходные экосистемы Арала и Каспия осталось слабо изученным.

Каспийское и Аральское моря, расположенные достаточно близко друг к другу, имели сходную геологическую историю, и до недавнего времени характеризовались сходными чертами гидролого-гидрохимического и гидробиологического режима. До 1960х гг. фауна Арала представляла собой сильно обедненный вариант фауны Каспия. Донные сообщества водоемов были сходными не только по составу доминирующих видов, но и по их количественному развитию. Интересно, что и среди акклиматизантов в обоих водоемах к концу XX столетия наибольшего успеха также добились одни и те же виды, а именно двустворчатые моллюски *Abra ovata* Phil., полихеты *Nereis diversicolor* O.F.Müller, креветки *Palaemon elegans* (Rathke) и крабы *Rhithropanopeus harrissii tridentatus* (Maitland). Все они не только успешно прижились в обоих водоемах, но и стали доминировать на большей части их акватории (Андреева, 1989; Яблонская, Осадчих, 1996).

В Аральском море распространение акклиматизантов в 1960х – 1980х гг. проходило на фоне коренного преобразования гидролого-гидрохимического режима водоема, что выражалось в существенном снижении площади и глубины водоема, а также - в катастрофическом росте солености. При этом отмечалось постепенное сокращение ареалов, снижение обилия, а затем и полное исчезновение аборигенных видов (Андреева, Андреев, 1987; Андреева, 1989). Некоторые особенности этого процесса позволяли предположить, что причиной ускоренного

исчезновения аборигенных видов были не только абиотические факторы, но и конкуренция со стороны видов-вселенцев. Высказывались предположения о ведущей роли вселившихся креветок в вытеснении аральского бокоплава (Хусаинова, 1968; 1971; Андреева, 1989), а также – о возможном негативном влиянии многощетинковых червей *N.diversicolor* на аральских хирономид (Филиппов, 1995а). Между тем, коренная трансформация физико-химических свойств водоема, происходившая одновременно с распространением в море акклиматизантов, существенно затрудняла оценку влияния видов-вселенцев на аборигенную фауну Арала. В Каспийском море вселение и развитие новых видов происходило в условиях более или менее стабильного гидрологического режима. Очевидно, сопоставление изменений в экосистемах двух морей в ходе расселения одних и тех же видов-вселенцев должно способствовать оценке их влияния на аборигенные виды.

Целью настоящей работы был сравнительный анализ воздействия двустворчатых моллюсков *A.ovata*, полихет *N.diversicolor*, креветок *P.elegans* и крабов *R.harrissii* на донные сообщества Арала и Каспия. Сделана попытка выяснить какое влияние указанные виды оказали на донные сообщества Арала и Каспия и в какой степени они способствовали исчезновению аборигенных видов из фауны Аральского моря в процессе его высыхания и осолонения

2. Аральское море

2.1 *Состояние донной фауны до вселения новых видов*

До 1960х гг. Аральское море являлось одним из крупнейших континентальных водоемов мира, площадь его водного зеркала составляла 64500 км², объем - 1000 км³, максимальная глубина – 67 м (Зенкевич, 1963). Относительно невысокая соленость, которая в среднем составляла 10,3 г/л, способствовала развитию здесь пресноводных и солоноватоводных видов водных беспозвоночных. В донных сообществах моря насчитывалось около 39 видов и групп макробеспозвоночных (Андреева, 1989). По количественным показателям лидирующее положение

занимали хирономиды и двустворчатые моллюски родов дрейссена и гипанис. Донные сообщества характеризовались небольшим обилием донных организмов (средняя биомасса бентоса составляла 23 г/м²) и достаточно равномерным их распределением.. На долю моллюсков приходилось 63%, а личинок хирономид - 33 % от общей биомассы зообентоса (Андреева, 1989).

2.2 *Виды-вселенцы*

В период с 1954 по 1986 гг. в Арал было вселено 13 видов беспозвоночных (Карпевич, 1975, Андреев, 1999), из которых наибольшее распространение получили креветки *P.elegans*, двустворчатые моллюски *A.ovata*, многощетинковые черви *N.diversicolor* и крабы *R.harrisii*.

Креветки *P.elegans* были завезены в Арал случайно, попутно с вселением сюда кефали. Встречаться в море креветки начали в 1956 г. (Хусаинова, 1958), а в конце 1950х гг. они уже отмечались в больших количествах в бухтах и заливах северного Арала (Карпевич, 1960; КОРТУНОВА, 1970; Хусаинова, 1971). Количественные данные по состоянию и динамике их популяций практически отсутствуют. В 1990х гг. значительные скопления этих ракообразных наблюдались в прибрежной зоне многих районов моря (Филиппов, 1995б).

