

Vestnik zoologii

Отдельный выпуск

№ 36
2018

SCIENTIFIC JOURNAL • FOUNDED IN 1967 • BI-MONTHLY JOURNAL • KYIV

Содержание

Введение	7
Глава 1. История ихтиологических исследований в регионе	9
Глава 2. Анализ систематически проблемных групп рыб	14
2.1. Сельди (<i>Alosa</i> spp.)	14
2.2. Караси (<i>Carassius</i> spp.)	18
2.3. Обыкновенные щиповки (<i>Cobitis</i> (superspecies taenia))	21
2.4. Тарань и плотва (<i>Rutilus rutilus</i> s. l.)	25
Глава 3. Видовой состав ихтиофауны Нижнего Днестра и его изменения	26
Глава 4. Деформации биологической структуры популяций промысловых видов	42
4.1. Сельди	42
4.2. Тарань	46
4.3. Лещ	49
4.4. Рыбец	51
Глава 5. Относительная численность и разнообразие видов в уловах	54
Глава 6. Анализ состояния запасов аборигенных промысловых видов	60
6.1. Осетровые	61
6.2. Пузанковые сельди	63
6.3. Щука.	64
6.4. Лещ	65
6.5. Густера	66
6.6. Тарань	67
6.7. Рыбец	68
6.8. Жерех	69
6.9. Сом	70
6.10. Судак	71
Глава 7. Общие тенденции изменения уловов	73
7.1. Объемы	73
7.2. Структура	74
7.3. Современный ихтиоцен Днестра и Дуная	77
Заключение. Общие замечания по состоянию нижнеднепровского ихтиоцена	80
Список литературы	83

Засновники (видавці) — Національна академія наук України
(вул. Володимирська, 54, Київ, 01030 Україна) та
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
(вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030, Україна)

Затверджено до друку вченою радою
(протокол № 10, 30.10.2018)

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01030 Україна

Редактор Н. С. Филімонова
Комп'ютерна верстка О. Цудзинович

Підписано до друку 26.12.2018. Формат 70×108/16. Папір офсетний. Гарн. Minion Pro.
Ум. друк. арк. 8,4. Обл.-вид. арк. 8,7. Тираж 100 прим. Зам № 5482.

Оригінал-макет підготовано редакцією журналу «Вестник зоологии»

Віддруковано ВД «Академперіодика» НАН України
вул. Терещенківська, 4, м. Київ, 01004
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001

**Национальная академия наук Украины
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена**

С. В. Межжерин, Д. Б. Верлатый

**ПРОХОДНЫЕ И ПРЕСНОВОДНЫЕ РЫБЫ НИЖНЕДНЕПРОВСКОЙ
ЭСТУАРНОЙ СИСТЕМЫ В НАЧАЛЕ XXI СТ.**

S. V. Mezhzherin, D. B. Verlatiy

**ANADROMOUS AND FRESHWATER FISH OF THE LOWER DNIPRO ESTUA-
RINE SYSTEM AT THE BEGINNING OF XXI CENTURY**

Киев–2018

ПРОХОДНЫЕ И ПРЕСНОВОДНЫЕ РЫБЫ НИЖНЕДНЕПРОВСКОЙ ЭСТУАРНОЙ СИСТЕМЫ В НАЧАЛЕ XXI СТ.

С. В. Межжерин, Д. Б. Верлатый

Проходные и пресноводные рыбы Нижнеднепровской эстуарной системы в начале XXI ст. Межжерин С. В., Верлатый Д. Б. — Изменения видового состава, численности, объемов уловов, структуры популяций и соотношения экологических групп проходных и пресноводных рыб Нижнеднепровской эстуарной системы проанализированы путем сравнения собственных материалов, собранных в первых двух десятилетиях XXI ст., и литературных данных, отражающих состояние и динамику ихтиоцены за последние 80 лет. Установлено существенное изменение ихтиофауны Нижнего Днепра, связанное с уменьшением числа видов аборигенной пресноводной и проходной ихтиофауны в два раза и появлением ряда чужеродных видов, в основном дальневосточного происхождения. Изменения видового состава сопровождалось обвальным падением численности популяций большинства промысловых рыб. В результате суммарные уловы проходных и пресноводных рыб в Нижнеднепровском регионе за 80 лет упали в 17 раз, при том, что в украинской части Нижнего Дуная за последние 60 лет они сократились только в 3 раза. Добыча аборигенных видов в Нижнеднепровской эстуарной системе сейчас составляет 3 % относительно уровня 1930-х годов и по своему объему уступает промыслу инвазионных видов (толстолобов и караса китайского), на которых приходится 59 % уловов. Резко изменилась и структура промысла: доля проходных рыб в уловах упала с 10,4 до 0,9 %, а хищных с 26,3 до 2,9 %. Уменьшилась упитанность промысловых рыб, изменились размеры, темп роста, поменялось соотношение возрастных групп и полов. Характерной особенностью стало нарастание численности короткоциклических видов, процент которых в уловах мальковой волокушей в 1930-х годах составила не более 10, а в начале XXI ст. достиг уровня 45 %. Главной причиной изменений структуры ихтиоцены и катастрофического падения численности рыб стало зарегулирование нижнего течения Днепра плотиной Каховской ГЭС. Это привело к регрессивным сукцессиям, снижению биологической продуктивности водных систем региона, сокращению площади нерестилищ, оскуднению трофической базы молоди промысловых рыб. Негативные процессы продолжаются и сейчас, хотя и происходят не такими стремительными темпами, как сразу же после зарегулирования.

Ключевые слова: пресноводные и проходные рыбы, Нижний Днепр, ихтиофауна, структура популяций, уловы, чужеродные виды.

Anadromous and Freshwater Fish of the Lower Dnipro Estuarine System at the Beginning of XXI Century. Mezhhzherin, S. V. Verlatiy, D. B. —

Changing of species composition, numbers of species, catches sizes and fish supplies, biological structure of populations of anadromous and freshwater fish of the Lower Dnipro estuarine system were analyzed by comparison of own materials (which were collected during first two decades of XXI century) and data from literature that show the trend of fish community for the last 80 years. It was revealed a significant change in the ichthyofauna of the Lower Dnipro, associated with a decrease in the number of species of aborigine, freshwater and anadromous fish nearly twice and the appearance of a number of alien species, mainly of Far Eastern origin. Changing of species composition was accompanied by the collapse of the population size of majority of commercial fish. As a result, fish catches of freshwater and anadromous species together have fallen dramatically by 17 times for the last 80 years. At the same time in Ukrainian part of the Lower Danube they have decreased only three times for the last 60 years. The catches of native fish species in the Low Dnipro estuarine system now stands at 3 % regarding the level of catches in 1930s. It is still lower then catches of invasion species, bighead carps (*Hypophthalmichthys* spp.) and goldfishes (*Carasius auratus*), they account for about 59 % of catches. The structure of fisheries has changed dramatically: the share of anadromous fish fell from 10.4 to 0,9 and for predatory fish — from 26,3 to 2,9 %. Such parameters as fish corpulence, size, rate of growth, the proportion of age groups and sex have changed significantly. A defining feature now is increasing in number of species with the short life cycles, the percentage of which in catches by young fish's fishnet in 1930s was less than 10 % and in the beginning of XXI century reached 45 %. The main reason of changing the structure of ichthyofauna and catastrophic decline of population number is regulating the Lower Dnipro River by hydroelectric power plant Kahovska Dam. This has resulted in regressive succession, reducing of yielding capacity of water systems in this region, shrinking of spawning grounds and impoverishment of fodder sources of juvenile fish. Negative processes are continuing now but they are taking place not as rapidly as just after regulating the river.

Key words: freshwater and anadromous fish, the Lower Dnipro, ichthyofauna, population structure, catches sizes, alien species.

ВВЕДЕНИЕ

В первой половине XX ст. Днепровско-Бугская эстуарная система была ключевым рыболовецким бассейном Украины, в котором в то время добывали до 40 % рыб (Амброз, 1956). Промысел базировался на ценных проходных и пресноводных видах. Причина такой исключительной значимости — размер бассейна и его экотонный характер. Здесь нагуливались и размножались морские, солоноватоводные и пресноводные рыбы, шли на нерест стада проходных видов. После зарегулирования плотиной Каховской ГЭС в середине 1950-х годов начались активные изменения исторически сложившейся экосистемы Нижнего Днепра: уменьшилась проточность русла и объем стока, увеличилась соленость лимана, изменился характер высшей водной растительности, произошло насыщение водоемов биогенными химическими элементами. Как следствие, произошло резкое падение численности популяций основных промысловых рыб, а более редкие и немногочисленные реофильные виды просто исчезли (Павлов, 1964; Залуми, 1967, 1970; Сухойван, 1989; Сухойван и др., 1989). К середине 1970-х годов на Нижнем Днепре появился целый ряд эврибионтных инвазионных видов, в основном дальневосточного происхождения. Их появление сопровождалось всплесками численности, и со временем они стали играть заметную роль в экосистемах и составили значительную долю в промысле (Верлатый и др., 2009).

В первом десятилетии XXI ст. снижение продуктивности и уменьшение регионального видового разнообразия пресноводных и проходных рыб в водных системах Украины, начавшееся в 1990-х годах, продолжилось. В результате оскудение современных естественных запасов пресноводных и проходных рыб можно приравнять к состоянию экологической катастрофы (Межжерин, 2008). Трудно назвать вид проходных или аборигенных пресноводных рыб, популяции которого в Украине, как минимум, на порядок не сократили бы промысловые запасы. Главными причинами кризиса стали деформации исторически сложившихся экосистем, а также исчезновение мест, подходящих для природного нереста. Вследствие этого уже к концу XX ст. произошло значительное угасание численности популяций аборигенных видов в днепровских водохранилищах после всплески 1960–1980-х годов, явившейся ответом биоты на резкие изменения условий существования. Свою роль в оскудении запасов, конечно, сыграли браконьерство и перепромысел.

Крайне негативная ситуация сложилась на Нижнем Днепре, рыбные запасы которого очевидно пострадали в наибольшей степени (Межжерин, 2008). Кроме того, особую актуальность исследованиям современного состояния ихтиоценоз Нижнего Днепра придает еще и то обстоятельство, что начиная с 1990-х годов, систематиче-

ские исследования ихтиофауны здесь перестали проводить, а имеющиеся публикации (Правоторов, 1996, 2003, 2006 а, б; Правоторов, Верлатый, 2005; Правоторов и др., 2005) касались лишь состояния запасов и видового состава основных промысловых видов или представляли собой обзор видового состава (Vasil'eva, 2003; Мовчан, 2005).

Особый интерес представляет сравнительный анализ изменения ихтиофауны и состояния запасов рыб почти за 90-летний период. Исследования корифеев отечественной науки А. И. Амброза (1956), В. И. Владимирова (1953, 1957, 1959, 1960 а, б, 1961, 1962; Владимиров и др., 1963, 1965), С. П. Федия (1952), П. И. Павлова (1953, 1958, 1964) и др. как нативного ихтиоцена 1930–1950-х годов, так и сразу же после зарегулирования Нижнего Днепра О. Ф. Ляшенко (1958), С. Г. Залуми (1967, 1970; Залуми и др., 1980), а также последующие исследования второй половины XX ст. (Сухойван, 1989; Сухойван и др., 1989) прослеживают динамику снижения численности, сравнивая современное и прошлое состояние ихтиоценоза. Это касается не только видового состава и ресурсов, но и структуры популяций. В результате вполне реальной становится не только оценка масштабов негативных изменений, но и возможность создания базиса для прогнозирования изменений ихтиоцена пресноводных и проходных рыб Нижнеднепровского бассейна в ближайшие десятилетия.

Таким образом, исследования пресноводных и проходных рыб Нижнеднепровского региона важны прежде всего тем, что наблюдаемая экологическая деградация ключевой водной системы, является еще и частью общей тенденции, характерной для всех речных систем Украины. Более того Нижний Днепр можно рассматриваться как своего рода летопись угасания в прошлом разнообразного и процветающего речного ихтиоцена.

Авторы выражают искреннюю признательность коллегам, оказавшим реальную помощь при проведении данного исследования, прежде всего, Б. И. Правоторову, С. В. Кокодию и Л. В. Федоренко.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В РЕГИОНЕ

Днепровско-Бугская устьевая область, в современном понимании Нижний Днепр (от Каховской ГЭС до устья), Днепровский лиман и нижняя часть Южного Буга традиционно рассматривается как единый рыбопромысловый бассейн. При этом главную роль в поддержании продуктивности региона играли Нижний Днепр и Днепровская часть Днепровского-Бугского лимана, где добывалась более 90 % всей рыбы региона, и которая в данной работе именуется Нижнеднепровской системой. При этом следует учесть, что по ряду ценных видов таких как шемая, севрюга и вырезуб, значение Южного Буга как регионального резервата было ключевым.

Изучение ихтиофауны, а также рыбных запасов этого бассейна, дававшего значительную часть рыбы в Украине в довоенный период (Амброз, 1956), посвящено немало исследований. Этот регион был объектом особого внимания еще в XIX веке российских, а в XX веке здесь работали почти все именитые отечественные ихтиологи.

Историю исследований Нижнеднепровской ихтиофауны, очевидно, правильно разделить на несколько этапов.

Первый или начальный этап охватывает период со середины XIX и до 20-х годов XX ст. и для современной ихтиологии больше имеет историческое значение. Исследования Днепровско-Бугского рыболовства и видового состава рыб были начаты А. А. Скальковским (1846), продолжены К. Ф. Кесслером (1877), И. В. Середой (1863), А. С. Афанасьевым-Чужбинским (1863) и И. Н. Фалеевым (1895). Их работы носили описательный характер. В этих источниках дается информация о видовом составе и особенностях образа жизни рыб. В них отсутствуют четкие количественные сведения об объеме добычи, размерно-возрастном составе стад, влиянии на популяции промыслового фактора. Отсутствие подобного рода данных не позволяет сопоставить современные рыбные запасы, особенности популяционной структуры и численность основных промысловых видов современного Нижнего Днепра с уровнем XIX ст. Тем не менее уже к концу того столетия И. Н. Фалеев (1895) отмечал уменьшение запасов промысловых рыб и их измельчение. На основании этих работ можно сделать вывод, что главными промысловыми объектами Днепровско-Бугской устьевой области в конце XIX начале XX столетия были ценные категории рыб: проходные (осетровые и пузанковые) и пресноводные (тарань, лещ, судак, рыбец, чехонь, сазан) виды, которых часто называют полупроходными.

Кроме того, К. Ф. Кесслер (1877) в своих работах приводит сведения по биологии днепровских рыб, в том числе, и по их размножению. Следует отметить, что преиму-

щественно, эти данные были получены на основании эпизодических и разрозненных исследований или опросов и касались основных промысловых видов. Ученый первый указал, что по целому ряду признаков азово-черноморские сельди очень близки к каспийским. В этой работе приводятся удивительные, с точки зрения современных представлений о Нижнеднепровском ихтиоценозе, сведения о массовости в низовье Днепра таких реофильных рыб как стерлядь (*Acipenser ruthenus*) и синец (*Abramis ballerus*), на что в течение XX ст. не указывал ни один ихтиолог.

В работах авторов начала XX ст. Н. Е. Максимова (1913), П. Г. Емельяненко (1914), А. А. Браунера (1909-1910), Е. К. Суворова (1915 а, б) также приводится большое число частных сведений, количественные данные, определяющие общую картину промысла, в этих работах отсутствуют. Работы П. Г. Емельяненко (1914) и А. А. Браунера (1912) касались, главным образом, различных сторон биологии и морфологии основных промысловых видов рыб бассейна Днепра.

Н. Е. Максимов (1913) сделал географическое описание Нижнего Днепра и охарактеризовал открытые лиманы северо-западного побережья Черного моря с точки зрения рационального ведения рыбного хозяйства, участвовал в обсуждении проекта правил рыболовства.

Е. К. Суворов (1915 а, б) в своих трудах этого периода и в дальнейшем (1948) большое внимание уделял вопросам рыболовства и его организации. Им дана характеристика как общего состояния этой отрасли на Днепре, так и рассмотрены конкретные вопросы, связанные с выловом отдельных видов.

В 1919 г. в г. Очакове была основана Всеукраинская государственная Черноморско-Азовская научно-промысловая исследовательская станция. В 1927 г. она была реорганизована в Государственную ихтиологическую исследовательскую станцию в г. Херсоне. Это послужило началом целенаправленных и более глубоких исследований в области рыбного хозяйства Днепровско-Бугской устьевой области. Авторы первого периода исследований уже в большей степени опирались на точные количественные данные. В работах И. Я. Сыроватского (Сыроватский, 1929; Сыроватский, Гудимович, 1927) и Ф. Ф. Егермана (1929) имеются определённые сведения о сроках и местах нереста некоторых рыб, а также описание и характеристика отдельных нерестилищ. Д. Е. Белинг (Белінг, 1935) охарактеризовал качественный состав видов кормовых беспозвоночных и рыб Днепра.

В связи со строительством ДнепроГЭСа в г. Запорожье в последующие годы основное внимание было уделено верхней порожиистой части Нижнего Днепра. А. П. Квинтилианов (1927), высказал мнение о значении Нижнеднепровского запретного для промысла рыб пространства, а также о его возможном влиянии на рыбные ресурсы и развитие рыбного хозяйства в нижнем бьефе. И. Я. Сыроватский (Сыроватский, Гулимович, 1929), проводя анализ рыболовства в районе днепровских порогов, установил, что здесь наиболее четко выражены миграции рыб. Причём направленные перемещения осуществляли как проходные рыбы, идущие с моря или Днепровско-Бугского лимана, так и местные виды, кочующие в пределах определенного участка реки. Наибольшее промысловое значение в относительной удаленности от моря имели проходные виды (осетровые и сельди), меньшее — полупроходные (вырезуб, тарань), достаточно часто встречался угорь. Из других мигрирующих рыб, чаще всего наблюдались лещ, чехонь, окунь и густера.

Второй этап ихтиологических исследований Днепровско-Бугской устьевой области охватывает период с 1931 по 1955 годов, закончился зарегулированием Нижнего Днепра плотиной Каховской ГЭС. Данные, полученные в это время,

имеют принципиальное значение для последующих ихтиологических исследований. Во-первых, удалось окончательно установить видовой состав рыб Нижнего Днепра и Днепровского лимана, сделав это на основе систематики рыб близкой к современной. Во-вторых, получить количественные характеристики стад промысловых рыб, поскольку в публикациях того времени уже приводятся достоверные сведения, касающиеся объемов вылова рыбы и биологической структуры популяций промысловых видов.

Особое значение имеют исследования А. И. Амброза, который в своей монографии «Рыбы Днепра, Южного Буга и Днепровско-Бугского лимана» (Амброз, 1956) обобщил как полученные им лично данные, так и все имеющиеся на то время сведения по видовому составу, уловам и структуре популяций. В частности приводятся подробные материалы по фауне и биологии рыб, дается морфологическая характеристика многих видов и подробная биологическая структура стад всех промысловых рыб. Кроме того, приводятся имеющиеся данные по уловам рыбы в 1920-х годах, а также подробная статистика добычи рыбы в этом бассейне с 1931 по 1940 гг. Основу рыболовства в то время, как и в XIX веке, составляли проходные (осетровые и сельди), а также массовые пресноводные виды, склонные к сезонным миграциям в лиман (лещ, тарань, чехонь, сазан, рыбец и др.).

Исследования ресурсов и видового состава рыб региона, включающего Нижний Днепр и Днепровский лиман, в послевоенный период проводились группой высококлассных отечественных ихтиологов С. П. Фединым (1952), П. И. Павловым (1953, 1964), В. И. Владимировым (Владимиров и др., 1963, 1965), О. Ф. Ляшенко (1958). Ими был собран большой материал, содержащий множество конкретных данных по гидрохимии, планктону, бентосу и ихтиофауне. Это позволило не только пополнить и уточнить уже имеющиеся данные, но, прежде всего, создать основу для прогнозирования изменений условий естественного воспроизводства рыбных ресурсов в Каховском водохранилище и в нижнем бьефе Днепра. Детально изучалось и состояние запасов, и успешность размножения осетровых, сельдевых, леща, карпа, сазана, судака (Владимиров, 1955, 1959, 1960 б, 1961; Владимиров и др., 1963, 1965), чехони (Бугай, 1958, 1959), тарани (Сухойван, 1956), рыбца (Владимиров, 1962), шемаи (Мовчан, Жукинський, 1959), сома (Бугай, 1966), пузанка (Залевский, 1955). Были исследованы и биологические особенности пречисленных рыб, обобщены данные по морфологии. Также велись работы по изучению ската, биология молоди, относительная численность и урожайность в период до сооружения Каховской ГЭС (Ляшенко, 1952; Владимиров, 1959).

Можно считать, что данные, полученные в этот период, еще отражают нативное состояние Нижнеднепровского ихтиоценоза и являются неценными как базис для последующих исследований.

Третий этап научных изысканий приходится на время стагнации Нижнеднепровского ихтиоценоза. Он охватывает период с 1956 вплоть до конца 1990-х годов. Следует учесть, что в этот период произошло формальное сокращение площади нижнеднепровского рыболовного региона, за счет участка Днепра, попавшего в зону Каховского водохранилища, что автоматически привело к занижению показателей уловов. Характерной особенностью этой фазы состояния нижнеднепровского ихтиоценоза является резкое снижение запасов проходных и пресноводных рыб. Исчезли не только регионально редкие реофильные виды, но и некоторые не столь однозначно связанные с быстрым течением виды. При этом появился целый ряд чужеродных видов, со временем ставших массовыми.

В этот период проводили исследования В. И. Владимиров (1960 а, б), В. И. Владимиров с соавторами (Владимиров и др., 1963, 1965), П. И. Павлов (1953, 1958, 1964), А. Я. Щербуха (1965), С. Г. Залуми (1967, 1970), К. С. Бугай (1958, 1959, 1965, 1966, 1967, 1977), П. Г. Сухойван (1956), В. Л. Брюзгин (Брюзгін, 1967) и др. Работы этих авторов можно считать «летописью разрушения» Нижнеднепровского ихтиоцена. Особую ценность для оценки ближайших последствий зарегулирования стока Днепра, в частности Нижнеднепровского ихтиоцена, представляют работы П. И. Павлова (1953, 1964) и С. Г. Залуми (1967, 1970). Первый автор охватил период сразу после зарегулирования до 1960 г. включительно. Второй к этому добавил еще и данные за первую половину 1960-х годов.