Двустворчатые моллюски *A.ovata* намеренно завозились в Аральское море из Бердянских лиманов Азова в 1960, 1961 и 1963 г. Считается, что моллюски, выпущенные в 1960 г. в дельте Сырдарьи, погибли. В 1961 и 1963 гг. моллюсков выпускали в заливе Сарычаганак, где они и были обнаружены в 1967 г. (КОРТУНОВА, 1970). В последствии абра быстро распространилась по всей акватории моря. К 1976 г. на долю этих моллюсков приходилось около 2/3 биомассы и 1/3 численности донных сообществ (Андреева, 1978).

Многощетинковые черви *N.diversicolor* были завезены в Аральское море в 1960 г., причем выживание первой же партии было успешным. К 1968 г. нерейсом уже было занято все Малое море, а также северо - восточная часть и центральный район южной части Большого моря. Впоследствии эти полихеты

заселили всю акваторию моря, формируя на отдельных участках до 100 % от общей биомассы макрозообентоса. (Кортунова, 1970; Андреева, 1989).

Краб *R.harrisii*, также как и креветка, попал в море случайно. В Аральское море он, предположительно, был занесен на стадии личинки в 1971 г. при интродукции в южные заливы планктонного рачка *Calanipeda aquae-dulcis* Krich. (Мордухай - Болтовской, 1972). В 1976 г. краб был обнаружен в Аджибайском заливе, а к концу 1980х гг. стал одним из массовых видов в Большом море (Андреев и др., 1990).

2.3 *Аборигенные виды*

В 1960х-1980х гг. пресноводные и солоноватоводные виды постепенно сокращали ареалы, снижали свою численность и в конечном итоге исчезли из состава фауны моря. Процесс этот начался уже на самых ранних этапах осолонения моря. В 1966-1967 гг., когда соленость моря превысила 11 г/л, в бентосе перестали встречаться личинки ручейников (Гаврилов, 1970; Мордухай - Болтовской, 1972), значительно сократились площади, заселенные дрейссеной и адакной (Андреева, 1989). К концу 1970х гг. в море практически полностью исчезли солоноватоводные моллюски родов *Dreissena* и *Hymanis*, перестали встречаться олигохеты и большая часть видов хирономид (Маркова, Проскурина, 1974; Андреев, Андреева, 1981; Андреева, 1984; 1989). Не смотря на постоянное наличие некоторых прежних обитателей Арала в дельтовых водоемах Сырдарьи (Филиппов и др., 1993), они, тем не менее, в открытых осолоненных участках моря более не встречались. Только эвригалинные виды средиземноморско-атлантического происхождения (*Cerastoderma*) и выходцы из континентальных осолоненных водоемов аридной зоны (*Caspihydrobia*) продолжали встречаться в составе бентосных сообществ вплоть до 1990х гг., при солености 15-30 г/л в Малом море и 30-60 г/л в Большом море (Филиппов, 1995б, Жолдасова, устное сообщение).

Интересно, что исчезновение большинства пресноводных и солоноватоводных видов из состава фауны моря в 1960-1980х гг.

происходило на фоне солености, которая была заведомо благоприятной для них (Филиппов, 1995а). Очевидно, сокращению ареалов и снижению обилия пресноводных и солоноватоводных видов в 1960х-1970х гг. способствовало не только прогрессирующее осолонение моря, но и влияние видов - вселенцев.

2.4 *Влияние вселенцев на аборигенные виды бентоса*

Вселенный в Аральское море двустворчатый моллюск *A.ovata*, будучи типичным фильтратором, использовал в пищу тот же материал, что и аборигенные виды двустворчатых моллюсков (дрейссена, гипанис, церастодерма). Очевидно, абра вступила в пищевую конкуренцию с местными видами, что могло быть причиной угнетенного состояния популяций гипанисов и дрейссен.

Нереис мог способствовать исчезновению из фауны моря хирономид. Биотопы этих групп донных организмов совпадали, а хирономиды, как известно, могут составлять существенную часть рациона полихет (Яблонская, 1952). В начале 1970х гг., когда биомасса нереиса резко выросла, достигнув 7-10 г/м², личинки хирономид практически перестали встречаться в море. Кроме хирономид, распространение нереиса могло способствовать и вытеснению амфипод. Как показали исследования, проведенные на Каспийском море (Лебедев, 1955), распространение там полихет сопровождалось сокращением популяций бокоплавов.

Тем не менее, решающую роль в исчезновении бокоплавов, вероятно, играла креветка *P.elegans* (Хусаинова, 1968, 1971). По данным Малиновской (1961), гаммарида составляли существенную часть пищевого рациона креветки, места обитания этих раков совпадали, а в год вспышки численности креветок численность аральского бокоплава значительно сократилась (Хусаинова, 1968; 1971). Кроме того, одним из основных компонентов рациона креветок в Аральском море были хирономиды (Малиновская, 1961). Таким образом, очевидно, что вселившаяся в Аральское море креветка также могла способствовать исчезновению хирономид.

Рацион крабов *R.harrisii* состоял, в основном, из рачков, червей, небольших моллюсков, растительной пищи, причем преобладающее значение в питании имела растительная пища и молодь моллюсков. Интересно, что в 1990х гг. в Большом Аральском море, где краб встречался в достаточно больших количествах, относительная и абсолютная биомасса мелких гастропод (*Caspihydrobia* spp.) в донных сообществах была намного меньше, чем в Малом море, где краб отсутствовал (Филиппов, 1995б). Таким образом, можно предположить, что краб оказывал существенное влияние на количественную представленность мелких брюхоногих моллюсков каспиогидробий и, таким образом, был причиной существенных различий между Малым морем и Большим морем по структуре макрозообентоса.

3. Каспийское море

3.1 *Состояние донной фауны до вселения новых видов*

Каспийское море – крупнейший континентальный водоем планеты. Площадь его водного зеркала составляет 436000 км², объем - 77000 км³, максимальная глубина – около 1000 м (Зенкевич, 1963). В XX веке воды Каспийского моря характеризовались относительно невысокой соленостью, которая на большей части его акватории не превышала 14 г/л. Эти условия, как и в Аральском море, благоприятствовали существованию здесь пресноводных и солоноватоводных видов водных беспозвоночных.

О состоянии бентоса Каспийского моря в период до 1930х гг. имеются лишь отрывочные данные. В XIX столетии в донных сообществах Каспия массового развития достигали дрейссены, гипанисы, сердцевидки, хирономиды, олигохеты и полихеты. По биомассе лидирующее положение занимали двустворчатые моллюски родов дрейссена и гипанис (Гримм, 1876).

3.2 Виды-вселенцы

В период с 1910 по 1990 гг. в Каспии появилось 18 новых видов донных беспозвоночных (Филиппов, Аладин, 2003). Из них наиболее успешными оказались двустворчатые моллюски *Mytilaster lineatus* (Gmel.) и *Abra ovata*, многощетинковые черви *Nereis diversicolor*, креветки *Palaemon elegans*, крабы *Rhithropanopeus harrisi* и усоногие раки *Balanus improvisus*.

M. lineatus был, предположительно, занесен в Каспий при переброске моторных катеров из Черного в Каспийское море (в Бакинскую бухту) в 1917-1920 гг. (Шорыгин, Карпевич, 1948). В 1920х гг. моллюск был обнаружен в окрестностях Бакинской бухты, а также - в Красноводске и Дербенте. Следуя круговому течению, митилястер заселил сначала западную, а затем и восточную часть Южного Каспия. К 1932 г. моллюск оккупировал практически все районы моря. В Южном Каспии массовое развитие этих моллюсков наблюдалось в 1930х-1950х гг., причем их биомасса ($300-500 \text{ г/м}^2$) превышала таковую других донных организмов более чем на порядок. В 1960х- 1970х гг. обилие митилястера стало постепенно снижаться и к 1976 г. он перестал доминировать в донных сообществах, встречаясь в минимальных количествах (около 5 г/м^2). Впоследствии биомасса его опять стала нарастать (Карпинский, 2000; 2002)

В Среднем Каспии массовое развитие моллюсков наблюдалось на протяжении 1940х-1960х гг. При этом такой вспышки развития, как в Южном Каспии, здесь никогда не наблюдалось, средняя биомасса моллюсков составляла $90-130 \text{ г/м}^2$. К 1976 г., как и в Южном Каспии, обилие митилястера здесь заметно сократилось. В Северном Каспии существенное увеличение присутствия этого вида (до 30 г/м^2) регистрировалось в конце 1950х-начале 1960х гг. и в 1980х гг. (Малиновская, 2000).

Полихет *N. diversicolor* перевозили в Каспий из Азовского моря в 1939, 1940 и 1941 гг. (Зенкевич, 1952; Карпевич, 1975). В 1944 г. черви впервые были обнаружены в желудках осетров, а в 1945 г. их нашли и в бентосе Северного Каспия (Шорыгин, Карпевич, 1948). В последующие годы черви распространились по всему Каспию, заселив илы прибрежных районов. В Северном Каспии постепенный рост биомассы нереиса наблюдался с 1940х

гг. (Малиновская, 2000; Иванов, Катунин, 2001), в Среднем Каспии - с 1950х гг. (Яблонская, Осадчих, 1996), в Южном Каспии - в 1960х - 1970х гг. (Яблонская, Осадчих, 1996).

Абру завозили в Каспий в 1940, 1947 и 1948 гг. (Карпевич, Полякова, 1956). Некоторые авторы (Чепалыга, Тарасов, 1997) полагают, что уже в 1939 г. при акклиматизации нереиса, абра попала в Северный, Средний и Южный Каспий, причем уже эта первая интродукция оказалась успешной. Тем не менее, в бентосе Северного Каспия моллюски впервые были обнаружены лишь в 1955 г. (Саенкова, 1956), а в юго-восточной части Каспия - в 1962 г. (Миловидова, 1969). В 1940х-1990х гг. наблюдалось цикличное развитие моллюсков с максимумами обилия в конце 1950х гг. в Северном Каспии, в начале 1960х гг. - в Среднем Каспии и в конце 1970х гг. - в Южном Каспии (Романова, Осадчих, 1994; Яблонская, Осадчих, 1996; Малиновская, 2000; Карпинский, 2000, 2002),..