Большое внимание было уделено влиянию гидростроительства на рыбные запасы и попыткам смягчить негативное влияние зарегулирования стока на условия размножения рыб (Бугай, 1958, 1965, 1966, 1967, 1977; Владимиров, 1961, 1962, Владимиров и др., 1963; Залуми и др., 1980). Обращает на себя внимание вынужденно оптимистический характер прогнозов, сделанных ихтиологами в то время, поскольку процесс деградации гидроландшафтов явно набирал обороты. Кроме замедления течения, суточных колебаний уровня воды и сезонного перераспределения стока, вызванных работой Каховской ГЭС, с каждым годом увеличивался забор воды из Днепра для орошения.

Важным направлением исследований стала проблема искусственного воспроизводства ценных видов рыб — осетровых, судака, леща и тарани (Белый, 1961; Сухойван, 1959). Со временем выяснилось, что такой подход не принес ощутимых результатов. Параллельно с этим изучались аспекты биологии разных видов рыб, обитавших в Днепровско-Бугской устьевой области (Залевский, 1955; Брюзгін, 1967; Щербуха, 1965) и др.

Исследования по ихтиофауне и запасам рыб Днепровской речной системы подытожены в фундаментальных статьях и монографиях сотрудников Института гидробиологии НАНУ (Сухойван, 1989; Сухойван и др., 1989; Зимбалева и др., 1989; Романенко та ін., 2003). В этих работах детально рассмотрены изменения видового состава и запасов рыб как Нижнеднепровского бассейна, так и Днепра в целом, происшедшие к концу XX ст. При этом речь в контексте данной работы, прежде всего, идет о монографии Днепровско-Бугская эстуарная экосистема (1989).

Четвертый этап исследований практически не имел академической составляющей. В этот период, главным образом, анализировались запасы отдельных видов промысловых рыб. Работы, проведенные в это время, отражают дальнейшую деградацию Нижнеднепровского ихтиоцена, которая не имела таких стремительных как ранее темпов, но приобрела устойчивый характер. Работы проводились в основном сотрудниками Херсонской гидробиологической станции, а также специалистами бассейнового управления «Южрыбвод» (Александрова и др., 1994; Алексеев и др., 1981, 1987, Алексенко и др., 2001, 2006; Воробйова, Правоторов, 1998; Воробьева и др., 2002). В публикациях того времени особый акцент был сделан на вопросы регулирования промысла и интродукции растительноядных рыб в водоемы Днепровско-Бугской устьевой области (Алексеев и др., 1981, Артючик и др., 2001; Полищук и др., 1989; Полищук, Правоторов, 1990, 1994).

Б. И. Правоторовым с соавторами (Правоторов, 1996, 2003, 2006 а, б; Правоторов, Верлатый, 2005; Правоторов и др., 2005, 2006) приводятся некоторые данные по биологической структуре, промыслу и изменениям видового состава промысловых видов рыб. Именно эти данные, как и публиковавшиеся несколько ранее официаль-

ные сведения по уловам в Днепроовско-Бугской системе (Гринжевский, 1998), дают основание считать, что негативная тенденция дальнейшего снижения биологического разнообразия рыб и продуктивности региона имеет место и в настоящее время.

Негативные процессы в пойменных водоемах Днепроовско-Бугской устьевой области на начало XXI ст. продолжаютс. Связаны они с зарегулированием, перераспределением и сокращением речного стока, уменьшения водообмена, проточности и уровня воды в пойменных водоемах и протоках. В результате низовья Днепра обмелели и заросли высшей водной растительностью, в особенности тростником, камышом и рогозом. Вследствие этого создаются неудовлетворительные условия для размножения и нагула рыб (Жукинский и др., 2001). Множество Нижнеднепровских озер утратили свое прежнее рыбохозяйственное значение. В то же время системные и аналитические исследования Нижнеднепровского ихтиоценоза за последние более чем два десятилетия по-настоящему не проводились. Такое отсутствие внимания следует считать странным, поскольку критичным для отечественной ихтиофауны, и в частности Нижнеднепровского водосборного бассейна, стал именно конец XX начало XXI столетий (Межжерин, 2008). Это связано как с продолжающейся деградацией и засолонением экотонных экосистем Черного и Азовского морей, вызвавших резкое снижение их продуктивности, так и особо циничным браконьерством, поставленным на промышленный уровень. Возникает необходимость в анализе современного состояния видового состава и запасов рыб Нижнего Днепра, тем более, что высокая степень изученности бассейна в начале прошлого столетия позволяет анализировать массив данных практически за столетний период.

ГЛАВА 2. АНАЛИЗ СИСТЕМАТИЧЕСКИ ПРОБЛЕМНЫХ ГРУПП РЫБ

Благодаря широкому внедрению популяционно-генетических методов для решения запутанных вопросов систематики рыб удалось достигнуть не только однозначного понимания статуса спорных форм и групп, но и правильно представить генеральное направление развития таксономии на уровне вида. Ключевой тенденцией 1970–1980-х годов стало придание видового статуса многим спорным формам внутривидового уровня. В результате, повышение статуса стали проводить не только без соблюдения необходимых таксономических процедур, но даже каких-либо генетических обоснований. Причина сомнительного дробления классических видов имеет некоторый смысл только в связи с необходимостью более тщательной охраны изолированных и периферических популяций прежде всего проходных рыб. Не в последнюю очередь это определяется тем, что в случае придания видового ранга формам спорного таксономического статуса на их исследования гораздо реальней получить специальные гранты. В результате, несмотря на прогресс в систематике, достигнутый в последние десятилетия, при масштабных исследованиях ихтиофауны неизбежно приходится сталкиваться с «видовыми субстанциями», статус которых остается дискуссионным и требует специального анализа и исследований.

2.1. Сельди (*Alosa* spp.). Таксономический статус разных форм пузанковых сельдей черноморско-азовского региона уже более 50 лет остается дискуссионным. В первую очередь это касается так называемой морской малотычинковой сельди, которую принято называть керченской сельдью, *Alosa maeotica* (Grimm, 1901). Вплоть до 1980-х годов ее определяли как отдельный вид (Третьяков, 1947; Маркевич, Короткий, 1954; Амброз, 1956; Павлов, 1959, 1980; Сиротенко, 1979), причем зачастую черноморскую и каспийские морские формы объединяли в один вид *Alosa brashnikov* (Borodin, 1904). После исследования В. И. Владимирова (1961), который доказал, что проходная черноморско-азовская сельдь, *A. immaculata* Bennett, 1835 (= *pontica* (Eichwald, 1838)), может успешно нереститься в Днепровском лимане, и подверг сомнению диагностическую ценность морфологического признака, по которому ее идентифицировали, некоторые исследователи стали считать морскую малотычинковую форму подвидом, называя ее *A. pontica maeotica* (Световидов, 1964). Тем не менее ее подвидовой статус тоже нельзя считать однозначным. В последнее время на волне придания видового ранга большинству форм рыб спорного статуса керченскую сельдь стали рассматривать в качестве отдельного вида *Alosa maeotica* (Васи-

льева, 1996; Мовчан, 2011; Щербуха, 2013; Vasil'eva, 2003; *Alosa maeotica* <http://www.iucnredlist.org/details/906/0>).

Как и более 60 лет назад (Павлов, 1959), так и сейчас (Mezhzherin, Vernigora, 2013) сельди с числом жаберных тычинок на первой дуге менее 40 составляют около 50 % особей, мигрирующих в Керченском проливе. В Дунае в 1950-х годах они представляли не более 1–6 % исследованных рыб (Павлов, 1959), а сейчас полностью отсутствуют (Федоренко, 2006). В Нижнеднепровской системе даже в 1930-х годах они были крайне редки (Амброз, 1956), а особи с числом жаберных тычинок менее 35 не отмечались вообще. Вероятнее всего, в прошлые десятилетия, когда стада керченских сельдей были очень многочисленными, отдельные особи заплывали и в другие нерестовые реки, а, возможно, часть сельдей постоянно нерестилась в опресненных участках Северо-Западной части Черного моря. В настоящее время в Днепре сельди с числом жаберных тычинок менее 40 не встречаются (рис. 1).

Проблема статуса керченской сельди состоит в том, что ее отличают и дифференцируют от *A. immaculata* по одному морфологическому признаку, ценность которого сомнительна. Согласно П. И. Павлову (1961, 1980) сельдей с числом жаберных тычинок на 1-й дуге менее 40 надлежит относить к *A. maeotica*, а свыше — к *A. immaculata*. Такая исключительная категоричность диагноза, вызвала дискуссию (Владимиров, 1961). Предполагалось его смягчить, указав, что представителями вида *A. maeotica* следует считать особей, число жаберных тычинок у которых от 30 и менее, но тогда возникал вопрос, куда относить особей со значениями числа тычинок в интервале 31–40. К этому следует добавить и неопределенность морфологических различий между мало- и многотычинковыми сельдями по пластическим признакам. Морфометрический анализ показал, что различия между этими формами сельдей Азовского моря затрагивают и некоторые пластические признаки, но эти различия оказались неустойчивыми (Mezhzherin, Vernigora, 2013), к тому же, П. И. Павлов (1959) для этих видов указывал совершенно другие пропорции тела.

Генетические исследования, так же как и морфометрия, не подтверждают особого статуса керченской малотычинковой сельди. Электрофоретический анализ 17 аллозимных локусов показал отсутствие фиксированных генных различий между особями керченских сельдей, пойманными в Керченском проливе и идентифицированными по числу жаберных тычинок менее 35, и сельдями Азовского моря, Днепра и Дуная с числом тычинок свыше 40 (Межжерин и др., 2009). Этот результат уже однозначно доказывает, что малотычинковая сельдь — это экологическая форма черноморско-азовской сельди *A. immaculata*, которая размножается на опресненных участках северной части Азово-Черноморья.

В последние десятилетия также стали накапливаться данные, ставящие под сомнение самостоятельный видовой статус мелкой жилой формы пузанковых сельдей каспийско-черноморского пузанка, *A. caspia*. Отличия между проходной черноморско-азовской сельдью и размножающимся в лиманах пузанком ограничиваются меньшими размерами, веретенообразным телом и числом жаберных тычинок свыше 70 у последнего. Однако все эти признаки настолько трансгрессируют (Павлов, 1959), что диагностика пузанка и черноморско-азовской сельди на индивидуальном уровне затруднительна и возможна только на сериях, поскольку всегда встречаются особи с промежуточными показателями. Однако в отличие от малотычинковой керченской сельди, таксономический статус которой дискутировался, пузанка всегда рассматривали в качестве отдельного вида.

Генетические исследования атлантических пузанковых, предпринятые в начале 1990-х годов, поставили вопрос о необходимости принципиального пересмотра сложившейся системы этого рода, предполагающей видовой статус проходной и жилой форм. Вначале выяснилось (Boisneau et al., 1992), что между популяциями проходной алезы, *A. alosa*, и жилой финты, *A. fallax*, которые рассматривались как отдельные виды, отсутствуют фиксированные генные различия на уровне аллозимов. Последующий анализ митохондриальной ДНК (Bentzen et al., 1993) еще более утвердил точку зрения, что это только две экоморфологические группы географических популяций одного вида. Однако точка зрения, трактующая финту и алезу как разные эколого-географические формы, не была воспринята однозначно рядом исследователей, которые интерпретировали полученные ими данные (Alexandrino et al., 1996, 2006; Faria et al., 2004, 2006; Coree et al., 2005) в пользу модели двух близких видов, имеющих необычайно широкую зону интрогрессивной гибридизации. Однако дальнейшие молекулярно-генетические исследования всех атлантических популяций пузанковых (Bowen et al., 2008) показали, что европейские «виды» рода *Alosa* (за исключением каспийских, которые исследованиями не охвачены) генетически чрезвычайно близки и по сути представляют один и тот же широкоареальный полиморфный вид *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). При этом имеющиеся молекулярно-генетические данные (Faria et al., 2009) дают основание считать, что и пузанок, *A. caspia*, на самом деле, конспецифичен черноморско-азовской сельди, *A. immaculata*.

Следует подчеркнуть, что особенно запутанная ситуация с разграничением этих двух видов сложилась на Днестре, где в 1930–1950-х годах проходная сельдь, *A. Immaculata*, характеризовалась небольшими размерами и в соответствии со временем хода подразделялась на малотычинковую и многотычинковую. Неслучайно еще П. И. Павлов (1959) указывал, что на практике определение пузанковых происходит следующим образом: «все, что ловят в Днестре называют сельдью, а в лимане — пузанком». Сложность разделения сельди и пузанка на Нижнем Днестре находит отражение еще и в том, что А. И. Амброз (1956), несмотря на то, что в общем списке ихтиофауны Нижнего Днестра, приводил все три вида, однако из-за отсутствия четких границ этих видов морфологический анализ осуществлял для совокупной выборки особей всех пузанковых сельдей.

Электрофоретический анализ девяти ферментов и спектра мышечных белков у пузанков и черноморско-азовских сельдей из Нижнеднепровской системы определил 17 энзимных локусов и пять структурных белков. Как и указывалось ранее для финты и алозы (Boisneau et al., 1992), а также для дунайского стада черноморско-азовской сельди (Межжерин и др., 2009), популяции пузанковых на уровне аллозимов очень консервативны. Это подтверждают и полученные данные. Исследованные локусы пузанков и сельдей: *Gpi*, *G3pdh*, *Pgm-2*, *Es-1*, *Es-2*, *Ldh-A*, *Ldh-B*, *Mdh-1A*, *Mdh-1B*, *Mdh-2*, *Sod-1*, *Pt-1*, *Pt-2*, *Pt-3*, *Pt-5* оказались инвариантными, а *Aat-1*, *Aat-2*, *Es-3*, *Es-4*, *Es-D*, *Pgm-1*, *Pt-4* были в редких случаях полиморфными (табл. 1). Причем даже набор этих полиморфных локусов не был специфичен для отдельных сравниваемых видов. Таким образом, полученные данные не подтверждают видовую дивергенцию сельдей и пузанков, а, напротив, указывают на их конспецифичность.

Последующие данные, полученные на уровне секвенирования ДНК азовской проходной многотычинковой сельди и кероченской малотычинковой с учетом морфологических особенностей (Vernygora et al., 2018), также подтверждают их идентичность с точки зрения генетических данных и не дают основания считать их отдельными видами.

Таблица 1. Аллозимная изменчивость черноморско-азовской сельди (*A. immaculata*) и пузанка (*A. caspia*) в Черном море

Локус	Аллель	<i>A. immaculata</i> (Днепр, Дунай)	<i>A. caspia</i> (Днепр, Дунай)
		N = 137	N = 55
<i>Aat-1</i>	90	0,01	0,01
	100	0,99	0,99
<i>Aat-2</i>	-100	0,89	1,00
	-102	0,11	
<i>Es-3</i>	98	0,45	0,44
	100	0,55	0,56
<i>Es-4</i>	100	0,99	1,00
	105	0,01	
<i>Es-D</i>	96	0,04	0,02
	100	0,91	0,94
	104	0,05	0,04
<i>Pgm-1</i>	100	0,99	0,98
	103	0,01	0,02
<i>Pt-4</i>	100	0,99	1,00
	167	0,01	

Определенный интерес представляет сопоставление распределения числа жаберных тычинок пузанковых сельдей в Днепровском регионе (рис. 1), сделанное по современным материалам и данным 1930-х годов (Амброз, 1956). Результат такого сравнения позволяет сделать несколько выводов. Во-первых, в 1930-х годах в Днепре

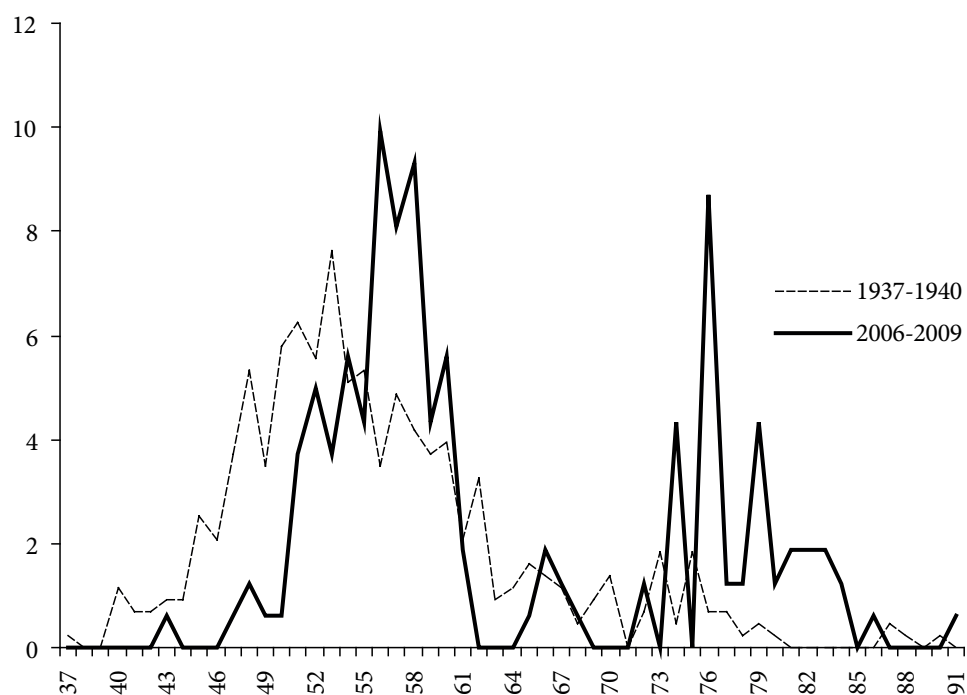


Рис. 1. Изменчивость числа жаберных тычинок в разные периоды исследований днепровских пузанковых: 1937–1940 гг. (Амброз, 1956); 2006–2009 гг. (данные авторов).

действительно единично попадались сельди с числом жаберных тычинок на 1-й дуге менее 40, которые по формальным соображениям можно считать представителями *A. maeotica*. Во-вторых, средние показатели количества жаберных тычинок за сравнимый период имеют тенденцию к нарастанию. Если в 1930–1950-х годах модальным у сельдей следует считать диапазон от 48 до 58, а у пузанков 73–76, то в начале XXI столетия таковым у сельдей стал диапазон от 52 до 62, а у пузанков 74–80 тычинок. Поскольку, число жаберных тычинок имеет тенденцию к нарастанию у более крупных сельдей (Павлов, 1959), вероятнее всего, причиной выявленной тенденции стало укрупнение рыб, обусловившее увеличение метамеризации тела. В-третьих, по этому признаку, хотя и очевидна бимодальность распределения, при которой одно распределение отвечает пузанкам, другое — сельдям, между ними имеется трансгрессия, что с учетом данных по аллозимам подтверждает, что это экоморфы.

В результате вырисовывается достаточно обычная для анадромных рыб ситуация, когда вид представлен несколькими экологическими формами, несомненно, имеющими морфологическую дискретность, которая не зафиксирована на уровне генных различий. Похожая картина, например, известна из Евразии у сигов и форелей, где отмечаются четкие жилые и проходные экоморфы, которые генетически идентичны (Ferguson et al., 1978; Hecht et al., 1987; O'Connell et al., 1995; Østbye et al., 2005). При этом по морфологическим признакам жилая и проходная формы всегда очень хорошо отличаются. Последние характеризуются крупными размерами и другим числом жаберных тычинок. В ситуации с пузанковыми сельдями повторяется похожая ситуация. Жилая форма — пузанок обитает в солоноватых лиманах, где и нерестится, мельче проходной черноморско-азовской сельди, нерестящейся в реках и на зиму мигрирующей в южную часть Черного моря, а также имеет явное иное число и морфологию жаберных тычинок.

Подводя итог таксономическим исследованиям пузанковых сельдей Днепровского региона, можно констатировать наличие в регионе только одного биологического вида черноморско-азовской сельди — *A. immaculata*.

2.2. Караси (*Carassius* spp.). До сих пор остаются сложной для систематизации группой пресноводных рыб (Васильева, Васильев, 2000). Причиной этого является скудность морфологических признаков, межвидовая гибридизация и существование разноплоидных форм. Согласно традиционной систематике, принятой в Японии (Masuda et al., 1984), род насчитывает три вида: *Carassius cuvieri* Temminck & Schlegel, 1846, *C. carassius* (Linnaeus, 1758) и *C. auratus* (Linnaeus, 1758), последний вид политипичен и включает пять подвидов (*C. a. auratus*, *C. a. burgeri* Temminck, Schlegel, 1846, *C. a. gibelio*, *C. a. grandoculis* Temminck, Schlegel, 1846 и *C. a. langsdorfii* Valenciennes, 1842). Некоторым из этих подвидов придают статус отдельных видов (Васильева, Васильев, 2000; Shimuzu et al., 1993; Kottelat, Freyhoff, 2007). Всего же обычно насчитывают пять видов этого рода (Fish Base): *C. carassius*, *C. auratus*, *C. gibelio*, *C. cuvieri* и *C. langsdorfii*, три первых массово представлены в фауне Европы. Установлено, что в Юго-Восточной Азии при гибридизации *C. auratus* и *C. langsdorfii*, происходящей в природных условиях, образуется ряд ди-, три-, тетраплоидных гибридов (Lin et al., 1980; Shimuzu et al., 1993), при этом *C. gibelio* — это и есть результат гибридизации.

До настоящего времени четкие диагнозы для разграничения группы видов серебряных карасей *C. (superspecies auratus)* не разработаны. В частности при изучении европейской фауны возникает путаница с пониманием того, что считать *C. auratus*, а что рассматривать как *C. gibelio*. Предложенные на сегодня признаки, характерные

для *C. gibelio* (Cottelat, Freyhoff, 2007): число жаберных тычинок на 1-й дуге свыше 50 и триплоидная геномная структура, могут считаться только относительно надежными для дифференциации этих видов. Это связано с тем, что количество жаберных тычинок у серебряных карасей трансгрессирует, а триплоидная структура генома — это следствие гибридизационных процессов и не может рассматриваться как видовой признак. Более того, до сих пор до конца неясно, в результате гибридизации каких видов дальневосточных карасей образовались триплоиды. Очевидно, что кроме *C. auratus* и *C. langsdorfii* в образовании гибридных полиплоидов принимали участие и другие виды, поскольку даже европейские триплоиды полифилитичны (Межжерин, Кокодий, 2006), т. е. образовывались неоднократно и с участием разных родительских видов.

Таким образом, в водоемах Европы обитают три вида. Аборигенный карась золотой, *C. carassius*, и два адвентивных вида, которых необходимо рассматривать как представителей надвидового комплекса серебряных карасей *C.* (superspecies *auratus*). Первый представитель группы серебряных карасей, самый массовый вид рода — диплоидный двуполой карась китайский, *C. auratus*, интродуцированный в европейскую часть СССР в 1960-х годах (Демченко, 1981; Кулиш, 2013) вместе с рыбами дальневосточного растительноядного комплекса. Причем первоначально были заселены речные системы Азово-Черноморья. Как считается (Holčík, Žitňan, 1978; Holčík, 2003), вероятнее всего, экспансия вида происходила в водоемы Центральной Европы из бассейнов Днепра и Нижнего Дуная.