Креветок *Palaemon adspersus* Rathke и *P. elegans* неоднократно (в 1931, 1933 и 1934 гг.) завозили в Каспий из Черного моря при интродукции кефали (Шорыгин, Карпевич, 1948). В конце 1930х гг. эти раки регистрировались в больших количествах вдоль западных берегов Среднего Каспия (Бенинг, 1936; Макаров, 1940). Впоследствии они отмечались по всему морю (Карпевич, 1975). Количественные данные о биомассе креветок практически отсутствуют, известно лишь, что эти раки встречались иногда в очень большом количестве (Карпевич, 1975). Касымов (1987) отмечал, что их биомасса в Южном Каспии достигала 166 г/м^2 .

Краб *R. harrisii* попал в Каспий после открытия Волго-Донского канала либо в обрастаниях, либо в балластных водах судов (Яблонская, 1985). Впервые вид был обнаружен в Каспии в 1958 г. около о-ва Кулалы. Из Северного Каспия он распространился при помощи судов (взрослые формы) и циклонического течения (на стадии личинки) вдоль западной части Среднего Каспия и далее по всему морю. С середины 1960х гг. краб стал одним из ведущих компонентов зообентоса, формируя биомассу до 80 г/м^2 при численности в 240 экз/м^2 . В Северном Каспии максимальное развитие запасов краба наблюдалось в 1974-1978 гг. (Яблонская, 1985).

Усоногие рачки *Balanus improvisus* и *B. eburneus* также проникли в Каспийское море после открытия Волго-Донского канала. *B. improvisus* впервые был обнаружен в Северном и Среднем Каспии в 1955 г, а через год уже распространился по всему Каспию. *B. eburneus* обнаружен в Каспийском море в 1956 г. В настоящее время морские желуди часто доминируют в обрастаниях судов и гидротехнических сооружений, формируя биомассу до 10 кг/м² (Зевина, 1979).

Для видов, вселенных в Каспийское море, отмечается интересная закономерность: чем дальше от места вселения и первоначального формирования поселений, тем позже регистрировались вспышки численности и тем меньших величин достигали показатели обилия. Учитывая такие закономерности, можно предположить, что эти флуктуации были вызваны не какими-либо факторами абиотической и биотической среды (например, изменением уровня кормности или солености), а определялись степенью разрегулирования биотических отношений в экосистеме.

3.3 *Аборигенные виды.*

В Северном Каспии в период распространения акклиматизантов, в 1930х - 1980х гг., среди аборигенных групп донных беспозвоночных доминировали дрейссены, гипанисы (подроды *Adacna* и *Monodacna*), олигохеты и ракообразные. Биомасса дрейссен была относительно низкой, в среднем 3,1 г/м², и достаточно стабильной. В маловодные годы обилие дрейссен снижалось, а в многоводные - росло (Полянинова, 1998). Дидакны, Монодакны, олигохеты и пиявки в 1950х-1990х гг. демонстрировали тенденцию увеличения обилия. Что касается адакн, хирономид и амфаретид, то они, характеризуясь существенными флуктуациями количественного развития, в конце 1980х - начале 1990х гг. также демонстрировали увеличение среднего количественного развития. Причиной роста биомассы абсолютного большинства видов зообентоса в конце 1980х гг. считали повышение продуктивности Северного Каспия в этот период (Яблонская, Осадчих, 1996).

В Среднем Каспии в 1930х - 1980х гг. подавляющую часть

биомассы формировали дрейссены, кардииды, и бокоплав. В 1930х - 1960х гг. дрейссены снижали свою численность, хотя к концу 1980х гг. наблюдалось некоторое восстановление их обилия. Сходная картина наблюдалась и для кардиид. Бокоплав, в основном, наращивали свою биомассу, которая в 1986 г. втрое превысила величину, наблюдавшуюся в 1935 г. (Яблонская, Осадчих, 1996; Карпинский, 2000, 2002).

В Южном Каспии в 1930х - 1980х гг. доминировали те же виды аборигенных организмов, что и в Среднем Каспии. В 1930х-1960х гг. биомасса дрейссен здесь была ничтожно мала и только к 1986 г. выросла до 12 г/м². Биомасса бокоплавов претерпевала существенные колебания, хотя в целом в ее динамике наблюдался позитивный тренд. Сходный характер долговременной динамики был характерен и для кардиид (Яблонская, Осадчих, 1996; Карпинский, 2000, 2002).