Что касается второго вида надвидовой группы серебряных карасей *C. gibelio*, то, как уже указывалось, по сути, он таковым не является, поскольку представляет собой совокупность триплоидных гибридных биотипов, в хромосомном наборе которых обязательно присутствует один или два генома *C. auratus*. К тому же *C. gibelio* — это однополая женская форма, размножающаяся гиногенезом. При этом в качестве донора сперматозоидов, как считалось ранее (Горюнова, 1960), могут выступать либо самцы *C. carassius*, либо изредка встречающиеся неполноценные самцы *C. gibelio*. В настоящее время вполне вероятно участие в этом процессе самцов *C. auratus*, хотя появление в водоеме последнего быстро приводит к исчезновению в нем *C. gibelio* (Mezhzherin et al., 2015).

Особый интерес вызывает факт обширной гибридизации золотого, *C. carassius*, и китайского, *C. auratus* карасей, описанный на Британских островах (Hänfling et al., 2005) и в Словакии (Papošek et al., 2008). Обычной является и гибридизация между этими видами в водных системах Верхнего и Среднего Днепра (Межжерин, Лисецкий, 2004 а, б; Межжерин, Кокодий, 2007; Межжерин и др., 2012; Mezhzherin et al., 2017). Причем вполне возможно, что именно гибридизация, помимо нарушения исторически сложившихся мест обитания, стала одной из причин исчезновения аборигенного золотого карася в водоемах Украины.

Можно считать установленным факт, что в 1930-х годах на Нижнем Днестре из карасей присутствовал только *C. carassius*, который тогда был массовым видом, а упоминание серебряного карася под названием *C. auratus gibelio* в списке видов Нижнего Днепра (Амброз, 1961) носило чисто формальный характер, поскольку не было подкреплено фактическими данными. Представители надвидового комплекса серебряных карасей *C.* (superspecies *auratus*) в Днестре, в том числе и нижнем его течении, однозначно появились только в конце 1960-х годов, причем в первые годы попадались только одни самки, затем соотношение полов выровнялось (Демченко, 1981). Отсюда можно сделать вывод о первоначальном внедрении однополого

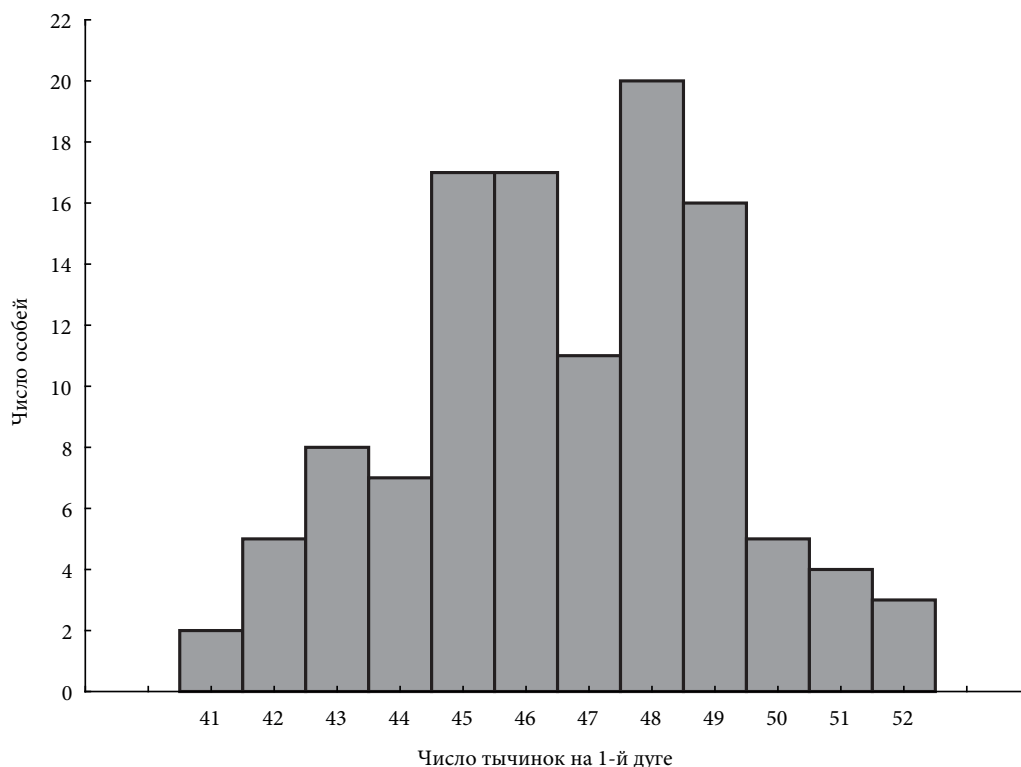


Рис. 2. Распределение карасей Нижнего Днепра по числу тычинок на 1-й жаберной дуге.

C. gibelio. Его со временем поглотил двуполый карась китайский, *C. auratus*, который с 1970-х годов стал одним из самых массовых видов в водоемах бассейна Днепра (Межжерин, 2008). Тогда как карась золотой в XX ст. по мере зарегулирования днепровского бассейна стал попадаться все реже и реже и во многих регионах практически исчез.

В настоящий момент без ответа остаются два вопроса: имеется ли в Нижнеднепровском регионе *C. gibelio* и сохранилось ли присутствие *C. carassius*, хотя бы в форме гибридов с *C. auratus*.

Известно (Дрягин, 1927, 1949 а, б), что число жаберных тычинок на 1-й дуге является надежным диагностическим признаком для различения *C. carassius* и *C. auratus*. Использование этого морфологического параметра позволяет не только отличить особей *C. carassius* (число жаберных тычинок, у которого не более 35) от представителей *C. (superspecies auratus)*, у которых число жаберных тычинок колеблется от 40 до 52, но и идентифицировать гибриды *C. auratus* × *C. carassius*, имеющие промежуточные значения. Представленное на рис. 2 распределение числа жаберных тычинок у карасей Нижнего Днепра, собранных в 2006-2009 гг. показывает пределы от 41 до 52, что вполне укладывается в норму варьирования карася китайского.

Кроме того, анализ ряда экстерьерных морфологических признаков (формы тела, головы, спинного и хвостового плавников, окраски чешуи и плавников), проведенного на нескольких тысячах особей, просмотренных в промысловых, научных и любительских уловах, не подтвердил присутствия золотого карася, а также гибридов золотого и серебряного карасей. Хотя, по неподтвержденным сообщениям местных рыбаков, случаи поимок золотого карася в регионе все еще имеют место, но они крайне редки — на бригаду не более одной-двух особей за сезон. Таким образом, ка-

рась золотой на Нижнем Днепре, если не исчез, то находится на грани регионального вымирания, а его численность снизилась катастрофически и во многие тысячи раз меньше, чем карася китайского. С учетом того, что между этими двумя видами постоянно происходит гибридизация, а места обитания карася золотого — пойменные озера постоянно деградируют, то можно предположить, что в ближайшие десятилетия на Нижнем Днепре *C. carassius* исчезнет.

Проверка наличия гибридов золотого и серебряного карасей, а также различных форм *C. gibelio* осуществлялась методом аллозимного анализа выборки из 145 карасей, собранных в разных водоемах Нижнего Днепра. С этой целью методом электрофореза в полиакриламидном геле проанализирована изменчивость ряда диагностических локусов (Межжерин, Лисецкий, 2004 б, в; Межжерин, Кокодий, 2007, 2008), а именно: *Aat-1*, *Aat-2*, *Ldh-B*, *Pt-1A*, *Es-1*, *Es-2*. Результаты показали отсутствие не только гибридных особей, но и каких-либо интрогрессий генов, свойственных карасю золотому, среди особей карася китайского. Не было подтверждено и присутствие в этой выборке и особей *C. gibelio*, которых можно идентифицировать по константно гетерозиготным состояниям локусов: *Es-1*, *Pt-2*, *Aat-1*, *Aat-2*, *Tf*. Факт отсутствия триплоидных карасей также подтверждает и цитометрический анализ эритроцитов, проведенный на 155 особях. Как известно, у триплоидных особей размеры клеток на треть больше, чем у диплоидов (Sezaki et al., 1977; Межжерин, Лисецкий, 2004 в). Максимальные средние размеры эритроцитов, оцененные по 20 клеткам от каждой особи, не достигают и 160 мкм (рис. 3), тогда как у триплоидов они должны превышать 170 мкм, а обычно находятся в диапазоне 180–210 мкм. К тому же, за время исследований не были обнаружены изолированные однополые поселения, свойственные *C. gibelio*.

Таким образом, проведенное исследование доказывает в лучшем случае крайнюю редкость в регионе *C. carassius*, вида ранее весьма многочисленного, и не подтверждает наличия *C. gibelio*. Последнее, однако, не доказывает принципиальное отсутствие *C. gibelio* в регионе. Не исключено, что в Нижнеднепровском бассейне гиногенетические самки изредка встречаются в поселениях диплоидного карася китайского, но только единичными экземплярами, как это отмечается на Среднем и Верхнем Днепре, Нижнем Дунае и Северском Донце (Кокодий, 2010; Кулиш, 2013; Mezhzherin et al., 2017).

2.3. Обыкновенные щиповки (*Cobitis superspecies (taenia)*). Согласно Л. С. Бергу (1948, 1949) род *Cobitis* включает пять видов двух подродов. К номинативному подроду он относил два вида: щиповку обыкновенную, *Cobitis taenia*, и щиповку закавказскую, *C. simplicispina*, еще три вида он включил в подрод *Sabanejewia*, который в настоящее время получил статус отдельного рода. Согласно Л. С. Бергу (1949) щиповка обыкновенная — это вид с транспалеарктическим ареалом, в который входит вся территория Украины. Такие взгляды на систематику и распространение щиповок сохранились до 1980-х годов (Мовчан, 1988) — начала массового использования генетических методов в систематике этой группы рыб. Вначале кариологические (Васильев, Васильева, 1982, 1998; Васильев, 1984, 1990; Vогоń, 1992; Rab et al., 2000), а затем биохимико-генетические (Васильев и др., 1990; Межжерин, Чудакова, 2002; Межжерин, Лисецкая, 2004; Межжерин и др., 2007; Межжерин, Павленко, 2009, 2010; Šlechtova et al., 2000, 2003) и молекулярно-генетические (Janko et al., 2003, 2005 a, b, 2007; Perdices et al., 2001, 2008) данные доказали, что многие формы и подвиды щиповок заслуживают статуса отдельных видов.

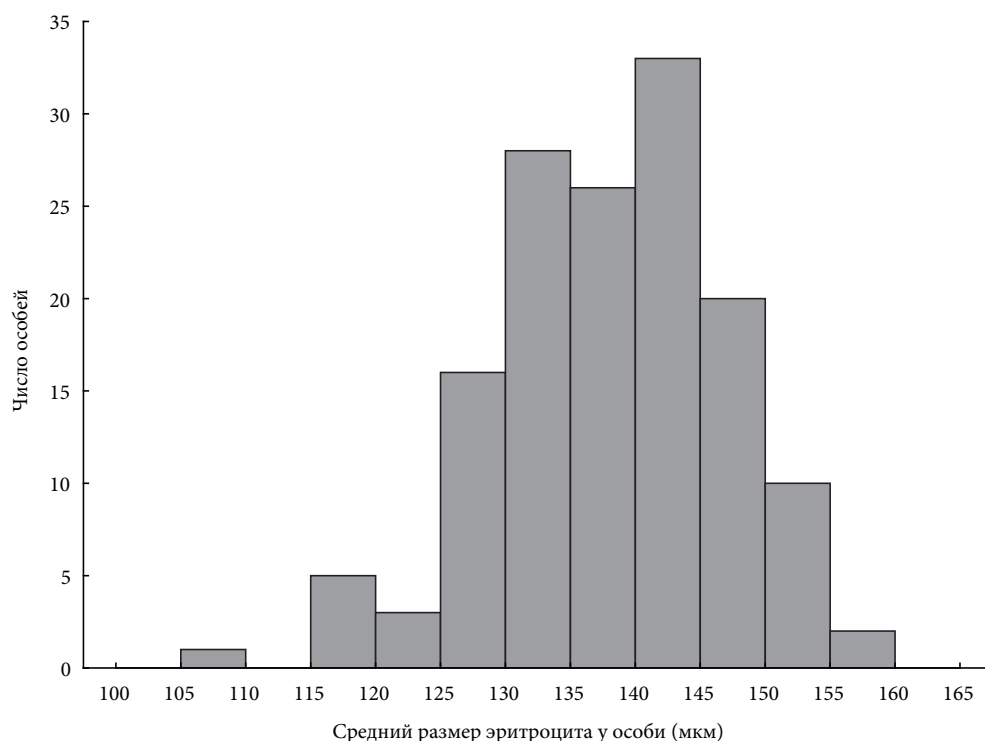


Рис. 3. Распределение карасей Нижнего Днестра по средней площади эритроцитов

В результате на начало XXI ст. в Европе предполагается существование не менее 23 видов рода *Cobitis* (Bohlen, Rab, 2001; Perdices et al., 2016), хотя и разного уровня генетической дивергенции.

В последние годы для акваторий Украины приводится пять видов этого рода (Межжерин, Павленко, 2009; Мовчан, 2011). Это номинативная *C. taenia* Linnaeus, 1758, которая присутствует в бассейне Среднего и Верхнего Днестра; щиповка донская, *C. tanaitica* Bacescu, Mayer, 1969, обитающая в реках Азовского моря, в нижнем течении Южного Буга и бассейне Нижнего Дуная; в Северском Донце выявлена щиповка сибирская, *C. melanoleuca* Nichols, 1925; в бассейне Нижнего Дуная и реках Закарпатья – щиповка дунайская, *C. elongatoides* Bacescu, Mayer, 1969. Кроме того, из р. Черной Крыма и низовий Южного Буга недавно была описана щиповка таврическая, *C. taurica* Vasil'eva, Vasil'ev, Janko, Ráb & Rábová, 2005 (Janko et al., 2005 b), кариотипическая уникальность которой сейчас рассматривается (Межжерин, Павленко, 2009) как результат интрогрессивной гибридизации разнохромосомных форм *C. taenia* и *C. tanaitica*, а потому ее видовой статус вызывает сомнение. При этом отдельных особей этих видов (за исключением *C. melanoleuca*, у которой в основании хвостового плавника два, а не одно, как у остальных, меланистических пятна) по внешним морфологическим признакам невозможно различить, хотя между видами на сериях имеются отличия по пропорциям тела и особенностям окраски (Kotusz, 2008). Поэтому определение особей каждого из видов по внешним признакам не является надежным.

Особую трудность при диагностике видов щиповок рода *Cobitis* и вместе с тем большой теоретический интерес вызывает последовательная межвидовая гибридизация, в результате которой образуются три- и тетраплоидные клоновые расы,

размножающиеся гиногенезом (Васильев, 1984; Межжерин, Павленко, 2010). В настоящее время в большинстве речных систем Украины в популяциях щиповок численно преобладают триплоиды (Межжерин, Чудакорова, 2001; Межжерин, Павленко, 2010). Причем есть все основания считать, что первоначально гибридные биотипы возникли путем межвидовой гибридизации *C. elongatoides*, *C. taenia* и *C. tanaitica* в бассейне Дуная, верховьях Одера и Рейна, а оттуда расселились в реки Восточной Европы. Основанием для такого утверждения служит то обстоятельство (Rab et al., 2000), что в хромосомном наборе полиплоидных щиповок обязательно присутствует геном *C. elongatoides* — эндемика бассейна Дуная. Кроме того, в формировании генома триплоидных и тетраплоидных щиповок обязательно принимают участие и хромосомные наборы или *C. taenia* или *C. tanaitica*, причем чаще всего в комбинации друг с другом. Они формируют альтернативную по отношению к *C. elongatoides* часть хромосомного набора триплоида. Отсюда следует, что полиплоидные щиповки образовались при гибридизации, с одной стороны, *C. elongatoides*, а, с другой, *C. taenia* и/или *C. tanaitica* в различных комбинациях. В результате только в пределах Украины выявлено более десятка разноплоидных гибридных биотипов (Межжерин, Павленко, 2010). Полученные результаты по таксономии гибридизации щиповок, несомненно, имеют значительную научную новизну, но вместе с тем, как это часто бывает при широких ревизиях, оставляют немало нерешенных вопросов, требующих четкого ответа. Что касается щиповок Нижнего Днепра, то при проведении фаунистического исследования необходимо решить две задачи, во-первых, определить, к какому виду принадлежат диплоидные особи и, во-вторых, установить, какие полиплоидные биотипы представлены на Нижнем Днестре.

С этой целью в течение нескольких сезонов на отмелях Днепра в районе гидропарка города Херсона взято несколько выборок щиповок: две в 2005 и одну в 2007 гг. Половозрелыми оказались 114 особей, из которых 98 самок и 16 самцов. Такая достаточно высокая представленность самцов даже без генетических исследований дает основание считать, что в этом водном бассейне преобладают диплоидные особи.

Для определения генетической структуры поселений щиповок Нижнего Днепра использован следующий набор биохимических генных маркеров: *Aat-1*, *Ldh-B*, *Mdh-1*, *Pt-3*. Всего проанализировано 197 особей, включая неполовозрелых. По указанным маркерам (табл. 2) удалось определить таксономическую принадлежность диплоидных щиповок, а также установить геномную структуру полиплоидных биотипов.

Абсолютное большинство составляют особи с энзимными спектрами, не отвечающими константным гетерозиготам по локусам *Aat-1*, *Mdh-1A*, *Pt-3*, что доказывает их диплоидную природу. На их долю приходится около 82,7 % (табл. 3). При этом локус *Pt-3* был у них полиморфным и представлен двумя аллелями, характерными для *C. taenia* и *C. tanaitica*, практически в равном соотношении. Кроме того, тест на равновесность распределения генотипов этого локуса дал отрицательный результат (табл. 4). Это означает сбалансированный характер распределения генотипов, свободную рекомендацию генетического материала у гибридов и интрогрессивную природу гибридизации этих видов. Таким образом, популяцию щиповок Нижнего Днепра следует считать гибридной. Вероятнее всего, именно вследствие интрогрессивной гибридизации видов *C. taenia* и *C. tanaitica*, характеризующихся разным набором хромосом, на нижнем Днестре образуется кариологически уникальная форма, описанная недавно как отдельный вид под названием *C. taurica* (Janko et al., 2005 b). К этому следует добавить, что особи *C. taurica* диагностируется лишь по кариотипу и не отличается от *C. tanaitica* ни на уровне биохимических генных маркеров, ни

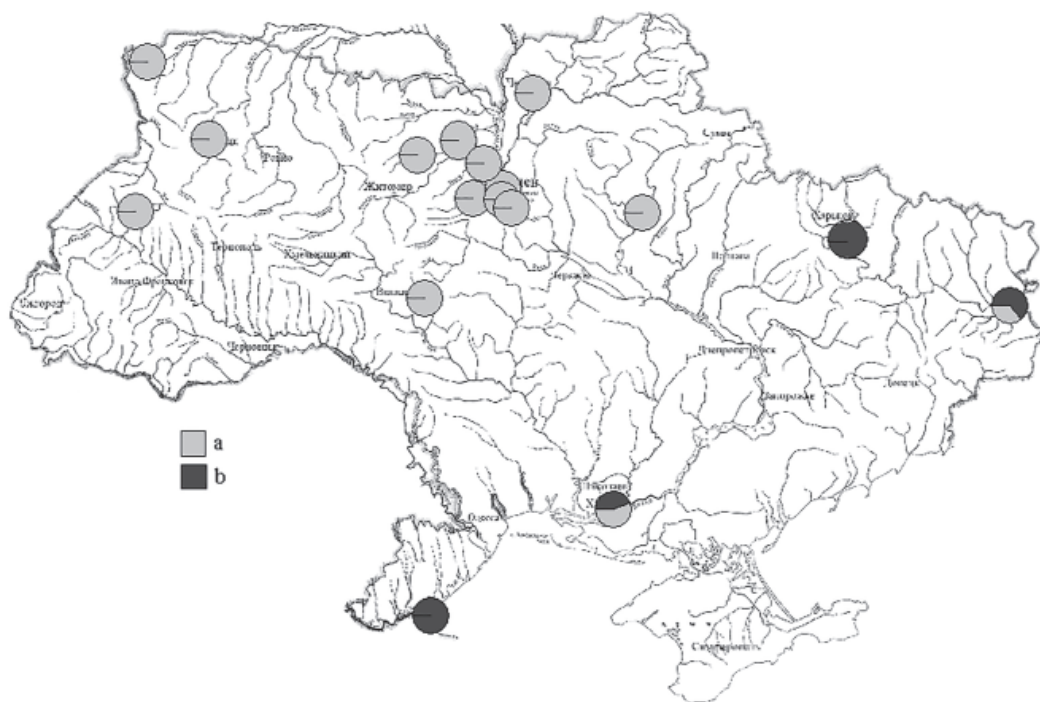


Рис. 4. Распределение частот аллелей локуса *Pt-3*, свойственных *C. taenia* (a) и *C. tanaitica* (b) (Межжерин, Павленко, 2009).

по экстерьерным признакам. Исходя из всего изложенного выше, правильнее всего считать диплоидную форму щиповок Нижнего Днепра гибридом-интрогрессантом с равным соотношением генов *C. tanaitica* и *C. taenia*. Причем, судя по карте географического распределения диагностического локуса *Pt-3* (рис. 4), акватория Нижнего Днепра приходится на центр гибридной зоны между южным видом *C. tanaitica* и северным *C. taenia*.

Таблица 2. Частоты аллелей изменчивых локусов у диплоидных щиповок

Локус	Ал- лель	<i>C. taenia</i>			<i>C. elongatoides</i>	<i>C. tanaitica</i>
		Нижний Днепр	оз. Песочное	Верхний Днепр	Нижний Дунай	Нижний Дунай
<i>Aat-1</i>	a				1,00	
	b	1,00	1,00	1,00		1,00
<i>Ldh-B</i>	a	0,02	1,00			
	b	0,98		1,00	1,00	1,00
<i>Mdh-1A</i>	a	0,02	1,00	1,00		0,80
	b	0,98			1,00	0,20
<i>Pt-3</i>	a	0,51	1,00	1,00		1,00
	b	0,49			1,00	

Общая частота полиплоидных особей в выборке была незначительна — всего 17,3 %. Причем на особей биотипов *C. 2 (3) elongatoides–tanaitica* пришлось 13,4 %, на биотип *C. elongatoides* — 2 (3) *tanaitica* — 3,1 % и на *C. elongatoides– taenia–tanaitica* — 0,8 % (табл. 3). Такая структура сообщества биотипов щиповок Нижнего Днепра резко отличается от популяций Нижнего Дуная и Нижнего Днестра. Если на Нижнем Днестре абсолютно доминируют диплоиды, то в двух последних водных системах преобладают полиплоиды, а на диплоидов приходится не более 5–10 % всех особей.

Очевидно западный миграционный поток полиплоидных биотипов с Нижнего Днестра и Дуная более мощный, чем с севера по течению Днестра. На это обстоятельство указывает то, что особи дунайских биотипов *C. 2 (3) elongatoides-tanaitica* и *C. elongatoides-2 (3) tanaitica*, здесь встречаются в 20 раз чаще, чем северного биотипа *C. elongatoide-taenia-tanaitica*. Результат интересен доказательством того, что, несмотря на отсутствие в настоящее время водных коридоров между Днестром, Днестром и Дунаем, тем не менее, в прошлом они были и функционировали достаточно эффективно.

Таблица 3. Распределение исследованных щиповок по биотипам

Степень плоидности	Биотипы	n
2n	<i>C. taenia</i>	27
2n	<i>C. taenia-tanaitica</i>	48
2n	<i>C. tanaitica</i>	30
3 (4)n	<i>C. 2 (3) elongatoides-tanaitica</i>	17
3 (4)n	<i>C. elongatoides-2 (3) tanaitica</i>	4
3 (4)n	<i>C. elongatoides-taenia-tanaitica</i>	1

Таблица 4. Эмпирическое и теоретическое (в скобках) распределения генотипов локуса *Pt-3* в выборках щиповок в бассейне Нижнего Днестра

Выборка	Генотипы			χ^2 d. f. = 2
	aa	ab	bb	
2005 г.	5 (5,8)	11 (9,4)	3 (3,8)	0,55
2007 г.	22 (21,3)	44 (45,5)	25 (24,3)	0,09

2.4. Тарань и плотва (*Rutilus rutilus* s. l.). В отечественной ихтиологии плотва (*R. r. rutilus*) и тарань (*R. r. heckeli*) всегда рассматривались как два подвида, отличающиеся, прежде всего, темпами роста и местами нагула. В последние десятилетия жилую и проходную формы *Rutilus rutilus* s. l. некоторые исследователи (Cottelat, Freyhoff, 2007; Богуцкая, Насека, 2004) предлагают рассматривать как два разных вида *R. rutilus* и *R. heckeli*. Главным аргументом для такого суждения является то обстоятельство, что плотва и тарань или плотва и вобла способны жить вместе, не смешиваясь. Специальные генетические исследования этих форм не проводились, а потому назрела необходимость в их проведении.

Задача подтвердить или опровергнуть наличие значимой генетической дивергенции этих видов решалась путем анализа аллозимов. В качестве контроля по отношению к тарани, выборка которой была взята во время весеннего нерестового хода на Нижнем Днестре, была исследована небольшая серия плотвы из одного из озер на левом берегу Киева. Для аллозимного анализа использован следующий набор из 20 локусов: *Aat-1*, *Aat-2*, *Gpi-1*, *Gpi-2*, *Ldh-A*, *Ldh-B*, *Mdh-1A*, *Mdh-1B*, *Mdh-2A*, *Sod-1*, *Pgm-1*, *Es-1*, *Es-2*, *Es-3*, *Pt-1*, *Pt-2*, *Pt-3*, *Pt-4*, *Pt-5*. Выявлен полиморфизм по локусам *Gpi-1* и *Aat-1* в популяции тарани, остальные генные системы оказались мономорфными и инвариантными при сравнении тарани и плотвы. Это означает, что на современном уровне знаний отсутствуют какие-либо основания для выделения тарани в самостоятельный вид. Очевидно, несмотря на всю привлекательность идеи видовой самостоятельности тарани, которая иногда высказывается в литературе, ее все же следует пока рассматривать как экоморфу плотвы, формально придавая ей ранг подвида.

ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ РЫБ И ЕГО ИЗМЕНЕНИЕ

Период исследований пресноводной и проходной ихтиофауны Днепра и, в частности, его низовий охватывает около 150 лет (Кесслер, 1877; Белінг, 1935; Берг, 1949; Федий, 1952; Павлов, 1953, 1958, 1964; Амброз, 1956; Ляшенко, 1958; Залуми, 1967, 1970; Сухойван, 1989; Сухойван, Вятчанина, 1989; Праваторов, 2003; Мовчан, 2005, 2013, Верлатый и др., 2009; Щербуха, 2015). Всего для Нижнеднепровской системы приводится 51 вид 12 семейств 9 отрядов и 2 классов рыб и рыбообразных. В основе таксономической структуры этого региона лежит сводка А. И. Амброза (1956), сформированная по систематическим представлениям 1930–1950-х годов и по видовому составу существенно дополненная в 1980-х годах (Сухойван, 1989), за счет включения ряда инвазионных видов. С учетом таксономических новаций, связанных со сведением пузанка и сельди керченской в синонимы с сельдью черноморско-азовской, а также выделением однополый формы карася серебряного в качестве самостоятельного вида *C. gibelio*, общее число проходных и пресноводных рыб и рыбообразных, идентифицированных на Нижнем Днепре составляет 50 видов (табл. 5).

Таблица 5. Систематический список рыб и рыбообразных Нижнеднепровской системы по периодам исследований

Семейство, вид	Видовой состав по периодам		
	1930–40-е	1970–80-е	2001–15-й
Petromyzonidae			
Минога украинская, <i>Eudontomyzon mariae</i>	C	†	†
Acipenseridae			
Осетр русский, <i>Acipenser gueldenstaedtii</i>	B	C	D
Стерлядь, <i>A. ruthenus</i>	C	†	†
Севрюга, <i>A. stellatus</i>	C	D	D
Шип, <i>A. nudiventris</i>	D	†	†
Белуга, <i>Huso huso</i>	C	D	D
Clupeidae			
Сельдь черноморско-азовская (сельдь керченская, пузанок), <i>Alosa immaculata</i> (= <i>A. maeotica</i> , <i>A. caspia</i>)	A	B	C
Salmonidae			
Кумжа, <i>Salmo trutta</i>	D	†	†
Esoxidae			
Щука, <i>Esox lucius</i>	A	B	C
Cyprinidae			
Синец, <i>Abramis ballerus</i>	C	†	†
Лещ, <i>Ab. brama</i>	A	A	B
Клепец, <i>Ab. sapa</i>	C	†	†
Густера, <i>Blicca bjoerkna</i>	A	A	B
Рыбец, <i>Vimba vimba</i>	B	C	D

Жерех, <i>Aspius aspius</i>	C	C	†
Плотва-тарань, <i>Rutilus rutilus</i> (R. r. <i>rutilus</i> , R. r. <i>heckeli</i>)	A	A	B
Вырезуб, <i>R. frisii</i>	C	†	†
Красноперка, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	A	A	B
Елец обыкновенный, <i>Leuciscus leuciscus</i>	C	†	†
Бобырец, <i>L. borysthemicus</i>	B	B	C
Язь, <i>L. idus</i>	C	D	†
Голавль, <i>L. cephalus</i>	C	D	†
Подуст обыкновенный, <i>Chondrostoma nasus</i>	D	†	†
Усач днепроовский, <i>Barbus borysthemicus</i>	C	†	†
Пескарь обыкновенный, <i>Gobio gobio</i>	C	†	†
Амурский чебачок, <i>Pseudorasbora parva</i>	—	B	A
Уклея, <i>Alburnus alburnus</i>	A	A	B
Чехонь, <i>Pelecus cultratus</i>	B	D	†
Верховка, <i>Leucaspis delineatus</i>	B	B	A
Шемая, <i>Chalcalburnus chalcoides</i>	D	†	†
Карась золотой, <i>Carassius carassius</i>	B	C	D
Карась китайский, <i>C. auratus</i>	—	A	A
Карась серебряный, <i>C. gibelio</i>	—	D	†
Сазан, <i>Cyprinus carpio</i>	B	C	C
Линь, <i>Tinca tinca</i>	B	C	D
Белый толстолобик, <i>Hypophthalmichthys molytrix</i>	—	B	B
Пестрый толстолобик, <i>H. nobilis</i>	—	B	B
Белый амур, <i>Ctenopharyngodon idella</i>	—	C	D
Горчак, <i>Rhodeus sericeus</i>	A	A	A
Cobitidae			
Щиповка обыкновенная, <i>Cobitis taenia</i> (= <i>C. taurica</i> , <i>Cobitis taenia</i> × <i>C. tanaitica</i>)	B	B	C
Вьюн обыкновенный, <i>Misgurnus fossilis</i>	C	C	D
Siluridae			
Сом обыкновенный, <i>Silurus glanis</i>	B	C	C
Angulidae			
Речной угорь, <i>Anguila anguila</i>	D	†	†
Gadidae			
Налим обыкновенный, <i>Lota lota</i>	D	†	†
Percidae			
Окунь речной, <i>Perca fluviatilis</i>	A	A	B
Судак речной, <i>Lucioperca lucioperca</i>	A	B	C
Берш, <i>Lucioperca volgensis</i>	C	D	†
Носарь, <i>Acerina acerina</i>	B	†	†
Ерш обыкновенный, <i>A. cernua</i>	B	C	C
Centrarchidae			
Солнечный окунь высокотелый, <i>Lepomis gibbosus</i>	—	B	A

Статус вида: А — массовый; В — обычный; С — немногочисленный; D — единичные экземпляры; † — исчезнувший; прочерк — адвентивные виды, отсутствовавшие в период нативного ихтиоценоза.

Миного украинская — *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931) — немногочисленный вид Нижнего Днепра. Ряд авторов рассматривали ее как редкого представителя региональной фауны 1930-х годов (Амброз, 1956). Никогда не была промысловым видом и не регистрировалась рыбопромысловой статистикой. Можно считать, что на Нижнем Днестре исчезла в 1950-х годах, что подтверждает ее отсутствие в списках видов того времени (Павлов, 1964; Залуми 1967, 1970), а также в уловах мальковой волокуши в двухтысячных годах.

Белуга — *Huso huso* (Linnaeus, 1758) была достаточно обычным видом, на нерестовых миграциях встречалась вплоть до Верхнего Днепра. В настоящее время естественный нерест белуги в Азово-Черноморье сохранился только в Дунае. В литературных источниках XIX–XX ст. постоянно упоминается вначале как обычный, а во второй половине XX ст. как редкий вид (Кесслер, 1877; Фалеев, 1895; Сыроватский, 1929; Берг, 1949; Амброз, 1956; Павлов, 1964; Сухойван, 1989). В 1954 г. на Днестре ниже Херсона была поймана особь с рекордной для региона массой 320 кг, в 1970-х годах зафиксирована еще одна крупная по местным меркам особь массой 295 кг. В начале 1990-х годов, до внесения во второе издание Красной книги Украины, попа-

дались особи гораздо меньших размеров порядка 100 кг, причем далеко не каждый год. В настоящее время нерестовый ареал белуги на Днепре закрыт плотиной Каховской ГЭС, что привело к полному прекращению ее естественного воспроизводства на Днепре. Из чего следует, что днепровское стадо белуги вымерло. Это подтверждает отсутствие молоди в мальковых орудиях лова уже начиная со второй половины 1950-х годов (Ляшенко, 1958). Случайные поимки или наблюдения отдельных особей в Днепровском районе Черного моря последние 20 лет имеют место. В 1991 г. был пойман 1 экз., в 1992 г. — 2 экз. В апреле 2007 г. в аханы поймана взрослая особь длиной 220 см. В Днепровском лимане в 2008 г. рыбаки во время заготовки производителей для осетрового завода возле выставленных ахан наблюдали две особи белуги длиной более 2 м, которые повредили орудия лова. В 2008 г. в Днепре на тоне Ямка-Бакай неводом поймана белуга длиной 248 см. В 2011 г с целью искусственного воспроизводства на Херсонском рыбзаводе в Днепровском районе Черного моря было поймано три особи, а в 2012 г. — две. По сведениям госинспекторов и рыбаков в конце первого десятилетия XXI ст. ежегодный заход единичных особей белуги в Днепр регистрировался ниже Херсона и возле плотины Каховской ГЭС.

Стерлядь — *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 по К. Ф. Кесслеру (1870) в середине XIX века в Низовьях Днепра была многочисленной. Тем не менее, уже в 1930-х годах XX ст. ее здесь считали редкой рыбой. До середины XX ст. уловы составляли единичные экземпляры (Амброз, 1956, Павлов, 1964). Очевидно, естественный нерест на Нижнем Днепре прекратился в 1950-х годах, а к 1960-м популяция вымерла. Сейчас проводится искусственное воспроизводство на Днепровском опытно-экспериментальном осетровом заводе. В 2005 г. в низовьях Днепра было выпущено 39 тыс., в 2006 г. — 60 тыс., а в 2008 г. — 22 тыс. сеголеток. В последующем уровень выпуска увеличен до миллиона особей. В результате на Нижнем Днепре стали вновь отмечать стерлядь. Так, в 2008 г. в Днепровском лимане по сведениям рыбинспекции имел место прилов 31 особей массой 400–600 г. На участке реки Днепр перед плотиной Каховской ГЭС была поймана стерлядь длиной 53 см. Очевидно, вторичное появление этого вида в первом десятилетии XX ст. связано с зарыблением, однако его эффективность и получение конечного результата из-за невозможности естественного нереста в современном Нижнем Днепре вызывают большие сомнения.

Осетр русский — *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833. Самый массовый вид из осетровых региона. Встречался по всему Днепру. До начала 1950-х годов в Днепре воспроизводился природным путем. Естественный нерест на нерестилищах, сохранившихся ниже плотины Каховской ГЭС, прекратился по причине их заиливания. Максимальная добыча в 1951–1960 гг. составила 42,5 т. В 1970-х годах добыча упала до 0,5 т. По мере развития искусственного воспроизводства осетровых в Азово-Черноморье в 1990-х годах улов вновь увеличился, достигнув среднего уровня 1,1 т. С начала 2000-х годов, когда запасы осетра после разгула браконьерства катастрофически сократились, его промысловая добыча была запрещена. Для поддержания запасов путем заводского разведения на Днепровском опытно-экспериментальном осетровом заводе в низовьях Днепра проводится регулярный отлов производителей неводом в период нерестовой миграции (тони Ямка-Бакай, Зваричка, Домаха, Бочка, Баранка, Мирониха, Куток, приплотинное пространство Каховской ГЭС) и в Днепровско-Бугтском лимане (тони Александровка, Софиевка). Кроме того, используют аханы и ставные сети. Попадание в вентери крайне редки, хотя и имеют место (в июне 2009 г. в районе о. Вербки Днепровского лимана).

Падение численности осетра продолжается даже после запрета промыслового лова, о чем можно судить по числу заготовленных для искусственного воспроизводства производителей. Так, в весенний период в 1991 г. отловлено 122 экз., в 1992 — 129, 1993 — 72, 1994 — 72, 1995 — 117, 1996 — 95, 1997 — 87, 1998 — 73 экз., 1999 — 65, 2000 — 71, 2001 — 79, 2002 — 68, 2003 — 45, 2004 — 44, 2005 — 36, 2006 — 32, 2007 — 44, 2008 — 62, 2009 — 42, 2010 — 23, 2011 — 30, 2012 — 25. Это означает, что с 1991 по 2009 гг. заготовка производителей сократилась более чем в 4 раза. С 2010 г., осетр становится настолько редкой рыбой, что не удается заготовить необходимое для искусственного воспроизводства количество производителей. Более того, пойманные производители год от года мельче и моложе, а вследствие ухудшающихся условий нагула половые продукты у них становятся все менее удовлетворительного качества. Поимки неполовозрелых единичных особей русского осетра отмечены в уловах мальковой волокуши в июне 2004 г. и августе 2005 г. в Збурьевском Куте, в Днепровском лимане возле села Геройское — в 2005 г. и у острова Янушев — в 2006 г. Их присутствие — результат работы завода.

Северюга — *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 в Нижнеднепровском районе всегда уступала по численности осетру. Ее добыча в 1951–1960-х годах в Днепровском лимане составляла, самое большое, около 6 т (Амброз, 1956). В последние годы ловятся, как исключение, единичные экземпляры. Основным местом поимок является Днепровский лиман. В последние десятилетия с целью заводского воспроизводства в Днепровско-Бугской эстуарной системе изымаются единичные особи. Так, в весенний нерестовый ход: в 1992 г. отловлено 3 экз., 1993 — 1, 1994 — 3, 1995 — 21, 1996 — 10, 1997 — 9, 1998 — 10, 1999 — 24, 2000 — 16, 2001 — 10, 2002 — 3, 2003 — 2, 2004 — 2, 2005 — 2, 2006 — 2, 2007 — 1, 2008 — 6, 2009 — 1. В последующем вид не заготавливали. Молодь в бассейне отсутствует еще с конца 1950-х годов.

Шип — *Acipenser nudiiventris* Lovetzky, 1828 даже в лучшие для Нижнеднепровского промысла годы попадался крайне редко. В отличие от Дуная, где шип встречается и сейчас, в Днепре не образовывал, жилых популяций. А. И. Амброз (1956) писал, что «о его нахождении в Днепре ничего не известно», другие (Берг, 1949; Федий, 1952; Павлов, 1964) указывали как вид, некогда (очевидно, в XIX начале XX ст.) встречавшийся единичными экземплярами. В любом случае, ясно, что за последние 80 лет шип в Днепре нерестовых скоплений не образовывал.

Сельдь черноморско-азовская — *Alosa immaculata* Bennett, 1835. Пузанковые сельди (*Alosinae* (Svetovidov, 1952)) с точки зрения изложенных сведений об их систематике в Черноморском регионе, правильнее всего считать представленными единственным видом *A. immaculata*, которого в Днепре промысловики рассматривают как две отдельные промысловые категории: «сельдь» и «пузанок». В Днепровской системе пузанковые всегда были важными объектами рыболовства, при этом в промысле всех пузанковых, которых ловят в Днепре, обычно считали «сельдью», а тех, что в лимане — «пузанком». В отличие от других промысловых районов Черного и Азовского морей соотношение между «пузанком» и «сельдью» в уловах Днепровского региона всегда было равным, а в некоторых случаях даже с некоторым преобладанием «пузанка». Что вполне естественно, поскольку Днепровско-Бугский лиман является единственным местом нереста пузанковых в регионе. В 1930-х годах на 147 т «сельди» приходилось 169 т «пузанка», в 1950-х — 39 и 8,9 т, в 1990-х — 1,8 и 15,6 т соответственно.

Керченскую сельдь А. И. Амброз (1956) приводит в списке видов без комментариев и каких либо конкретных сведений, которым обычно сопровождают региональное описание вида. Л. С. Берг (1949) указывает, что керченская сельдь на Ниж-

нем Днестре встречается единичными экземплярами. Позднее П. И. Павлов (1961) подчеркивал, что в Днепро-Днестровском районе Черного моря эта сельдь отсутствует вообще. При проведении исследования в 2006–2009 гг. малотычинковые сельди не были обнаружены.

В первые десятилетия XXI ст. сельдь *A. immaculata* постоянно добывают в низовье Днестра. Для этого используют селёточные неводы, которые выставляют по основному руслу реки на постоянных тонях, вплоть до плотины Каховской ГЭС.

А. И. Амброз указывал, что в 1930-х годах массовый ход сельди в Днестр начинался с 10 по 20 мая. А. И. Павлов (1964) также писал, что нерестовый ход сельди в Днестре начинается 15–20 мая и продолжается до середины июня. В 2007–2009 годах нерестовый ход этого вида был сдвинут на более ранние сроки: начинался 30 апреля, пик рунного хода приходился на 10 мая, заканчивался нерест на две недели раньше, в конце мая — начале июня. Такое же четкое смещение нереста на более ранние сроки отмечено и для дунайской сельди (Федоренко, 2006).

Пузанок — это и сейчас обычная промысловая рыба, которая в весеннее время образует промысловые скопления в Днепро-Днестровском лимане и в устье Днестра. Он постоянно присутствует в контрольных ловах и часто встречается в уловах мальковой волокушей, составляя до 0,8 % пойманной рыбы. Ежегодная нерестовая миграция пузанка в Днестр начинается в конце апреля и продолжается до июля. В уловах мальковой волокуши в озере Белом в 2003 г. на него пришлось 5,1 % всех проходных и пресноводных рыб, в 2005 — 5,8 %, в 2006 — 4,1 %. В озере Кардашинский лиман в 2003 г. пузанок составил 1 % всех выловленных рыб, в 2004 — 2,9 %, в 2005 — 1,3 %, в 2006 — 0,6 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 2,7 %. В Днепро-Днестровском лимане возле с. Александровка в 2003 г. — 17,9 %.

Кумжа — *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 в бассейне Днестра представлена проходной формой, которую обычно называют «черноморским лососем» и придают статус подвида *Salmo trutta labrax* Pallas, 1814, что достаточно сомнительно с точки зрения таксономии. Это проходная форма кумжи, часть личинок которой из рек Кавказа, Карпат и Крыма, скатываются в Черное море; та же личинка, которая остается в реках развивается в экологическую форму, называемую «ручьевая форель». Даже в 1930-х годах в Днепро-Днестровском регионе «черноморский лосось» был представлен случайно заплывавшими единичными особями. Так, А. И. Амброз (1956) как доказательство его присутствия приводит поимку особи длиной до 20 см на тоне Золотой в апреле 1946 г. В настоящее время в Нижнеднепровский эстуарной системе также имеют место единичные поимки, но только в Бутском лимане. По свидетельствам госинспекторов особи кумжи попадались в 2005–2007 гг. поблизости г. Очаков. Это означает, что вид в Нижнеднепровском регионе практически вымер, хотя единичные заходы исключить нельзя.

Щука обыкновенная — *Esox lucius* Linnaeus, 1758 распространена по всей акватории Днепро-Днестровско-Бутской устьевой области, однако основные ее запасы традиционно сосредоточены на Нижнем Днестре (Амброз, 1956). В прошлом массовый, а сейчас немногочисленный промысловый вид. В настоящее время в контрольных уловах промыслового невода попадания крайне редки. Это связано еще и с тем, что щука обычно придерживается мелких мест — прибрежных участков реки с обильной водной растительностью.

В общем улове молоди рыб щука на участке от Берислава до устья Днестра в 1950-х годах составляла 0,1 %, в лимане попадалась единично (Ляшенко, 1958). Сейчас в уловах мальковой волокуши щука достаточно обычна и присутствует в каждом

третьем облове. Средний процент попадания относительно общего количества рыб составляет 0,9 %. В озере Кардашинский лиман в 2003 г. ее относительная численность составила 0,9 %, в 2005 — 1,3 %, в 2006 — 0,6 %. В озере Безмен в 2003 г. — 14,6 %, в озере Круглое в 2003 г. — 7,7 %. В озерах: Сабецкий Лиман в 2004 г. — 1,4 %, в 2005 — 2,6 %, в 2006 — 3,4 %, Голубовом Лимане в 2004 г. — 2,1 %, в 2005 — 3,4 %, во Вчерашнем в 2005 г. — 1,2%, в 2006 — 1,1 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 1,3 %, в 2006 — 2,3 %.