3.4 *Влияние вселенцев на аборигенные виды*

Распространение и массовое развитие видов-вселенцев в Северном Каспии, наблюдавшееся в конце 1940х – начале 1950х гг., не могло не оказать воздействия на аборигенные виды донных беспозвоночных. Между тем, признаков угнетения, или тенденции к снижению средней численности массовых аборигенных видов в период с 1940х до 1980х гг. не отмечалось. Практически все они либо увеличили свою численность, либо демонстрировали примерно тот же уровень развития, что и в 1940х гг. Аналогичная картина наблюдалась и в Среднем и Южном Каспии, где с 1930х гг. регистрировалось массовое развитие митилястера, а с 1950х гг. - других видов акклиматизантов. Тем не менее, в 1930х-1970х гг. здесь также наблюдался рост количественного развития всех массовых аборигенных видов. В связи с этим, большинство исследователей считали, что распространение в Каспии новых видов не повлияло существенно на развитие местных форм зообентоса (Бирштейн, Спасский, 1952; Зенкевич, 1963).

Надо отметить, что, за редкими исключениями, детального анализа воздействия новых видов на исходные сообщества гидробионтов не проводилось. Единственным видом, чье

воздействие на экосистему Каспия тщательно исследовалось после вселения, был многощетинковый червь *N.diversicolor*. И даже в этом случае на основе одних и тех же материалов разные авторы приходили к диаметрально противоположным выводам. Преобладающей была точка зрения об отсутствии какого-либо угнетающего влияния нереиса на автохтонные виды (Бирштейн, Спасский, 1962; Саенкова, 1956; Карпевич, 1975). Между тем, анализ характера пространственного распределения и сезонной динамики аборигенных форм Северного Каспия в 1940х гг., выполненный Лебедевым (1955), позволил прийти к заключению о неблагоприятном влиянии нереиса на хирономид, олигохет и адакн. Это неблагоприятное влияние выражалось в снижении среднего обилия и вытеснении новым вселенцем аборигенов с обычных для них мест обитания. Отчетливо прослеживалась также пространственная сегрегация нереиса и хирономид. Отсутствие признаков депрессии хирономид в многолетнем аспекте может объясняться как ростом продуктивности Северного Каспия в 1980х гг, так и относительно низкой численностью популяции нереиса в этом районе.

В Среднем и Южном Каспии, где нереис формировал массовые скопления, обилие хирономид сокращалось заметно. Так, в Среднем Каспии распространение нереиса сопровождалось сокращением средней биомассы хирономид с 0.5 г/м^2 в середине 1930х гг. до 0.05 г/м^2 в 1976 и 1986 гг. Кроме этого, наблюдалась отчетливая сегрегация районов обитания хирономид и нереиса (Яблонская, 1985). В южных районах Каспия анализ динамики донных сообществ в тех районах, где хирономиды были заметным элементом в донных сообществах, приводит к аналогичным результатам. Так, О.А.Гримм (1876) в описании своего путешествия по Каспийскому морю в 1874 г., упоминает, что в Красноводском и Балханском заливах хара была "населена преимущественно красными личинками двукрылых." (стр.42) (имея ввиду, очевидно, личинок хирономид, А.Ф.). Исследования, проведенные в данном районе во второй половине XX столетия (Никитина, Васильев, 1979; Чепалыга, Тарасов, 1997), показали, что в этот период хирономиды встречались здесь чрезвычайно редко. Реконструкция палеобиоценозов в этом

районе также показала существенное сокращение обилия хирономид к середине XX столетия (Чепалыга, Тарасов, 1997).

Что касается негативного влияния нереид на другие группы аборигенного бентоса, то если таковое и имело место, оно было выражено в намного меньшей степени, чем в случае с хирономидами, что отмечалось еще Лебедевым (1955).

Распространение абры в Каспийском море большинство исследователей рассматривали как типичную акклиматизацию внедрения, прошедшую без ущерба для аборигенных видов (Зенкевич, 1963; Карпевич, 1975). Противоположную точку зрения высказывали Чепалыга и Тарасов (1997), которые указывали, что вселение абры привело к вытеснению церастодерм и автохтонных каспийских кардиид из исходных биотопов. Такое вытеснение, по мнению вышеуказанных авторов, стало возможным благодаря большей конкурентоспособности абры за счет повышенной скорости фильтрации и способности выживать в условиях дефицита кислорода.

Влияние креветок на состав каспийского бентоса оценить достаточно сложно в связи отсутствием количественных данных по обилию последних в Каспии. Высказывалось мнение (Зенкевич, 1963), что креветки, возможно, вступили в конкурентные взаимоотношения с мизидами. Учитывая, что большую часть рациона креветок составляли донные беспозвоночные (Малиновская, 1961; Яблонская, 1985), можно предположить, что они стали причиной усиления нагрузки на донные сообщества. Тем не менее, имеющиеся данные по количественному развитию аборигенных видов каспийского бентоса не позволяет говорить о неблагоприятном влиянии на них креветок.

Влияние крабов на местную фауну также слабо изучено. Существует мнение о возможной их роли в сокращении численности мелких гидробиид (Чепалыга, Тарасов, 1997).

Оценка влияния митилястера на автохтонные элементы биоты Каспия затруднена в связи со скудностью сведений о состоянии экосистемы Каспия в период, предшествующий его интродукции. Считается, что массовое развитие митилястера в Среднем и Южном Каспии привело к полному вымиранию

D. caspia Eichw. и *Dreissena elata* (Andr.), которые до вселения митилястера были широко распространены в этих районах (Логвиненко, 1965). С вселением митилястера связывают также исчезновение нематод *Monhystera bulbosa* Grimm (Чесунов, 1983 – цит. по Чепалыга, Тарасов, 1997). Таким образом, на первых этапах своего распространения *Mytilaster* привел к исчезновению некоторых эндемиков. После последовавшего существенного сокращения количества митилястера в 1970х-1980х гг., обилие оставшихся видов дрейссен в Среднем и Южном Каспии существенно возросло, а в Среднем Каспии они даже стали доминировать в донных сообществах.

Вселение баянусов является, вероятно, единственным примером положительного эффекта видов-вселенцев на аборигенную фауну. Показано (Осадчих, 1963; Зевина, 1968), что обилие некоторых местных видов даже увеличилось благодаря появлению морских желудей. Вероятно, домики баянусов создавали лучшие условия для защиты других организмов от волн и выедания рыбами, кроме того, они обеспечили более удобную поверхность для прикрепления сидячих форм автохтонных организмов (Карпевич, 1975).

4. Заключение

В целом, как для Каспия, так и для Арала динамика донных сообществ в 1930х-1980х гг. имела сложный характер. Поскольку в Каспии в этот период гидрологический режим был относительно стабильным (по крайней мере, по сравнению с Аральским морем), можно предположить, что наблюдавшиеся изменения в донных сообществах в значительной степени были связаны с периодическим появлением здесь видов-вселенцев, нарушавших сложившийся биотический баланс. Аральская экосистема характеризовалась не столько значительными межгодовыми флуктуациями численности и биомассы донных организмов, сколько более или менее выраженными тенденциями их изменения, что определялась наличием здесь такого мощного направляющего фактора, как быстро нарастающая соленость.

Приведенные выше данные позволяют говорить о неблагоприятном воздействии натурализации креветок и крабов

на аборигенные виды. Влияние креветок на аборигенную фауну было в наибольшей степени выражено в Аральском море, где их распространение привело к вытеснению единственного вида бокоплавов - *D. aralensis*. В Каспийском море влияние креветок, вероятно, было выражено в меньшей степени, благодаря достаточно большому количеству видов бокоплавов и большому разнообразию биотопов.

Распространение крабов, вероятно, стало причиной снижения обилия мелких гастропод в обоих водоемах. Это подтверждается как палеоэкологическими данными по Каспийскому морю, так и данными о современном распределении крабов и каспиогидробий в Аральском море.

Некоторые признаки конкурентных взаимоотношений абры с автохтонными видами кардиид были отмечены в обоих водоемах. В современных донных сообществах Арала и Каспия временное вытеснение церастодермы аброй из исходных биотопов наблюдалось достаточно часто (Зенкевич, 1947; Романова, 1979; Филиппов, 1995б). Несмотря на то, что такое замещение не было необратимым и, как правило, носило кратковременный характер, существование конкурентных взаимоотношений между аброй и церастодермой представляется весьма вероятным.

Вселение нереиса имело наиболее выраженный эффект на исходные донные сообщества в обоих морях. Интродукция полихет неизменно приводила к вытеснению хирономид с характерных для них местообитаний и существенному сокращению их среднего обилия. Тем не менее, в отличие от Аральского моря, в Каспии полного исчезновения хирономид не наблюдалось. По-видимому, этому способствовало наличие в Каспийском море обширных площадей, недоступных для нереиса из-за низкой солености воды, и, опять-таки, относительно большое разнообразие биотопов.

Характерно, что в других водоемах (кроме Каспия и Арала), где хирономиды и нереисы обитали совместно, также наблюдалась явная пространственно-временная разобщенность этих групп животных. Так, в Вислинском заливе Балтийского моря устойчивое повышение солености выше 5 г/л вело к увеличению доли нереиса с 14 до 98 % от суммарной биомассы

макрозообентоса, тогда как доля хирономид и олигохет резко снижалась (Рудинская, 1994). В заливе Сиваш Азовского моря массовое развитие нереис наблюдалось в районах с соленостью до 64 г/л, тогда как районы с более высокой минерализацией заселяли хирономиды (Воробьев, 1940). Сходные взаимоотношения между этими организмами наблюдались также в Азовском море и в озере Палеостоми (Лебедев, 1955). Эти данные свидетельствуют о том, что причиной пространственной и временной сегрегации нереисов и хирономид является не различное отношение к солености, а биотические отношения между этими группами.