Самое богатое в регионе видами семейство Карповые (Cyprinidae Rafinesque, 1810) традиционно занимает лидирующее положение и в рыбном промысле. В регионе Нижнего Днепра отмечались 30 видов, половина из них исчезнувшие или перешли в категорию уязвимые. Кроме того, в региональной ихтиофауне присутствует шесть адвентивных видов этого семейства.

Плотва — *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), полупроходную форму которой называют таранью, является одним из главных объектов рыболовства на Нижнем Днепре. В 1930-х годах промысловики четко разделяли жилую плотву, которая содержалась только в приловах, и массовую полупроходную тарань, являющуюся одним из основных объектов промысла (Амброз, 1956). С конца 1950-х годов после зарегулирования Нижнего Днепра и нарушения нерестового хода тарани эти экологические формы в промысле стали смешивать, называя «таранью». Лов проводится круглый год, но сейчас ее массово добывают только в период нерестового хода, когда она группируется в стада. Как показывают контрольные ловы, вначале на нерест идут самые крупные особи старшего возраста, которые последовательно сменяются средними и младшими возрастными группами.

В уловах мальковой волокуши попадались разновозрастные особи, причем плотвы было явно больше в плавневых озерах, нежели в основном русле реки. В уловах, проводимых в озерах, она присутствовала практически всегда, причем частота встречаемости была очень высокой — в среднем около 15 %. В частности, в озере Белое в 2003 г. она заняла 32,4 %, 2004 — 23,3 %, 2005 — 33,4 %, 2006 — 21,6 % общего улова. В Кардашинском Лимане в 2003 г. — 12,1%, 2004 — 10,5 %, 2005 — 9,1%, 2006 — 6,2 %. В Лимане Сабецком в 2004 — 7,6 %, 2005 — 4,1 %, 2006 — 5,3 %. В озере Голубов Лиман в 2004 г. на нее пришлось 13,3 %, 2006 — 10,8%. В Алексеевском Лимане в 2004 г. — 13,3 %, 2005 — 5,5 %, 2006 — 6,1 %. В озере Вчерашнее в 2005 г. частота ее встреч в пробах была 40,7%, 2006 — 50,6 %. В озере Краснюковое в 2005 г. — 71,2 %, 2006 — 73,5 %, в озере Лягушка в 2005 — 39,7 %, 2006 — 37,4 %, в заливе Збурьевский Кут в 2005 — 21,5 %, 2006 — 6,7 %. На основном русле Днепра в 2004 г. ее встречаемость была не меньшей — 15,4 %, в реке Бакай в 2004 — 2,4 %, 2005 — 22,7 %, 2006 — 21,4 %, возле села Станислав в 2003 — 8,7 %, 2004 — 3,1 %.

Вырезуб — *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840) в Днепре, в отличие от Южного Буга, не был многочисленным видом, но из-за высоких нерестовых концентраций некоторое время являлся промысловой рыбой (Амброз, 1956; Павлов, 1964). В Днепре официально перестали добывать в 1930-х, в Южном Буге — в 1950-х годах. На Нижнем Днепре исчез в 1960-х годах (Залуми, 1967, 1970).

Лещ — *Abramis brama* Linnaeus, 1758 — ценная промысловая рыба, которая постоянно занимала первое место по массе в уловах пресноводных и проходных рыб региона (Амброз, 1956; Павлов, 1964; Сухойван и др., 1989). В первые десятилетия XXI ст. — это по-прежнему основной промысловый вид, среднегодовые уловы сократились по нынешним меркам совсем «немного» — всего в 4 раза. В контрольных уловах ставным неводом составляет 16,3 %, а в уловах мальковой волокушей его доля су-

щественно ниже — 2,9 %. По отдельным водоемам относительная численность леща в уловах составила: озеро Белое 2003 г. — 2,3 %, 2004 — 3,3 %, 2005 — 4,2 %, 2006 — 1,4 %; озеро Кардашинский Лиман 2003 г. — 4 %, 2004 — 3,4 %, 2005 — 2,9 %, 2006 — 3,3 %; озеро Лиман Сабецкий 2004 г. — 1,8 %, 2005 — 2,1 %; озеро Краснюковское 2005 — 2,1 %, 2006 — 2,4 %; озеро Лягушка 2005 г. — 2,1 %, 2006 — 18,6 %; залив Збурьевский Кут 2005 г. — 3,7 %, 2006 — 3,1; основное русло Днепра в 2004 г. — 16,8 %; река Рвач 2004 г. — 8,4 %, 2005 — 4,1 %, 2006 — 4,2 %; река Бакай 2004 — 3,9 %, 2005 — 4,1 %, 2006 — 6,7 %.

Синец — *Abramys ballerus* (Linnaeus, 1758) — явно выраженный реофильный вид, а потому был немногочисленным в Нижнем Днестре. Учет его уловов не велся отдельной категорией. Сразу же после зарегулирования к 1960-м годам в Нижнем Днестре перестал встречаться (Залуми, 1967, 1970).

Клепец — *Abramys sapra* (Pallas, 1814) — еще более редкий, чем синец, вид Нижнеднепровского региона. Исчез сразу после зарегулирования нижнего Днестра плотинной Каховской ГЭС.

Густера — *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) — традиционно массовый промысловый вид в регионе. В 1930-х годах ее добыча была на уровне 723,5 т, в 1950-х годах — 328,5 т, в 1970-х годах — 63,5 т. Следует, однако, отметить, что в последние десятилетия в промысловую категорию «густера» стали записывать молодого леща. Густера, как вид равнинных рек с быстрым течением, в современных условиях медленнотекущего Нижнего Днестра просто обречена на снижение численности. В контрольных ловах составила около 8 %. В уловах мальковой волокуши густера присутствовала часто, на нее пришлось 6,3 %, хотя такая большая представленность вида в уловах вызывает сомнение, поскольку она плохо отличима от молоди леща. В озерах плавневой системы Днестра густера попадалась в следующей пропорции по отношению к остальным видам: в озере Белом в 2003 г. на нее пришлось 5,4 %, в 2004 — 4,7 %, в 2005 — 6,3 %, в 2006 — 5,8 %, в Кардашинском Лимане в 2003 г. — 8,4 %, в 2004 — 11,7 %, в 2005 — 11,4 %, в 2006 — 9,8 %, в озере Круглом в 2003 — 7,7 %, в Лимане Сабецком в 2004 — 24,2 %, в 2005 — 29,7 %, в 2006 — 14,9 %, в Голубовом Лимане в 2004 г. — 2,4 %, в 2005 г. — 4,1 %, в 2006 г. — 3,4 %, в Алексеевском Лимане в 2004 г. — 3,9 %, в 2005 — 4,1 %, во Вчерашнем в 2005 г. — 13,4 %, в 2006 — 11,2 %, в Лягушке в 2005 г. — 0,8 %, в 2006 — 3,7 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. на нее пришлось 1,4 %, в 2006 г. — 9,4 %. В основном русле Днестра в 2004 г. в уловах мальковой волокушей она составила около 9,4 %, на Рваче в 2004 г. — 21,5 %, в 2005 — 8,7 %, в 2006 — 14,2 %. В контрольных весенних уловах в вентерях густера почти всегда попадалась в озерах: Белое, Краснюковское, Лягушка и заливе Збурьевский Кут. Поимка ее не была массовой — всего от 1 до 12 экз. за переборку.

Рыбец — *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) — в прошлом ценный промысловый вид Нижнего Днестра (Амброз, 1956; Павлов, 1964; Сухойван и др., 1989), запасы которого в течение XX столетия постепенно сокращались. Если в 1930-х годах добыча исчислялась сотнями тонн (192 т) в год, то в 1970-х — это только десятки тонн (56 т). Сейчас вид в угрожаемом состоянии. Очевидно, что при отсутствии специальных поддерживающих мероприятий в ближайшем десятилетии в регионе исчезнет. Из-за редкости в уловах мальковой волокушей отмечен один раз в Збурьевском Куте в 2005 г., но зато сразу 112 экз. В период контрольных ловов закидным неводом на тоне Подмостная и Босыха рыбец попадался в следующем количестве: в 2004 г. — 7 особей, в 2005 — 109, в 2006 и 2007 — 2, в 2008 — 9, 2009 — 36. В нагульном стаде удалось зафиксировать вылов рыбца в промысловом вентере в районе острова Вербки в 2005 г. (6 экз.), и в 2008 г. в районе Маяка Днепроовского лимана — 2 экз.

Чехонь — *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) — в прошлом традиционный промысловый вид Низовий Днепра (в 1930-х и 1950-х годах за сезон добывали по 117 и 159 т соответственно), но уже в 1970-х годах она почти утратила промысловое значение и ловилась не каждый год в незначительных количествах (Сухойван и др., 1989). С 1993 г. чехонь здесь не регистрировалась рыбопромысловой статистикой и в настоящее время можно считать видом, исчезнувшим в регионе.

Уклея — *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) — традиционно также обычный промысловый вид (Амброз, 1956, Павлов, 1964; Сухойван и др., 1989), уловы которого могли составлять несколько сотен тонн в год: в 1930-х они были на уровне 162,4 т в год, в 1950-х — 131 т. Начиная с 1970-х годов ее добывали не каждый год и уже не более чем 1–3 т. В последние годы вылов этой рыбы в промысловой статистике отсутствует. Это может быть связано как с запретом лова на мелкочешистые ставные сети в Днестре, так и незначительностью прилова в другие орудия лова, однако очевидно резкое снижение ее запасов.

Вылов уклеи в уловах мальковой волокуши в среднем составил около 3 %. Конкретно в Стеблиевском Лимане в 2003 г. — 2,4 %, в 2004 — 1,2 %, в 2005 — 4,3 %, в 2006 — 3,2 %. В озерах Белом в 2003 г. — 2,1 %, 2004 — 3,4 %, 2005 — 5,1 %, 2006 — 6,7 %, в Кардашинском Лимане в 2003 г. — 0,9 %, в 2005 — 2,4 %, в 2006 — 0,7 %, Лимане Сабецком в 2004 г. — 1,4 %, в 2005 — 2,1 %, в 2006 — 6,4 %, во Вчерашнем в 2005 г. — 10,4 %, в 2006 — 9,3 %, в Лягушке в 2005 г. — 6,2 %, в 2006 — 1,9 %, в заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 2,9 %, в 2006 — 3,4 %. На Рваче в 2005 г. — 24,3 %, в 2006 — 11,3 %. В Широкой Балке Днепроовского лимана в 2004 г. — 4,1 %. В районе села Геройского в 2006 г. — 6,1 %.

Шемая — *Chalcalburnus chalcoides* Güldenstädt, 1772 никогда на Днестре не была массовым видом и не имела выраженного промыслового значения. Основные ее запасы были сосредоточены в Южном Буге. В 1920–1950-х годах уловы по всей Днепроовско-Бугской эстуарной системе отмечались не каждый год и не превышали 1,8 т (Мовчан, Жукинський, 1959). Очевидно, в Днестре шемая исчезла к началу 1970-х годов.

Жерех — *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) — традиционно был обычным видом, популяция которого после зарегулирования оказалась в угнетенном состоянии. Если в 1930-х годах его промысел составил 26 т, в 1950-х — 40 т, то в 1970-х — уже только 1,2 т (Сухойван и др., 1998). На конец первого десятилетия XXI ст., правильнее всего, считать исчезнувшим в регионе видом.

Елец — *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758) в 1930-х годах был обычной непромысловой рыбой Нижнего Днестра и Днепроовско-Бугского лимана (Амброз, 1956), однако к началу 1960-х годов после зарегулирования в регионе исчез (Залуми, 1967, 1970).

Язь — *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) в прошлом промысловый вид Нижнеднепровского бассейна. В 1930-х годах язя добывали около 28 т в год (Амброз, 1956). В дальнейшем уровень до нескольких тонн в год в статистике уловов указывался до середины 1970-х годов. В 1980-х его уже добывали по несколько центнеров в год. Сейчас это исчезнувший в регионе вид.

Голавль — *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) даже в лучшие для этого вида 1930-е годы в промысле был представлен единичными экземплярами, хотя среди молодежи его доля была достаточно высокой (Ляшенко, 1958). П. И. Павлов (1964) приводит данные по вылову голавля за 1951–1955 гг., которые по Нижнему Днестру составили 0,04 т, а по Днепроовскому лиману 0,45 т. В период проведения исследования

в начале XXI ст. голавль в уловах не был представлен. Правильно считать исчезнувшим в регионе видом.

Бобырець, калинка — *Leuciscus borysthenicus* (Kessler, 1859) в 1930-х годах массовый вид региона (Амброз, 1956), в 1980-х еще достаточно многочисленный в озерах (Сухойван, 1989). В первые десятилетия XXI ст. в уловах мальковой волокуши отмечен в 10 из 48 обловов, при среднем уровне 0,8 %. В Стеблиевском Лимане в 2003 г. улов составил 8,1 % общего числа рыб, в 2004 г. — 7,1 %, в 2005 г. — 7,5 %; в Кардашинском Лимане в 2003 г. — 2,2 %, в 2004 г. — 1,7 %, в 2005 г. — 1,2 %, в 2006 г. — 1,3 %; во Вчерашнем в 2005 г. — 6,7 %.

Подуст — *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) — в прошлом обычный вид днепровских порогов, в 1930-х годах даже указывался в рыболовной статистике при максимальном улове 38 т, достигнутом в 1948 г. (Павлов, 1953). Исчез сразу же после зарегулирования Нижнего Днепра.

Усач днепровский — *Barbus borysthenicus* Dybowski, 1862) — таксон спорного видового статуса, так как многие авторы рассматривают его только как подвид усача обыкновенного (*B. barbus borysthenicus*). В 1930-х годах был достаточно обычным видом Днепровских порогов, хотя в статистику уловов отдельной категорией не был включен. Собственно в низовьях попадался единично. Исчез к 1960-м годам (Залуми, 1967, 1970).

Красноперка — *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) — обычная промысловая рыба, встречающаяся по всей речной системе Нижнего Днепра (Амброз, 1956, Залуми, 1967, 1970; Павлов, 1964; Сухойван, 1989). В 1930-х годах ее добыча была на уровне 140,5 т, в 1950-х — 63,3 т, в 1970-х — 15,6 т, в 1990-х — 19,8 т и 2001–2014 годах только 3,4 т. Несмотря на это, сейчас этот вид входит в число 10 наиболее массовых промысловых рыб Нижнего Днепра, на нее приходится около 7 % промысла.

В уловах контрольных вентерей, поставленных в озерах Краснокувое, Лягушка, Белое, Збурьевский Кут она попадалась постоянно и всегда в значимом количестве. В уловах мальковой волокуши процент красноперки относительно общего улова всегда большой. В Стеблиевском лимане в 2003 г. она составила 10,2 %, в 2004 — 11,8 %, в 2005 — 12,4 %, в 2006 — 17,8 %. В озерах: Белом в 2003 г. — 18,7 %, в 2004 — 21,7 %, в 2005 — 15,4 %, в 2006 — 12,4 %, Кардашинском Лимане в 2003 — 7,1 %, в 2004 — 6,2 %, в 2005 — 9,7 %, в 2006 — 8,7 %, Безмен в 2003 — 17,1 %, Голубовом Лимане в 2004 — 3,9 %, в 2005 — 3,7 %, в 2006 — 4,5 %, Вчерашнем в 2005 — 3,7 %, Краснокувом в 2005 — 2,7 %, в 2006 — 1,9 %, Лягушке в 2005 — 3,4 %, в 2006 — 5,1 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. ее вклад был 7,4 %, а в 2006 — 10,4 %. По основному руслу Днепра в 2004 г. красноперка была не очень многочисленной — 2,9 %. В остальных местах малькового лова на нее пришлось: в Рваче в 2004 г. — 6,4 %, 2005 — 3,4 %, 2006 — 3,9 %, в Бакае в 2004 — 4,6 %, в 2005 — 5,7 %, в 2006 — 6,2 %, возле села Широкая Балка в 2003 — 8,4 %, в 2004 — 6,4 %, села Геройское в 2005 — 9,7 %, в 2006 — 13,9 %, острова Вербки в 2005 — 10,7 %, в 2006 — 14,5 %.

Сазан — *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 — в прошлом достаточно массовый вид Нижнеднепровского бассейна (Амброз, 1956; Павлов, 1964; Сухойван и др., 1998). Его запасы, несмотря на постоянное зарыбление, к концу XX ст. оказались резко подорванными. Если в 1930-х годах его добывали на уровне 115 т в год, то в 1970-х — 3,9 т. В 1990-х уловы уже составили 1,3 т, а за период 2001–2014 гг. упали до 0,95 т в год.

В контрольных ловах закидным неводом на постоянных тонях Подмошная, Бочка, Босыха, Ямка-Бакай добывали от 1 до 5 особей, причем не за каждое притонение. В уловах мальковой волокуши, проводившихся в озерах плавневой системы Днепра,

молодь сазана присутствовала далеко не всегда и никогда не была многочисленной. В озере Белом в 2003 г. на нее пришлось около 0,6 %, в 2004 г. — 1,2 %, в 2005 г. — 1,1 %, в 2006 г. — 0,9 % общего улова. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 0,9 %, в 2006 г. — 1,5 %. По основному руслу Днепра в 2004 г. относительный улов составил 4,9 %, реке Рвач в 2004 г. — 3,1 %, в 2006 г. — 3,4 %, на Бакае в 2004 г. — 2,1 %, в 2005 г. — 3,7 %, 2006 г. — 3,2 %.

Линь — *Tinca tinca* Linnaeus, 1758 — в прошлом важная промысловая рыба Нижнеднепровского бассейна (Амброз, 1956; Павлов, 1964). Из-за того, что в 1930–1950-х годах добыча линя учитывалась вместе с золотым карасем в единой категории «линь–карась», точные уловы указать невозможно. А. И. Амброз (1956) считал, что линь в уловах доминировал при соотношении с карасем 2 : 1. Если учесть, что общие среднегодовые уловы этих видов в 1930-х годах составляли 359 т, то линя в них было не менее 240 т. В дальнейшем линя и карася учитывали отдельно. При этом уже в 1960-х годах добыча линя упала в 300 раз, достигнув в 1970-х мизерного уровня 0,8 т, а с 1993 года в статистике уловов этот вид не упоминают вообще. В мальковой волокуше попадался только в озере Кардашинский Лиман, где с 2003 по 2006 гг. регулярно составлял от 0,5 до 1,7 % улова.

Карась золотой — *Carassius carassius* Linnaeus, 1758 в начале прошлого столетия на Нижнем Днепре также был массовой рыбой, но отдельной промысловой категорией не учитывался. Очевидно, в то время среднегодовая добыча составляла порядка 120 т в год. К началу 1960-х годов добыча карася золотого упала до 10–20 т в год. В дальнейшем вид «потерялся» в уловах карася китайского и в начале XXI ст. практически исчез. Причиной стало уничтожение и деградация поймы, а также заиливание пойменных водоемов, в которых карась золотой живет и размножается. При проведении исследования обнаружить не удалось. Имеются неподтвержденные сведения о его присутствии, полученные от рыбаков. В ближайшие десятилетия, даже если еще вид и сохранился, при существующей экологической ситуации, вид в Нижнеднепровской системе вероятнее всего исчезнет.

Серебряные караси — *C. (superspecies auratus)* Linnaeus, 1758. В 1930–1950-х годах в Днепровском бассейне представители надвидового комплекса, если и встречались, то были крайне немногочисленными (Берг, 1949; Амброз, 1956; Залуми, 1967). Хотя даже эти сведения вызывают сомнения, поскольку описания диагностических признаков того, что считали «серебряным карасем», в работах указанных авторов отсутствуют. Есть все основания считать, что представители этого надвидового комплекса появились в речных системах Азово-Черноморья внезапно в конце 1960-х годов и буквально за несколько лет стали массовым промысловым видом. Это же относится и к бассейну Нижнего Днепра (Демченко, 1980), где на протяжении 1967–1969 годов он стал важным промысловым объектом.

Карась китайский — *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) — адвентивный диплоидный вид, размножающийся амфимиكتично. Доля самцов в его популяциях обычно близка к доле самок, и по этому признаку можно достаточно точно определить принадлежность популяции карасей конкретного водоема. Современное население карасей Нижнего Днепра представлено, в своем подавляющем большинстве особями именно этого вида.

Что касается однополого триплоидного вида собственно **карася серебряного** — *C. gibelio* (Bloch, 1782), размножающегося гиногенезом, то, несмотря на то, что в исследованных выборках карасей с Нижнего Днепра его идентифицировать не удалось, тем не менее, исходя из того, что единичными экземплярами он практически

всегда представлен в поселениях *C. auratus* (Кокодій, 2010; Куліш, 2013), то исключить его присутствие в регионе нельзя. Тем более, что в конце 1960-х годов экспансия серебряных карасей в Нижнеднепровской системе вероятнее всего началась именно с *C. gibelio*, поскольку первые годы отлавливались исключительно самки (Демченко, 1980), а самцы в равном с самками количестве стали встречаться только через несколько лет.

Сейчас карась китайский — один из главных промысловых видов не только Нижнего Днепра, но и внутренних вод Украины в целом (Межжерин, 2008). В контрольных ловах на Нижнем Днепре это второй по численности вид после тарани, частота его поимок составляет 16,8 % общего количества пойманных рыб. Средняя добыча карася китайского с 1968 по 2014 гг. составила 182 т. При этом максимальные уловы пришлось на 1970–1980-е годы. В 1970-х среднегодовая добыча была максимальной 320 т, в 1980-х — 277 т, в 1990-х — 115 т и в 2001–2014 гг. она опустилась до 90 т.

В уловах мальковой волокушей, проведенных в 2003–2005 гг., карась китайский представлен практически повсеместно. В озере Стеблиевский Лиман его попадания были, как для этого вида, незначительными и колебались от 1,8 и до 2,3 %. В озере Белом его доля в уловах варьировала по годам от 10,7 до 16,2 %, в озере Кардашинский Лиман — от 4,3 до 7,9 %, в озере Безмен составила 2,4 % и в озере Круглом — 23,1 %. Максимальная представленность 36,2–40,5 % была в озере Голубов Лиман. Всего же на этот вид приходится около 10 % общего числа пойманных волокушей рыб.