В целом, приведенные данные свидетельствуют о том, что виды-вселенцы оказали существенное воздействие на аборигенную фауну Арала и Каспия. Это воздействие было более выражено в Аральском море, что было связано с упрощенной структурой бентосных сообществ (в частности – с малым количеством видов), гораздо меньшим по сравнению с Каспийским морем разнообразием биотопов и неблагоприятным воздействием растущей солености.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 01-04-49550.

Литература

- Андреев Н.И.* Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. – Омск, 1999. 453 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И.* Некоторые закономерности изменения фауны беспозвоночных Аральского моря // IV съезд ВГБО. - Киев: Наукова думка, 1981. С. 50-51.
- Андреев Н.И., Андреева С.И., Филиппов А.А.* Зообентос Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения // Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1990. Т.223. С. 24-31.
- Андреева С.И.* Зообентос Аральского моря // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. - Фрунзе: Илим, 1978. С. 13-14.

- Андреева С.И.* Макробентофауна Аральского моря в условиях его измененного режима. [Автореф. дисс. ... канд. биол. наук]. - М., 1984. 24 с.
- Андреева С.И.* Макрозообентос Аральского моря в начальный период его осолонения // Тр.Зоол.ин-та АН СССР, 1989.- Т.199. С. 53-82.
- Андреева С.И., Андреев Н.И.* Донные биоценозы Аральского моря при изменении его режима // Гидробиол. журн. 1987. Т.23. №5. С. 81-86.
- Бенинг А.Л.* Проникновение в Каспийское море некоторых новых для него животных // Природа. 1936. №4. С.107-108.
- Бириштейн Я.А., Спасский Н.Н.* Донная фауна Каспийского моря до и после вселения *Nereis succinea*. // Акклиматизация нереис в Каспийском море. - М.: Изд-во МОИП, 1952. С. 115 - 145.
- Воробьев В.П.* Гидробиологический очерк Восточного Сиваша и возможность его рыбохозяйственного использования // Тр. Азово-Черноморск. научно-исслед. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр. 1940. Т.12. №1. С. 69-163.
- Гаврилов Г.Б.* Некоторые акклиматизированные беспозвоночные в пище аральских промысловых рыб // Тр.ВНИРО. 1970. Т.76. №3. С. 207-211.
- Гримм О.А.* Каспийское море и его фауна. Тетрадь 1 // Труды Арало-Каспийской экспедиции. Вып.2. Приложение к трудам С.-Петербургского общества естествоиспытателей. - С.-Петербург, 1876. 168 с.
- Зевина Г.Б.* Роль вселенцев в обрастаниях на Каспийском море // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. - М., 1968. С. 86-94.
- Зевина Г.Б.* Вселенцы и аутовселенцы в Каспийское море // Комплексные исследования Каспийского моря. - М.: Изд-во МГУ, 1979. С. 108-119.
- Зенкевич Л.А.* Фауна и биологическая продуктивность моря. Моря СССР. Т. 2. -М.-Л.: Советская наука, 1947. 588 с.
- Зенкевич Л.А.* Введение // Акклиматизация нереис в Каспийском море. - М.: Изд-во МОИП, 1952. С. 3-9.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. - М.: Наука, 1963. 739 с.
- Иванов В.П., Катунин Д.Н.* Отчет о результатах Всекаспийской

морской экспедиции // Каспийская Экологическая программа КЭП. Каспийский Региональный Тематический Центр. Управление биоресурсами КРТЦ УБ. - Астрахань: КаспНИРХ, 2001. 111 с.

Карневич А.Ф. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море // Тр.ВНИРО. 1960. Т.43. №1. С. 76-115.

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

Карневич А.Ф., Полякова Б.Г. Акклиматизация синдесмии в Каспийском море // Рыбное Хозяйство. 1956. №8. С. 66.

Карпинский М.Г. Распределение донной фауны Среднего и Южного Каспия в 1986 г.: сравнение с предыдущими съемками и анализ возможных изменений бентосного сообщества // Морские гидробиологические исследования. - М., 2000. С. 127-138.

Карпинский М.Г. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. - М.: Изд-во ВНИРО, 2002. 283 с.

Касымов А.Г. Животный мир Каспийского моря. - Баку: Элм, 1987. 155 с.

Кортунова Т.А. Некоторые данные по акклиматизированным морским беспозвоночным Аральского моря // Тр.ВНИРО. 1970. Т.76. №3. С. 178-184.

Лебедев Н.В. О взаимоотношении *Nereis succinea* с местными формами бентоса Северного Каспия // Вестник Московского университета. Серия физико-математических и естественных наук. 1955. Вып. 1. № 2. С. 89-118.

Логвиненко Б.М. Об изменении в фауне каспийских моллюсков рода *Dreissena* после вселения *Mytilaster lineatus* (Gmel.) // Биологические науки. 1965. № 4. С. 14-20.

Макаров А.К. Новая для Каспийского моря черноморская креветка // Природа. 1940. №4. С. 84.