Верховка — *Leucaspius delineatus* Heckel, 1843. Один из самых многочисленных в регионе видов. Распространена в слабопроточных водоемах всей Нижнеднепровской системы. Частота в уловах мальковой волокушей — 12,1 %. Ее находки имели место в ряде озер, больше всего в Стеблиевском Лимане. Здесь ее относительная численность составила в 2003 г. — 70,4 %, в 2004 г. — 65,4 %, в 2005 г. — 68,1 %, в 2006 г. — 41,6 %. В других озерах ее было гораздо меньше. В озере Белом в 2003 г. — 1,8 %, в 2004 г. — 4,1 %, в 2005 г. — 3,8 %, в 2006 г. — 6,1 %, в Кардашинском Лимане в 2003 г. — 0,8 %, в 2004 г. — 0,7 %, в 2005 г. — 1,7 %, Безмене в 2003 г. — 12,2 %, Круглом в 2003 г. — 15,4 %, Сабецком Лимане в 2004 г. — 1,3 %, в 2005 г. — 2,4 %, в 2006 г. — 4,4 %, Голубовом Лимане в 2004 г. — 22,4 %, в 2005 г. — 31,4 %, в 2006 г. — 21,7 %. В оз. Алексеевский Лиман в 2004 г. — 5,2 %, в 2005 г. — 5,2 %, в 2006 г. — 6,7 %, во Вчерашнем в 2005 г. — 3,4 %, в 2006 г. — 1,3 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. она составила 23,7 %, а в 2006 г. — 14,1 %. На русле Днепра в 2004 г. — 11,3 %. На Рваче в 2004 г. — 27,4 %, в 2005 г. — 11,4 %, в 2006 г. — 6,8 %. В районе Широкая Балка в 2004 г. — 3,7 %. В районе с. Геройское в 2006 г. — 4,3 %.

Горчак — *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) — на протяжении последних 100 лет массовый вид на Нижнем Днепре. Распространен в слабопроточных или стоячих водоемах Нижнеднепровской водной системы. Численность всегда очень высокая. Даже в 1930-х годах в придаточной системе Днепра, в районе дельты, горчак занимал 54 % всех обловов мальковой волокуши, в отдельных водоемах его количество могло достигать 46–74 % (Амброз, 1956). В настоящее время его численность того же порядка, если не больше. В уловах мальковой волокуши он составил 25 % общего количества рыб и зафиксирован в 44 из 48 обловах. Так, в озере Круглом в 2003 г. — 46,2 %, Лимане Сабецком в 2004 г. — 61,1 %, в 2005 г. — 57,4 %, в 2006 г. — 51 %, в озере Алексеевский Лиман в 2004 г. — 76,2 %, 2005 г. — 74,1 %, 2006 г. — 77,8 %. На Бакае относительное количество горчача в 2004 г. было 57,6 %, в 2005 г. — 39,2 %, в 2006 г. — 22,5 %. В районе с. Александровка в 2003 г. горчак занимал 71,4 %. В районе

с. Широкая Балка в 2003 г. — процент попадания его был — 51,7, в 2004 г. — 68,8. В Днепровском лимане в районе сел Геройское и Вербки в 2005 г. — 67,8 % и 67,1 %, в 2006 г. — 29,4 % и 32,6% соответственно.

Пескарь обыкновенный — *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) был обычным видом и объектом местного промысла. Официальные уловы сетями в 1930-х годах доходили до 5 т (Амброз, 1956). После зарегулирования на Нижнем Днепре почти сразу же исчез (Залуми, 1967).

Быстрянка — *Alburnoides bipunctatus* (Bloch, 1782). К. Ф. Кесслером (1870) приводилась для всего Днепра. В нижнем течении А. И. Амброз (1956) указывает ее только для Днепровских порогов. Сейчас в регионе отсутствует.

Адвентивные растительноядные виды: **белый толстолобик** (*Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844)) и **пестрый толстолобик** (*H. nobilis* (Richardson, 1845)), которые в водоемах Нижнего Днепра реально представлены в виде гибридов, а также **белый амур** (*Ctenopharyngodon idella* Valenciennes, 1844) в Нижнеднепровском промысле появились в начале 1970-х годов (Сухойван и др., 1989). Эти виды, которые воспроизводятся искусственно на рыбоводных заводах, несомненно, сыграли значимую роль в поддержании рыбопродуктивности региона. Так, среднегодовые уловы толстолобиков с 1979 по 2014 год составили 79 т, белого амура — 0,63 т. В 1980-х годах среднегодовая добыча толстолобиков составила 90 т, в 1990-х поднялась до 100 т, и в период 2001–2014 гг. снизилась до 69 т.

В контрольных ловах промысловыми орудиями лова частота попаданий толстолобов была невысока — 1,1%. Похожий показатель был получен и при обловах мальковой волокушей. Причем молодь толстолобика попадалась нерегулярно и только в отдельных местах. В озере Кардашинский Лиман в 2003 г. на молодь толстолобика пришлось 2,7 %, в 2004 г. — 1,7 %, в 2005 г. — 3,4 %, в озере Лягушка — 0,7 % и 2,9 % в 2005 и 2006 гг. соответственно, в заливе Збурьевский Кут в те же годы 1,2 и 1,4 % соответственно.

Белый амур в условиях Нижнего Днепра не имеет такого промыслового значения, как толстолобики. В уловах мальковой волокушей был редок. Зафиксирован в Днепровском лимане в районе с. Широкая Балка в 2004 г. — 2,7 %, острова Вербки в 2005 г. — 1,1 %, с. Геройское в 2006 — 2,4 %.

Амурский чебачок — *Pseudorasbora parva* (Temminck, Schlegel, 1846) — представитель дальневосточной ихтиофауны. Появился на Нижнем Днепре в результате случайного вселения вместе с растительноядными видами в 1970-х годах (Сухойван, 1989). Очень многочисленный вид. В Нижнеднепровской системе распространен повсеместно, из-за малых размеров никогда не являлся объектом промысла. В ловах мальковой волокушей амурский чебачок присутствовал достаточно часто — 2,4 % общего числа пойманных рыб. В Стеблиевском Лимане в 2006 г. он составил 7,4 % всего вылова, в оз. Белое в 2006 — 1,1 %, в Кардашинском лимане в 2003 — 2,9 %, в 2004 — 3,4 %, в 2005 — 4,9 %, в 2006 — 3,1 %. В озере Безмен в 2003 г. — 19,5 %, в Лимане Сабецком в 2006 — 9,6 %, на Бакае в 2006 — 3,4 % общего улова. В лимане, район Станислава в 2004 г. его относительное количество составило 12,7 %, в районе села Широкая Балка в 2003 — 24,1 %, с. Геройское в 2005 — 4,1 %, в 2006 — 6,7 %, острова Вербки в 2005 — 3,7%, в 2006 — 4,7 %.

Вьюн обыкновенный — *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) — в регионе немногочисленная рыба (Амброз, 1956), в отличие от Нижнего Днестра и Дуная здесь он никогда не был объектом промысла. В русле Нижнего Днепра достоверно указывался в 1930-х годах (Амброз, 1956). В начале 1950-х годов вид уже нельзя было обнаружить

(Ляшенко, 1952), хотя известно, что в конце 1940-х (Федий, 1952) он еще обитал в некоторых Нижнеднепровских озерах. В период проведения полевых исследований не обнаружен.

Щиповка обыкновенная — *Cobitis taenia* Linnaeus, 1758 всегда была обычным в регионе, но немногочисленным видом (Ляшенко, 1952). В период проведения ловов мальковой волокушей зафиксирована в заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 1,9 %, в 2006 — 1,1 %, в озере Вчерашнее в уловах 2006 она занимала 2,5 %. Всего же ее доля в общих уловах волокушей неадекватно мала (0,1 %), что объясняется неподходящими орудиями лова.

Сом обыкновенный — *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 — в прошлом обычная промысловая рыба Нижнеднепровского бассейна, которая ловилась на глубоких местах практически круглый год (Амброз, 1956; Павлов, 1964; Сухован и др., 1989). В начале XX ст. в уловах неводом сом среди хищных рыб иногда даже занимал второе место после щуки (Амброз, 1956). В 1930-х годах среднегодовая добыча 177 т, в 1950-х — 52 т, 1970-х — 5,2 т. Поскольку официальные уловы в период 2001–2014 гг. упали до 0,62 т, то это означает, что по сравнению с 1930-ми годами ресурсы вида сократились почти в 300 раз.

За период исследований в контрольных уловах вентерей, в озерах Краснукое, Белое, Лягушка и заливе Збурьевский Кут отмечены поимки сомов размерами от 0,5 м до 1,5 м, в период I декады и до конца мая они составляли не более 20 % общего улова рыбы. В ловах закидным неводом по руслу Днепра сом отсутствовал. В уловах мальковой волокуши молодь сома встречалась в Кардашинском Лимане в 2003 г. — 0,7 %, в 2004 — 0,9 %, в 2006 — 0,8 %. В озере Краснукое в 2006 г. сом даже составлял 1,7 %. В озере Лягушка в 2005 — 1,1 %, в 2006 — 1,3 %. В заливе Збурьевский Кут в 2005 г. — 1,1 %, в 2006 г. — 1,6 %. Всего же уловы крайне незначительны — 0,4 %.

Речной угорь — *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) в 1930–1950-годах самки этого вида единично встречались в Днепре вплоть до у Киева и даже у Могилева (Берг, 1949) и достаточно часто ловились в низовье Днепра и Южного Буга (Амброз, 1956). Единичные самцы постоянно попадались в прибрежной зоне Северного Причерноморья. В настоящее время в Днепровском районе Черного моря и в Днепре вид не встречается. Причиной стало катастрофическое снижение численности вида в мировом масштабе.

Налим — *Lota lota* (Linnaeus, 1758) — немногочисленная рыба Нижнего Днепра. В 1930–1950-х годах отмечались единичные экземпляры (Амброз, 1956; Павлов, 1964). С 1960-х годов в регионе не регистрируется и его следует считать исчезнувшим видом.

Судак речной — *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) — в прошлом массовый промысловый вид. Основные уловы были в Днепровско-Бутском лимане, на Нижнем Днепре добыча значительно ниже — только, когда судак заходит в реку на время нереста (Амброз, 1956). Среднегодовые уловы в 1930-х годах были на уровне 417,6 т, в 1950-х — 422 т, в 1970-х они сократились до 58 т. Уловы XXI ст. — только 2,02 т в год.

В контрольных ловах вентерей массовая добыча судака зафиксирована в озерах Краснукое и Лягушка, тогда как в Белом и заливе Збурьевский Кут поимка судака — редкость. На основном русле Нижнего Днепра в период контрольных уловов закидного невода судак по всем тоням составил 5,3 % общего количества рыб. В мальковой волокуше молодь этого вида присутствовала в озере Белое в 2003 г. на уровне 0,9 %, в 2004 — 0,8 %, в 2005 — 0,8 %, в 2006 — 1,9 %. В Кардашинском Лимане в 2003 г. — 10,4 %, в 2004 — 12,7 %, в 2005 — 6,2 %, в 2006 — 14,7 %. В озере Лягушка в

2005 г. — 1,7 %, в 2006 — 1,2 %. В заливе Збурьевский Кут судак попадался только в 2005 г. и занимал 1,7 %, в 2006 — 2,6 % общего улова. В среднем его представленность составила порядка 3 %.

Берш — *Sander volgensis* (Gmelin, 1789) даже в начале XX столетия не был в низовьях Днепра многочисленным, хотя К. Ф. Кесслер (1870) писал об этом виде, как о более чем обычной рыбе, которая встречалась повсеместно в Днепре, в том числе и под Херсоном. В уловах на Нижнем Днепре присутствовал, очевидно, вплоть до середины 1980-х годов (Сухойван и др., 1989). В XXI ст. находки этого вида отсутствуют. Сейчас следует считать исчезнувшим в регионе видом.

Окунь речной — *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 — достаточно массовый вид, среднегодовые уловы которого в 1930-х годах составили 145 т, в 1950-х — 81 т, в 1970-х — 24,2 т. В уловах XXI ст. встречался часто, но не массово. В 2001–2014 гг. среднегодовая добыча оказалась равной 2,7 т, что в 50 раз меньше, чем в начале официального промысла.

В контрольных уловах вентерей в озерах Белое, Краснукое, Лягушка и заливе Збурьевский Кут окунь всегда присутствовал, причем чаще попадался в апреле до 25 экз. за переборку. В другие месяцы был единичен. Средний уровень добычи особей этого вида в контрольных промысловых орудиях лова равен 4,6%.

В уловах мальковой волокуши на окуня пришлось 3,4 %. В озере Белое в 2003 г. он составил 3,9 % общего числа добытых рыб, в 2004 — 2,3 %, в 2005 — 4,1 %, в 2006 — 2,1 %, Кардашинском Лимане в 2003 г. — 6,2 %, в 2004 — 5,4 %, в 2005 — 9,8 %, в 2006 — 6,2 %. В озере Безмен в 2003 г. — 7,3 %, Лимане Сабецком в 2004 г. — 1,2 %, в 2005 г. — 1,7 %, в 2006 г. — 2,7 %. В озере Алексеевском Лимане и озере Краснукое отмечено наибольшее количество окуня, что составило в 2004 г. — 10,4 %, в 2005 — 10,4 % и 12,2 %, в 2006 — 9,4 % и 9,1 % соответственно. В озере Лягушка и заливе Збурьевский Кут попадания окуня в мальковых уловах по сравнению с общим уловом были достаточно низкими. В 2005 г. они составили 1,7 % и 2,7 % соответственно, а в 2006 г. — 2,4 % и 1,4 %. В лимане о. Вербки в 2006 г. относительный вылов — 8,2 %.

Ерш обыкновенный — *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758) — в прошлом обычный и промысловый вид Нижнего Днепра. Среднегодовые уловы в 1930-х годах рыб промысловой категории «ерши» были на уровне 37 т, в 1950-х годов — 54 т, причем, в основном, ерша обыкновенного (Павлов, 1964) и в меньшей степени **носаря** (*G. acerina* (Gmelin, 1774)), который обитал главным образом по руслу Днепра. Не исключено, что в то время здесь отлавливали и ерша Балони (*G. baloni* (Holcík, Hensel, 1974)). Известно (Сухойван, 1989), что к середине 1980-х годов носарь на Нижнем Днепре исчез. С 1960-х годов в уловах «ерши» как отдельная промысловая категория на Нижнем Днепре перестала существовать. На сегодняшний день сохранились немногочисленные популяции ерша обыкновенного, и из-за малочисленности он не промыщляется. В период проведения исследований в уловах волокуши зафиксированы единичные экземпляры в озере Кардашинский Лиман и Лягушка. Процент попадания не превышал 1%.

Солнечный окунь высокотелый — *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) — чужеродный североамериканский вид. Впервые для Нижнего Днепра упоминается в сводке середины 1980-х годов (Сухойван, 1989). Сюда эта рыба проникла с Дуная. Промыслового значения не имеет. В уловах мальковой волокушей — обычный вид, на его долю пришлось 3,7 % общего количества пойманных рыб. Это седьмое место по числу встречающихся особей. Отмечается повсеместно. Больше всего было в Кардашинском Лимане от 54 до 118 особей за один облов, в иных местах — от 2 до 26 экземпляров.

Подводя итоги видового анализа, можно резюмировать, что пресноводная и проходная ихтиофауна Нижнеднепровского региона за последних 80 лет оказалась очень динамичной, что связано с исчезновением одних видов и вселением других. Достоверно в регионе за этот период зарегистрирован 50 видов пресноводных и проходных рыб и рыбообразных. Из них семь (белый и пестрый толстолобики, белый амур, караси китайский и серебряный, чебачок амурский, солнечный окунь) являются недавними вселенцами. Это означает, что аборигенная фауна пресноводных и проходных рыб Нижнего Днепра и Днепровского лимана в XX ст. была представлена как минимум 43 видами. При этом семь видов (осетр русский, севрюга, шип, белуга, сельдь черноморско-азовская, кумжа и угорь речной) следует считать проходными, а 36 — пресноводными. Из них промысловое значение имели 28, то есть относились к конкретной промысловой категории, по которой велась официальная статистика уловов. Нерестовые популяции образовывали 45 видов, поскольку шип, кумжа, угорь речной, пестрый и белый толстолобики, белый амур на Нижнем Днепре никогда не нерестились.

Несмотря на появления семи адвентивных видов, можно отметить четкую тенденцию сокращения видового разнообразия (табл. 6), имеющую два выраженных этапа. Первый — резкое снижение количества видов за период 1950–1960-х годов, вызванное зарегулированием течения плотиной Каховской ГЭС, а также формальным вычленением участка Днепра, занятого Каховским водохранилищем, из Нижнеднепровского эстуария. В этот период исчезло 15 самых уязвимых и немногочисленных видов. В 1970-х годах потеря была отчасти компенсирована появлением семи видов вселенцев, некоторые из них стали важными промысловыми объектами. Вторым этап, пришедшийся на 1990–2000-е годы, связан с исчезновением еще шести видов (язя, голавля, жереха, берша, чехони, карася серебряного), которые в свое время были или обычными, или достаточно многочисленными, но сложившиеся на Нижнем Днепре условия, неблагоприятные, прежде всего, для нереста, оказались для них губительными. Следует сказать, что в ближайшие десятилетия в разряд исчезнувших могут перейти такие виды как севрюга, белуга, осетр русский, рыбец, карась золотой и линь.

Таблица 6. Изменение числа видов пресноводных и проходных рыб разных категорий по периодам в составе Нижнеднепровского ихтиоцена

Категория	Период		
	1930-е	1970–1980-е	2001–2014-й
Всего видов	43	35	29
Аборигенные виды	43	28	22
Нерестящиеся виды	40	27	25
Всего промысловых видов	24	21	16
Аборигенные промысловые виды	24	16	12

Характеризуя резкое уменьшение видового разнообразия на Нижнеднепровской водной системе, следует отметить (табл. 6), что за 80-летний период произошло сокращение общего количества видов проходных и пресноводных рыб в 1,5 раза, количества аборигенных видов — почти в 2 раза, число нерестящихся в низовьях Днепра видов в 1,6 раза, общего количества промысловых видов в 1,5 раза и аборигенных промысловых видов рыб ровно в 2 раза. На настоящий момент промысловое значение в аборигенной компоненте по-настоящему сохранили не более 9 видов

из 12 приводимых в официальной статистике уловов: сельдь черноморско-азовская (включая пузанка), тарань, лещ, густера, сазан, красноперка, сом, судак и окунь.

По степени угрозы существованию и необходимости охраны рыб Нижнего Днепра можно разделить на пять групп.

Первая — виды, находящиеся под непосредственной угрозой глобального уничтожения, поскольку Нижний Днепр был основным или, по крайней мере, одним из ключевых мест их воспроизводства и нагула. В эту категорию входят все проходные осетровые (осетр русский, белуга, севрюга, шип), а также шемая черноморско-азовская и вырезуб. Все они сейчас занесены в Красную книгу Украины

Вторая — рыбы, исчезнувшие или крайне редкие на Нижнем Днепре. При этом Нижний Днепр не являлся одним из ключевых мест их воспроизводства, однако тенденция не просто резкого, а катастрофического падения их численности имеет место по многим водоемам и рекам Украины. К этой группе относятся главным образом реофильные виды: стерлядь, ерш-носарь, налим, язь, елец, подуст, пескарь, карась золотой, чехонь, берш. Большинство из этих видов ныне находится в Красной книге Украины, а те, которые туда еще не занесены (язь, пескарь, подуст, чехонь), очевидно, должны быть в нее включены.

Третья — виды, повсеместно в Украине снижающие численность, но состояние которых еще не дошло до уровня, вызывающего тревогу. Сюда попадает большинство видов. Характерными представителями являются: лещ, густера, синец, клепец, укляя, судак, щука, плотва, сом, голавль, жерех, сельдь черноморско-азовская, вьюн. Эти рыбы еще не требуют специальных мер их охраны и потому пока не заслуживают включения в национальный природоохранный список.

Четвертая — относительно благополучные аборигенные виды или виды с неясным статусом. Их совсем немного. Сюда можно отнести красноперку, бобырца, окуня речного, щиповку обыкновенную.

Пятая — это адвентивные виды толстолобики, карась китайский, чебачок амурский, солнечный окунь, короткоциклические (горчак дальневосточный, верховка) и сазан, популяции которого поддерживаются за счет прудового рыбоводства. Это благополучные виды, существованию которых даже в таком экологически неблагоприятном районе как Нижний Днепр в ближайшие десятилетия ничто не угрожает.

Подводя итог анализа динамики видового состава проходной и пресноводной ихтиофауны Нижнеднепровской системы, можно сделать следующие выводы.

1. За последние 80–90 лет в Нижнеднепровском бассейне произошло просто обвальное снижение видового разнообразия пресноводных и проходных рыб.

2. Разрушения исторически сложившейся структуры Нижнеднепровского ихтиоценоза связаны не только с уменьшением количества пресноводных и проходных видов рыб, но и появлением в 1960–1970-х годах целой группы адвентивных видов, некоторые из них стали ключевыми промысловыми видами.

3. Главной причиной изменения стало зарегулирование нижнего течения Днепра плотиной Каховского водохранилища. В результате наибольшие изменения ихтиоценоза произошли в 1960-х годах. Этот процесс снижения биоразнообразия продолжается и до сих пор, хотя и происходит более медленными темпами.

ГЛАВА 4. БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ

Несмотря на то, что биологическая структура промысловых видов рыб Нижнеднепровского региона подробно проанализирована еще в 1930–1950-х годах, причем с привлечением достаточного полных количественных данных, оказалось, что сравнительное исследование по динамике популяционных показателей на материалах начала XXI ст. из-за резкого снижения численности большинства видов можно реализовать только для четырех видов: сельди черноморско-азовской, тарани, леща и рыбца. Достаточно массовый материал по этим видам оказалось возможным взять в период нерестового хода, получив серии рыб максимально сопоставимые по срокам сбора с выборками прошлых десятилетий.

4.1. Сельди. По всем проанализированным параметрам (табл. 7): размерным характеристикам, возрастной структуре, скорости роста, упитанности особей и соотношению полов нерестовое стадо днепровской сельди за последние 70 лет претерпело существенные изменения.

Произошло не только укрупнение сельдей (рис. 5), но и изменение диапазона изменчивости размерных показателей, который в 2006–2009 гг. меньше. Средняя длина особей обоих полов оставалась относительно стабильной на протяжении 1926–1941 гг. (Амброз, 1956), и в тот период была 16,1 см при массе тела 88 г. В 1950-х годах на фоне двукратного падения уловов увеличились размеры, средние значения которых по годам, а также в зависимости от места вылова, несколько менялись (Павлов, 1953, 1956). Для нерестового сезона средняя длина тела сельдей колебалась от 17,3 до 23,9 см, составив в среднем за период 21,9 см, а масса варьировала от 77 до 239 г при средней за десятилетие 149 г. В выборке 2006–2009 гг. индивидуальная длина тела менялась в диапазоне от 15 до 31,8 см, в среднем составив $24,8 \pm 0,2$ см, а масса $183 \pm 4,8$ г при индивидуальных колебаниях от 100 до 375 г.

Причиной увеличения размерных показателей, прежде всего, следует считать изменения условий существования, вызвавшие деформацию биологической структуры популяций. Следует, однако, учесть, что А. И. Амброз (1956) не описывает отдельно биологическую структуру пузанка. Весьма вероятно, что он при анализе проходную («сельди») и жилую («пузанки») формы не разделял, а значит, работал со смешанными выборками. Тем не менее, есть причины считать, что материалы, по которым проанализированы размеры, базируются в большей степени на проходной сельди, которая в то время действительно была очень мелкой. Это обстоятельство

Таблица 7. Биологические показатели нерестового стада сельдей за разные периоды исследований

Год	Длина, см	Масса, г	Возраст, годы	♀, %	Упитанность по Фультону	Источник данных
1926	17,1 ± 0,3	–	–	–	–	Амброз, 1956
1929	19,5 ± 0,3	–	–	–	–	Амброз, 1956
1937	18,6 ± 0,4	–	–	–	–	Амброз, 1956
1939	15,3 ± 0,5	–	3,2 ± 0,09	–	–	Амброз, 1956
1940	12,6 ± 0,3	–	–	34,4	–	Амброз, 1956
1941	17,3 ± 0,4	–	–	42,2	–	Амброз, 1956
1951–1953	22,7 ± 0,1	171,2 ± 2,8	2,8 ± 0,03	51,6	1,46	Павлов, 1953
1956	23,3	213	3,2 ± 0,08	59,1	1,68	Павлов, 1964
1957	23,9	178	3,4 ± 0,08	50,7	1,30	Павлов, 1964
1958	23,1	156	3,1 ± 0,06	55,3	1,27	Павлов, 1964
1959	21,4	148	3,0 ± 0,08	51,8	1,51	Павлов, 1964
1960	21,9	113	3,1 ± 0,06	50,5	1,08	Павлов, 1964
2006–2009	24,8 ± 0,2	183 ± 4,8	3,5 ± 0,05	52,7	1,20 ± 0,03	данные авторов

подтверждает построенное А. И. Амброзом распределение особей по числу жаберных тычинок, из которого следует, что более 90 % особей в его выборках составляла проходная сельдь, а на пузанка пришлось не более 10 %. Такая ограниченная представленность пузанка в выборках, очевидно, не могла привести к серьезным искажениям размерных показателей. К этому следует добавить еще и то, что тенденция укрупнения сельдей характерна как для Дуная (Межжерин, Федоренко, 2007), так и бассейна Азовского моря (Межжерин, Федоренко, 2005). Увеличение размеров в днепровском стаде сельди за последние 80 лет подтверждает также и увеличение числа жаберных тычинок на первой дуге (рис. 1), число которых положительно коррелирует с размерами особей (Павлов, 1961)

Увеличение размеров тела может быть вызвано повышением среднего возраста рыб либо интенсификацией ростовых процессов. Имеющиеся данные о среднем возрасте (табл. 7), показывают достоверное его увеличение у рыб, пришедших на нерест в 2006–2009 гг. Однако эти изменения не столь значительны по сравнению с масштабами динамики размерных показателей, а значит, причиной нарастания размеров, прежде всего, является увеличение скорости роста.

Изменения возрастной структуры нерестового стада проходной сельди за анализируемый период обусловлены не только изменением среднего возраста и увеличением представленности четырехгодовиков в 2006–2009 годах, но и уменьшением разнообразия возрастных групп (рис. 6). В выборках А. И. Амброза (1956) и П. И. Павлова (1953, 1964) обязательно были двухгодовики, а старшие возрастные группы были представлены вплоть до семигодовиков. Такой размах возрастной структуры доказывает, что в прошлом, до зарегулирования Днепра, сельдь нерестилась как минимум два раза. В выборках сельдей, пойманных в 2006–2009 гг., встречались особи трех возрастных групп, при этом трехгодовики составили 52 %, четырехгодовики — 46 % и пятигодовики — 2 %. Это доказывает, что сейчас сельди, приходящие на нерест в Днепр, нерестятся в первый раз, а значит, на стадо днепровской сельди промыслом оказывается давление гораздо большее, чем в прошлом.

В нерестовом стаде сельди всегда модальными были трехгодовалые особи, размерные показатели в течение XX столетия имеют четкую тенденцию к увеличению, что свидетельствует о повышении скорости роста. Так, трехгодовалые сельди в

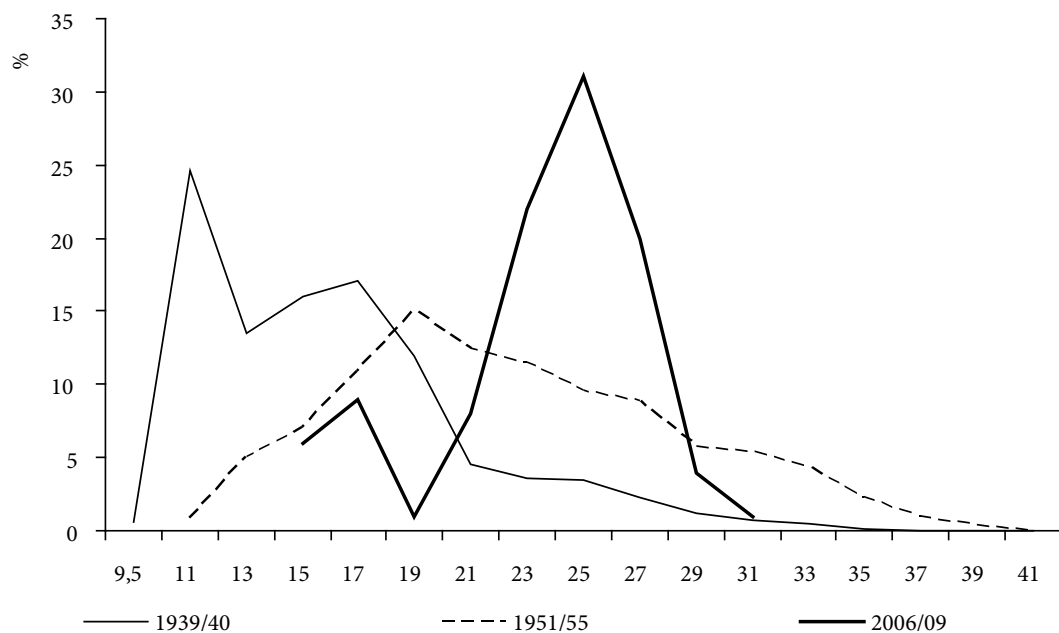


Рис. 5. Распределение сельдей черноморско-азовских и пузанков (%) по длине тела (см) за разные периоды лова: 1939–1940 гг. (Амброз, 1956); 1951–1955 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

1939 г. имели среднюю длину тела 17,5 см, а массу 65,5 г (Амброз, 1956), в 1951–1953 гг. — 23,3 см и 164 г (Павлов, 1953), а в 2006–2009 гг. 23,2 см и 165 г. соответственно. Это значит, что масса тела одновозрастных трехгодовых сельдей по сравнению с 1930-ми годами увеличилась почти в 2,5 раза, причем наибольшие изменения пришлось на период 1930–1950-х годов.

Параллельно увеличению размеров уменьшалась упитанность (табл. 7). В 1950-х годах упитанность по Фультону по сезонам менялась от 1,08 до 1,68 при среднем за десятилетие значении $1,40 \pm 0,06$ (рис. 7).. Причем минимальные показатели отмечены в 1960 г. В 2006–2009 гг. средняя индивидуальная упитанность составила $1,20 \pm 0,03$, что статистически достоверно ниже, чем в 1950-е года.

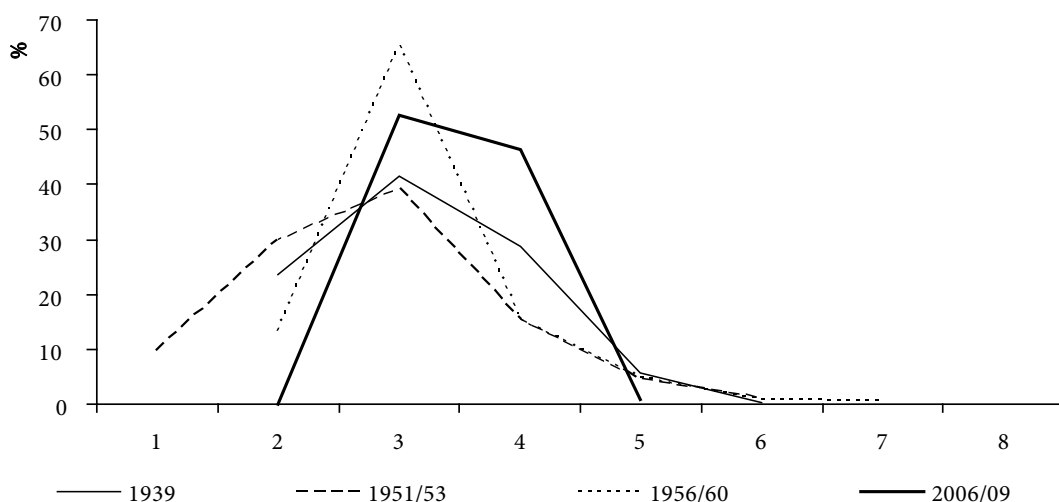


Рис. 6. Распределение сельдей (%) по возрасту (годы) в разные периоды: 1939 г. (Амброз, 1956); 1951–1953 гг. (Павлов, 1953); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

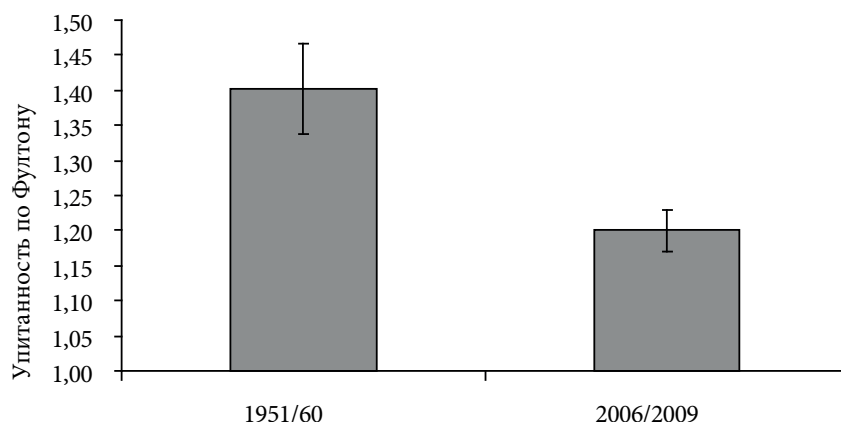


Рис. 7. Изменение средней упитанности сельдей по Фультону по периодам: 1951–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов). Диапазонами проказаны пределы стандартной ошибки.

Тенденция изменения соотношения самок и самцов в нерестовом стаде днепровской проходной сельди за анализируемый период обусловлена увеличением доли особей женского пола и постепенным переходом от численного доминирования самцов к равному представительству двух полов. В конце 1930-х годов самцы составили 61,7 % (табл. 7). В 1950-х годах соотношение полов оказалось практически равным (в том десятилетии доля самцов была 48 %). Близкое к этому соотношение самок и самцов отмечено и в 2006–2009 гг. — доля самцов оказалась равной 47,3 % (рис. 8). Исходя из объемов выборок, использованных для оценки соотношения полов разными авторами, можно утверждать, что различия между стадами сельдей за период 1930–2000-х годов статистически достоверны и определяются увеличением доли самок.

Таким образом, за последние 80–90 лет в биологической структуре днепровской сельди произошли изменения по всем показателям: увеличились размерные параметры и темп роста, возрос средний возраст, в популяциях стали преобладать самки.

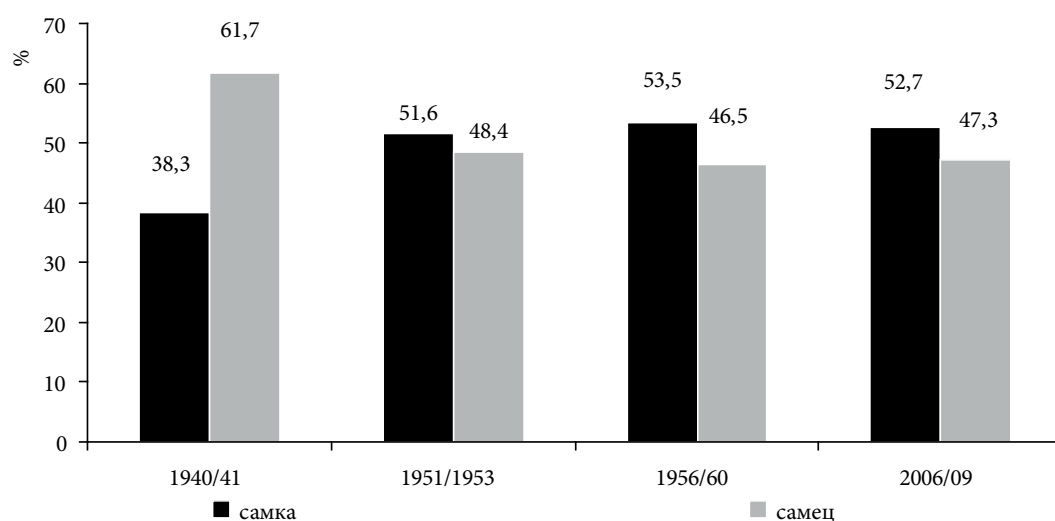


Рис. 8. Соотношение полов в популяциях сельди черноморско-азовской: 1940–1941 гг. (Амброз, 1956); 1951–1953 гг. (Павлов, 1953); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

В то же время, по сравнению с 1950-ми годами существенно уменьшилась упитанность. Поскольку эти процессы происходили на фоне падения численности, то можно предположить, что они связаны с уменьшением плотности популяций, как это установлено, например для популяций горбуши разводимых искусственным путем на заводах (Межжерин, 1990).

Характер изменений биологической структуры на Нижнем Днепре аналогичен картине трансформации биологической структуры популяций этих рыб в Дунае и на Дону (Межжерин, Федоренко, 2007, 2009). Также на фоне падения численности произошло укрупнение особей, приходящих на нерест, что сопровождалось увеличением возраста рыб и нарастанием темпов их роста; соотношение полов сдвинулось в сторону увеличения доли самок. Вероятное объяснение выглядит достаточно парадоксальным: за счет неблагополучия популяции в целом, падения численности вида в регионе и снижения плотности популяций происходит рост относительный успешности отдельных особей. Это обусловлено снижением пищевой «конкуренции» и лучшей трофической обеспеченностью в этих условиях. В подобных экологических ситуациях в популяциях рыб и происходит выравнивание соотношения полов, которое в переуплотненных популяциях проходных рыб обычно сдвинуто в сторону самцов (Межжерин, 1990), как это, очевидно, и имело места в 1930-х гг. XX столетия — до периода зарегулирования Нижнего Днепра плотиной Каховской ГЭС, когда популяции сельди в Днепре были особенно многочисленными.

4.2. Тарань. Представленные в таблице 8 данные по биологической структуре нерестового стада тарани, собранные в разные периоды недавней истории нижнеднепровского ихтиоценоза, дают основание считать, что за это время в биологической структуре популяций тарани также произошли определенные трансформации. При этом характер этих изменений по одним параметрам аналогичен процессам, происшедшим в популяциях сельди, а по другим, имеет свою специфику.

Длина и масса тела тарани за последние 80 лет менялась нелинейно (рис. 9). Максимальные размеры были отмечены в 1938 г. Тогда средняя длина тела составила $22,5 \pm 0,1$ см. В 1946 г. она уменьшилась до $20,5 \pm 0,1$ см, в 1956–1960 гг. этот показатель стал еще меньше — $19,3 \pm 0,4$ см, а в 2006–2009 гг. увеличился до $20,3 \pm 0,2$ см. Данные по массе тела тарани за прежние периоды имеются только для 1956–1960 гг. Тогда она составила в среднем по пяти сезонам $179,8 \pm 7,5$ г, а в 2006–2009 гг. оказалась достоверно меньше $154,5 \pm 4,3$ г. при том, что рыба имела значительно большую длину тела. В результате упитанность по показателю Фультона в 1950-х годах в среднем по сезонам оказалась достоверно выше $2,49 \pm 0,042$, чем в 2006–2009 годах, когда среднее значение этого показателя на индивидуальном уровне составило только $1,92 \pm 0,013$ (рис. 10).

Характер динамики размерных показателей в нерестовом стаде тарани на протяжении последних 50 лет напрямую не обусловлен изменением возраста (рис. 11). Если в 1950-х годах средний возраст тарани составил $3,84 \pm 0,16$ года (3,3–4,7 в зависимости от сезона), то в современной выборке он гораздо меньше $3,5 \pm 0,05$ года и это притом, что длина тела увеличилась. Нынешнее показатели возраста достоверно самые низкие за всю историю исследований, что очевидно, связано с небывалым давлением промысла.

В 1938 г. особи трехгодовалого возраста, которые тогда, как и сейчас, составляли основу нерестового стада, имели длину 20,2 см и массу 166 г. По данным П. Г. Сухойвана (1956) в 1951 году линейные размеры рыб этого возраста составили 17,7 см, а масса была 124 г. По данным П. И. Павлова (1964) в период 1956–1960 гг. средние

линейные размеры тарани трехгодичного возраста были 17,5 см (масса не приведена). По данным 2006–2009 гг. длина тела — 18,9 см, а масса — 130,6 г. Таким образом, за последние 80 лет в популяциях тарани на Нижнем Днепре вначале произошло снижение темпов линейного роста, которое сменилось его увеличением. При этом увеличение скорости роста в последние 50 лет сопровождалось резким замедлением темпов накопления массы тела.

Таблица 8. Биологические показатели нерестового стада тарани за разные периоды исследований

Год	Длина, см	Масса, г	Возраст, годы	♀, %	Упитанность по Фультону	Источник данных
1938	22,5 ± 0,1	–	3,6 ± 0,03	88,0	–	Амброз, 1956
1946	20,5 ± 0,1	–	3,4 ± 0,04	53,3	–	Амброз, 1956
1951	–	–	3,9 ± 0,06	–	–	Сухойван, 1956
1952	–	–	3,3 ± 0,06	–	–	Сухойван, 1956
1956	18,1	158	3,3 ± 0,06	40,3	2,66	Павлов, 1964
1957	20,2	200	4,0 ± 0,06	78,1	2,43	Павлов, 1964
1958	19,8	191	4,3 ± 0,10	75,2	2,46	Павлов, 1964
1959	19,5	181	4,1 ± 0,10	67,2	2,44	Павлов, 1964
1960	18,9	169	4,7 ± 0,08	55	2,50	Павлов, 1964
2006–2009	20,3 ± 0,2	154,5 ± 4,3	3,5 ± 0,05	36,7	1,92 ± 0,013	данные авторов

Соотношение полов в популяции тарани в разные периоды существования нижнеднепровского ихтиоценоза также было неоднозначным. До зарегулирования стока Днепра в нерестовом стаде тарани самки всегда преобладали над самцами (табл. 8). В 1938 г. самки составили 88 %, (объективность этой цифры вызывает определенные сомнения), в 1946 г. на них пришлось 53 % (Амброз, 1956). По данным П. И. Павлова (1964) в 1956–1960 гг. самки также преобладали и в среднем по сезонам составили 63 % рыб нерестового стада. В то же время в 2006–2009 гг. в нерестовом стаде уже преобладали самцы, доля же самок оказалась равной только 36 % (рис. 12). Причиной такого рода характера изменений соотношения полов, ведущему к нарастающему дефициту самок, вероятнее всего, являлись негативные воздействия условий

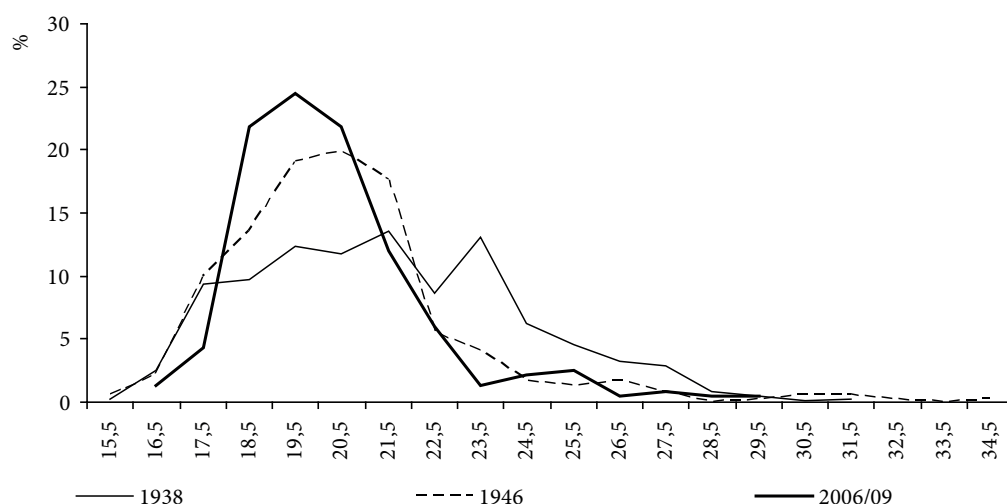


Рис. 9. Распределение тарани (%) по длине (см) тела в разные периоды: 1938, 1946 гг. (Амброз, 1956), 2006–2009 гг. (данные авторов).

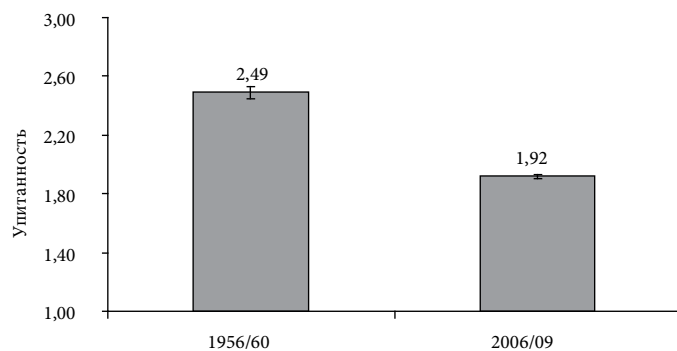


Рис. 10. Изменение средней упитанности тарани по Фультону за последние 50 лет: 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов). Диапазонами показаны пределы стандартной ошибки.