Малиновская А.С. О биологии креветок, акклиматизированных в Аральском море // Сборник работ по ихтиологии и гидробиологии. - Алма-Ата: Издательство АН КазССР, 1961. С. 113-124.

Малиновская Л.В. Роль вселенцев в формировании донной фауны Северного Каспия // Виды-вселенцы в европейских морях России. - Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2000. С. 57-59.

- Маркова Е.Л., Проскурина Е.С.* Современное состояние запасов рыб Аральского моря и их кормовая база в условиях зарегулирования стока Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. - Ашхабат: Илым, 1974. С. 17-18.
- Миловидова Н.А.* Годовые колебания бентоса в юго-восточной части Каспийского моря // Тр.ВНИРО. 1969. Т.65. С. 298-303.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиол. журн. 1972. Т.8. №3. С.14-20.
- Никитина Е.Н., Васильев В.И.* Донные беспозвоночные Красноводского залива и их роль в формировании мест откорма зимующих водоплавающих птиц // Комплексные исследования Каспийского моря. Вып. 6. – М.: Изд-во МГУ, 1979. С. 119-123.
- Осадчих В.Ф.* Бентос северной части Каспийского моря в условиях зарегулирования стока Волги // Зоол. журн. 1963. Т.42. №2. С.184-196.
- Полянинова А.А.* Кормовая продуктивность // Научные основы устойчивого рыболовства и регионального распределения промысловых объектов Каспийского моря. – М.: Изд-во ВНИРО, 1998. С. 30-43.
- Романова Н.Н.* О взаимоотношениях между *Cerastoderma lamarcki* и *Abra ovata* у западного побережья Северного Каспия // Моллюски. Т.6. - Л., 1979. С. 109-110.
- Романова Н.Н., Осадчих В.Ф.* Многолетние изменения в донной фауне Среднего и Южного Каспия // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса. - Астрахань: КаспНИРХ, 1994. С. 189-191.
- Рудинская Л.В.* Воздействие солености воды на структуру сообщества бентосных беспозвоночных // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса. Астрахань: КаспНИРХ; 1994: 612-614.
- Саенкова А.К.* Новое в фауне Каспийского моря // Зоол. журн. 1956. Т.35. №5. С. 678-679.
- Филиппов А.А.* К вопросу о солеустойчивости донных организмов

- Аральского моря // Тр. ЗИН РАН. 1995а, Т.262. С. 65-102.
- Филиппов А.А.* Макрозообентос прибрежной зоны северной части Аральского моря в современных полигалинных условиях: численность, биомасса, пространственное распределение // Тр. ЗИН РАН. 1995б. Т.262. С. 103-166.
- Филиппов А.А., Аладин Н.В.* Виды-вселенцы в донных сообществах Каспия: влияние на биоразнообразие // Инвазии чужеродных видов в голарктике. – Борок: ИБВВ, 2003. С. 204-212.
- Филиппов А.А., Петухов В.А., Комендантов А.Ю.* Зообентос пролива Берга (Аральское море) в мае 1992 г. // Тр. ЗИН РАН. 1993. Т.250. С. 72-80.
- Хусаинова Н.З.* Биологические особенности некоторых массовых донных кормовых беспозвоночных Аральского моря. - Алма-Ата: Изд-во Каз. гос. ун-та, 1958. 116 с.
- Хусаинова Н.З.* Биологические основы акклиматизации рыб и беспозвоночных в Аральском море // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – М., 1968. С. 100-104.
- Хусаинова Н.З.* Новейшие изменения биологических процессов в Аральском море // Биологические Науки. 1971. №1. С. 176-190.
- Чепалыга А.Л., Тарасов А.Г.* Интродукция атлантических видов в Каспий: судьба эндемичных таксонов и биосистем // Океанология. 1997. Т.37. №2. С. 261-268.
- Шорыгин А.А., Карпевич А.Ф.* Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. - Симферополь: Крымиздат, 1948. 107 с.
- Яблонская Е.А.* Питание *Nereis succinea* в Каспийском море // Тр. МОИП. Отд. Зоологии. 1952. Т.33. С. 285-351.
- Яблонская Е.А.* (ред.) Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. - М.: Наука, 1985. 277 с.
- Яблонская Е.А., Осадчих В.Ф.* Влияние океанологических условий на формирование бентоса. // Каспийское море. Вып.2. Гидрохимические условия и Океанологические основы формирования биологической продуктивности. СПб.: Гидрометеиздат, 1996. С. 263-278.

History of invasion of some alien benthic species into the Caspian and the Aral Sea was briefly reviewed. The most successful acclimatisants in both seas were bivalve mollusks *Abra ovata*, polychaetes *Nereis diversicolor*, shrimps *Palaemon elegans* and crabs *Rhithropanopeus harrisii*. Comparative analysis of the acclimatisant impact on aboriginal species was undertaken. The quantitative data on both aboriginal and alien species development for the period 1930s-1980s were examined. The conclusion was made about significant influence of alien species on the Aral and Caspian aboriginal species.