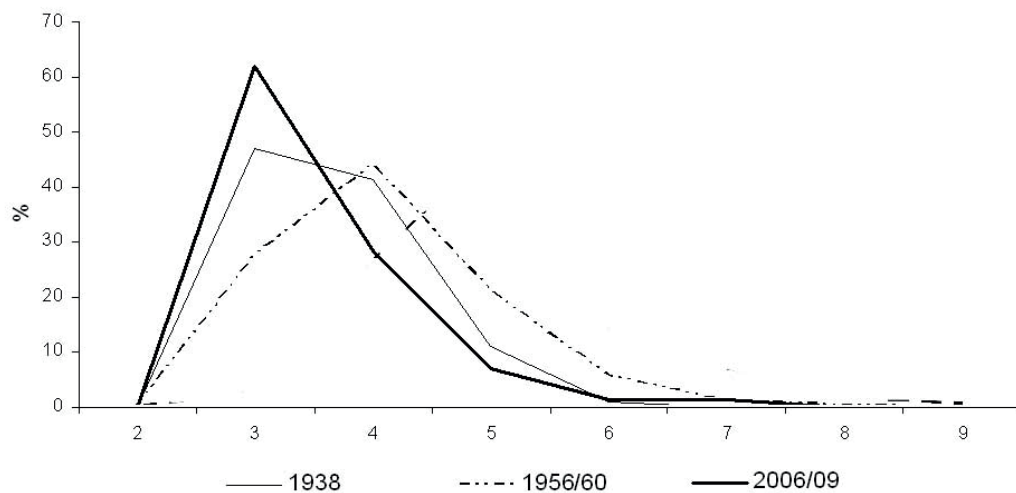


Рис. 11. Распределение тарани (%) по возрасту (годы) в разные периоды: 1938 г. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

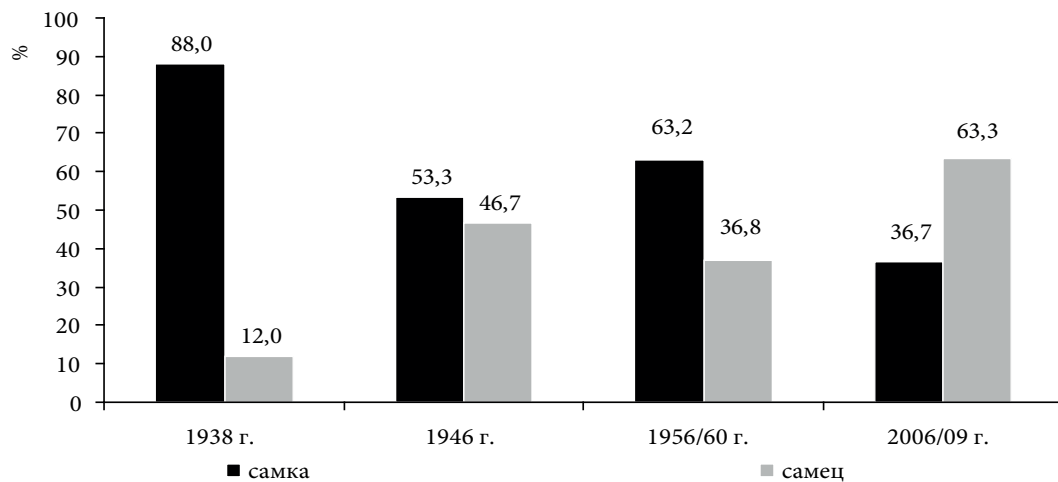


Рис. 12. Соотношение полов в нерестовом стаде тарани: 1938, 1946 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

обитания в период формирования пола у рыб. Можно предположить, что лимитирующим фактором стала низкая трофность Нижнего Днепра.

Таким образом, за 80-летний период в биологической структуре нижнеднепровских популяций тарани произошли направленные и достаточно резкие изменения. За 1950–2000-е годы резко уменьшились темпы накопления массы тела, притом, что длина тела увеличилась. В результате резко снизилась упитанность рыб. Также за последние 80 лет уменьшился средний возраст тарани, составив рекордно низкие значения 3,5 года. Это самый минимальный показатель за всю историю исследований. Соотношение полов стало характеризоваться преобладанием самцов (63,3 %), тогда как в днепровском стаде традиционно доминировали самки. Все это свидетельствует о неблагоприятных условиях обитания популяции тарани Нижнего Днепра, а также ее перепромысле.

4.3. Лещ. При анализе биологических параметров популяций леща становятся очевидными изменения структуры его нерестовых стад. Прежде всего, они связаны с размерно-возрастными показателями (табл. 9), которые менялись неоднозначно (рис. 13).

Таблица 9. Биологические показатели нерестового стада леща в разные периоды исследований

Год	Длина, см	Масса, г	Возраст, годы	♀, %	Упитанность по Фультону	Источник данных
1939	33,6 ± 0,4	922,1	5,8 ± 0,1	48	2,43	Амброз, 1956
1940	33,2 ± 0,4	940,3	–	–	2,57	Амброз, 1956
1941	33,6 ± 0,4	1046,3	–	45	2,76	Амброз, 1956
1956	37,6	1263,0	5,9 ± 0,1	35,8	2,38	Павлов, 1964
1957	37,0	1320,0	6,3 ± 0,1	49,1	2,61	Павлов, 1964
1958	37,4	1263,0	6,5 ± 0,1	46,7	2,41	Павлов, 1964
1959	38,1	1310,0	6,8 ± 0,1	51,9	2,37	Павлов, 1964
1960	35,9	1175,0	6,3 ± 0,1	34,5	2,54	Павлов, 1964
2006–2009	33,6 ± 0,5	857,3 ± 42,8	5,3 ± 0,1	47,3	2,26	данные авторов

Средние размерные параметры рыб в нерестовом стаде на протяжении 1939–1941 гг. составили: длина тела $33,5 \pm 0,13$ см, масса тела $969,6 \pm 38,7$ г, при этом упитанность по Фультону оказалась равной $2,59 \pm 0,10$. Гораздо крупнее были лещи в 1956–1960 гг. Причем, судя по максимальным уловам, достигнутым в те годы, этот период для нижнеднепровского леща был самым благополучным. Длина тела тогда составила $37,2 \pm 0,37$ см, масса $1266 \pm 25,6$ г, упитанность, несмотря на значительные линейные размеры рыб, была достаточно большая — $2,46 \pm 0,05$. Размерно-весовые параметры лещей в стадах 2006–2009 гг. характеризовались следующими показателями: длина тела упала до $33,6 \pm 0,5$ см, что соответствовало уровню 1930-х годов; масса тела снизилась до рекордно низких значений $857,3 \pm 42,8$ г. В результате упитанность леща в 2000-х годах составила только $2,14 \pm 0,02$ (рис. 14). Таким образом, в случае с лещом характер изменений за последние 50 лет подобен тому, что наблюдается у тарани: в начале XXI ст. произошло резкое уменьшение массы тела и упитанности.

Соответственно с динамикой размеров менялась и возрастная структура (табл. 9). Известно (Амброз, 1956), что в 1937 г. средний возраст лещей был $5,3 \pm 0,1$ года, в 1938 г. — $5,5 \pm 0,1$, в 1939 г. — $5,8 \pm 0,1$, в 1956–1960 гг. возраст был существенно выше — $6,4 \pm 0,1$ (Павлов, 1964). Во время проведения полевых исследований был

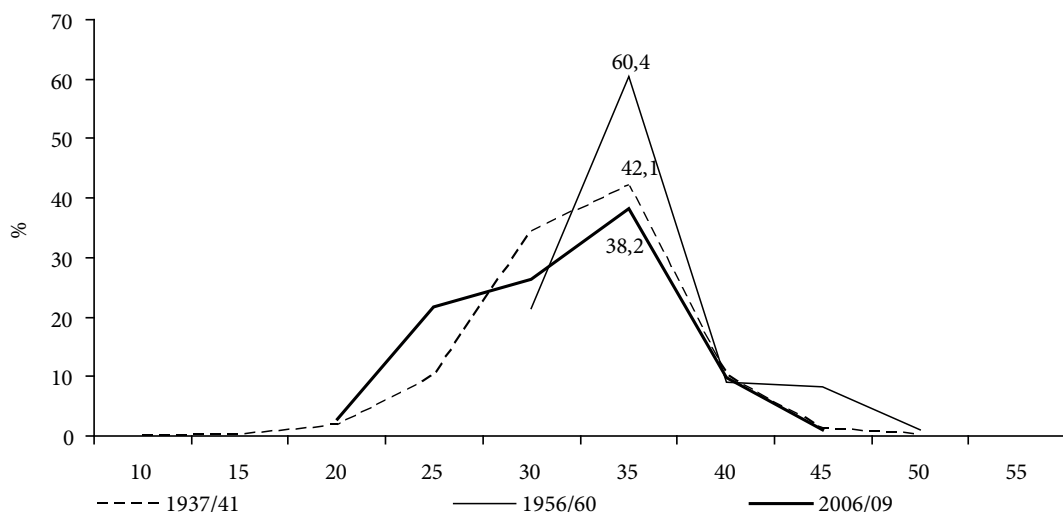


Рис. 13. Распределение лещей по длине тела (см) в разные периоды: 1937–1941 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

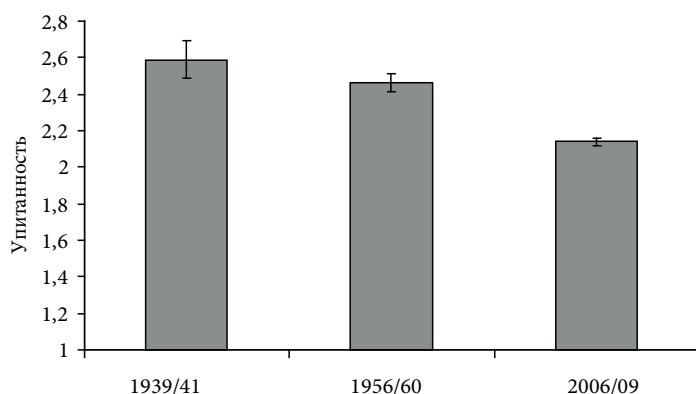


Рис. 14. Изменение средней упитанности леща по периодам: 1937–1941 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов). Диапазонами показаны пределы стандартной ошибки.

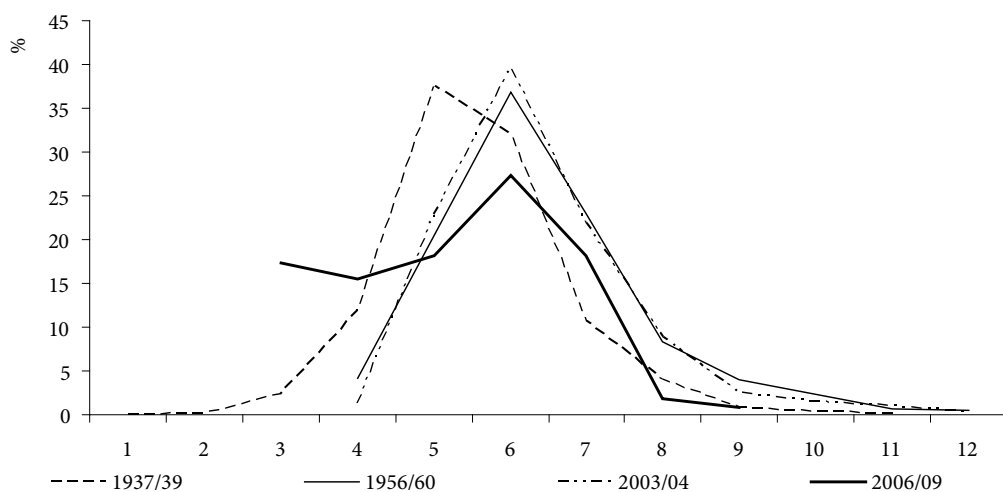


Рис. 15. Распределение лещей (%) по возрасту (годы) в разные периоды: 1937–1939 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

отмечен предельно низкий средний возраст этих рыб $5,3 \pm 0,1$. Уменьшение доли старшевозрастных особей в популяции леща в начале XXI ст. (рис. 15) связано с резким омоложением стада леща и высокой представленностью поколений, впервые вступающих в нерест, что является признаком чрезмерного использования запасов этого вида.

Что касается половой структуры, то особых изменений в соотношении полов в нерестовом стаде леща проследить не удалось — самцы всегда несколько преобладали над самками (рис. 16). Эта тенденция сохранилась и в первом десятилетии XXI ст.

Таким образом, из вышеизложенного следует, что на протяжении XX ст. произошли следующие изменения в биологической структуре популяций леща. Лещ измельчал, стал в среднем моложе и менее упитанным, что указывает на перепромысел и неблагоприятные условия нагула.

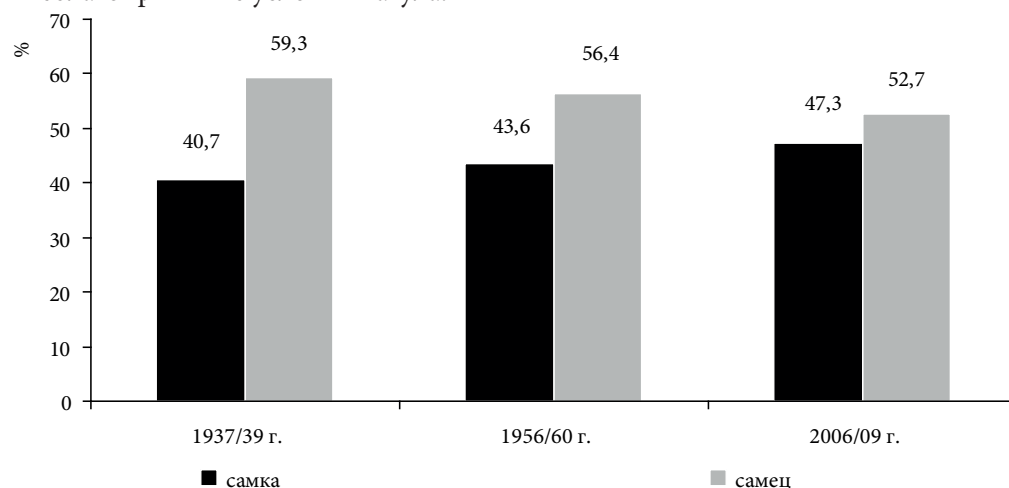


Рис. 16. Соотношение полов в нерестовом стаде леща в разные периоды: 1937–1939 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

4.4. Рыбец. В нерестовом стаде рыба также наблюдаются изменения ряда параметров биологической структуры (табл. 10). В 1930-х годах средняя длина тела днепровского рыбца была $22,3 \pm 0,8$ см, а масса — $219,5 \pm 36,4$ г, упитанность соответственно по Фультону оказалась равной $1,94 \pm 0,17$. В 1956–1960 гг. средние по сезону показатели длины рыб колебались от 22,7 до 24,8 см, в среднем, составив $23,4 \pm 0,4$ см. Средняя масса тела колебалась по сезонам от 227 до 319 г, в среднем за период составив $256,4 \pm 17,6$ г. При этом упитанность оставалась на уровне 1930-х годов $2,0 \pm 0,04$. Отсутствие существенных различий в темпах роста за этот период подтверждает анализ трехгодовиков, которые в 1939–1941 гг. имели длину тела 19,3 см и массу 133 г, а в 1956–1960 гг. были в среднем 20,8 см и имели массу 167 г. В выборках 2006–2009 годов средняя длина тела составила $24,0 \pm 0,6$ см, а масса оказалась $232,6 \pm 13,3$. Эти показатели статистически не отличались от показателей предыдущего периода. Тем не менее, упитанность рыбца за это время резко упала и составила по Фультону $1,69 \pm 0,04$.

В выборке исследованных рыбцов, пойманных в 2006–2009 гг., средний возраст рыб был $4,0 \pm 0,2$ (рис. 16), при этом встречались возрастные группы от 3 до 7-годовиков, что в целом отвечает значениям предыдущего периода.

Изменение соотношения самок и самцов в нерестовом стаде рыбца за период исследования заключается в переходе от незначительного доминирования самцов к некоторому преобладанию самок (рис. 17).

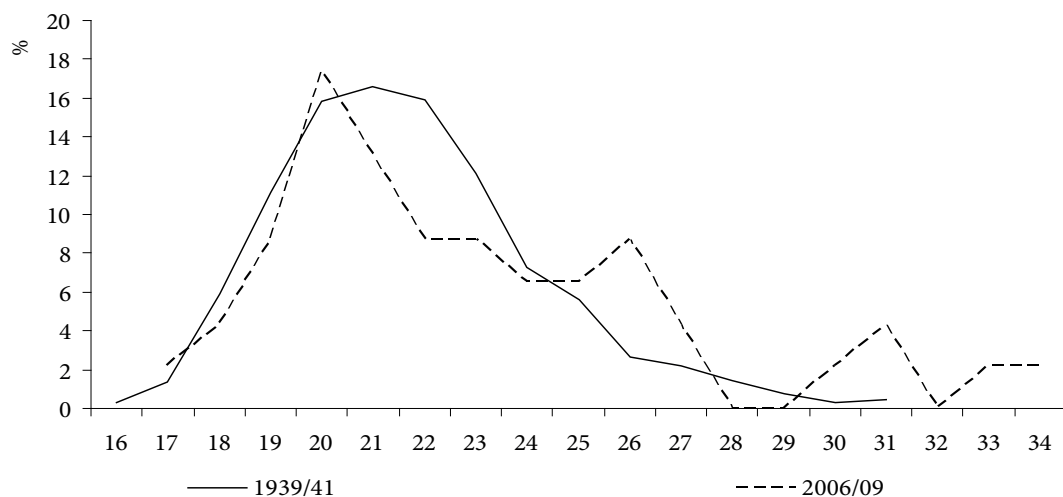


Рис. 17. Распределение особей рыбака (%) по длине тела (см) в разные периоды: 1939–1941 гг. (Амброз, 1956); 2006–2009 гг. (данные авторов).

Таблица 10. Биологические показатели нерестового стада рыбака за разные периоды исследований

Год	Длина, см	Масса, г	Возраст, годы	♀, %	Упитанность по Фультону	Источник данных
1938	$20,9 \pm 0,1$	$173,3 \pm 2,6$	$5,0 \pm 0,08$	27,7	1,90	Амброз, 1956
1940	$22,6 \pm 0,06$	$193,7 \pm 2,4$	–	62,9	1,68	Амброз, 1956
1941	$23,5 \pm 0,06$	$291,4 \pm 5,2$	–	52,2	2,25	Амброз, 1956
1946	–	–	$3,6 \pm 0,07$	40,1	–	Амброз, 1956
1956	22,9	234	$3,3 \pm 0,05$	44,6	1,95	Павлов, 1964
1957	23,4	270	$3,5 \pm 0,06$	48,0	2,11	Павлов, 1964
1958	23,0	232	$3,9 \pm 0,08$	54,2	1,91	Павлов, 1964
1959	22,7	227	$3,6 \pm 0,07$	47,0	1,94	Павлов, 1964
1960	24,8	319	$4,4 \pm 0,07$	58,2	2,09	Павлов, 1964
2006–2009	$24,0 \pm 0,6$	$232,6 \pm 13,3$	$4,0 \pm 0,2$	43,5	$1,69 \pm 0,04$	данные авторов

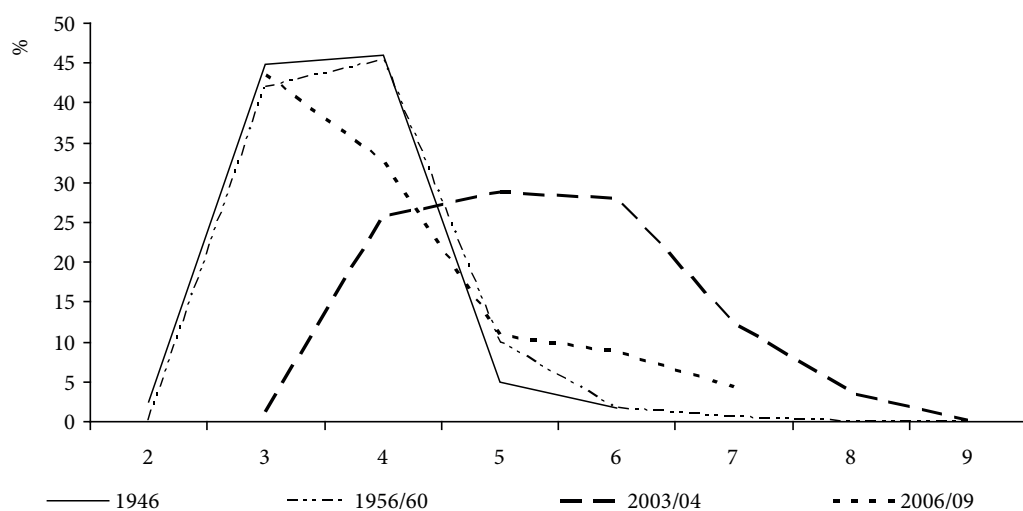


Рис. 18. Возрастная структура популяций рыбака (по годам): 1946 г. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

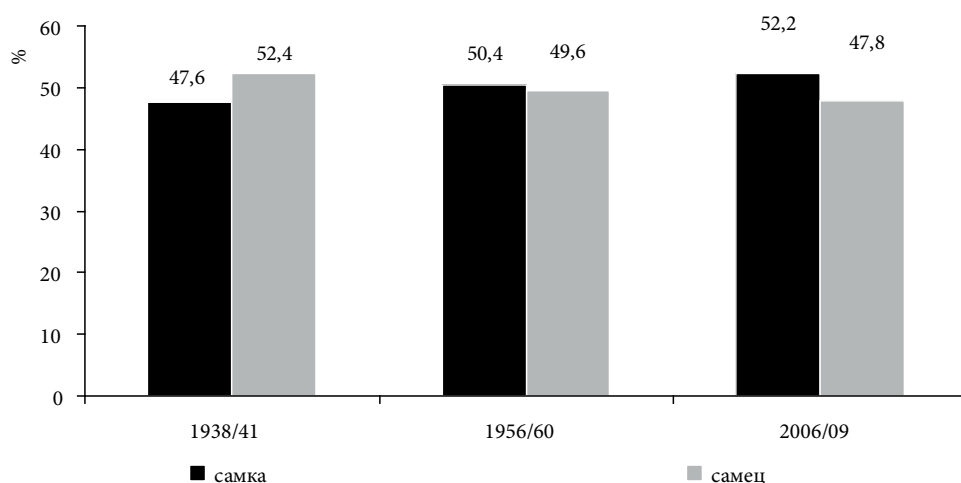


Рис. 19. Соотношение полов в нерестовых стадах рыба: 1938–1941 гг. (Амброз, 1956); 1956–1960 гг. (Павлов, 1964); 2006–2009 гг. (данные авторов).

Таким образом, за 80-летний период наблюдений изменения в биологической структуре популяций рыба связаны с отставанием массы тела от длины, что привело к уменьшению упитанности в начале 2000-х годов.

Анализируя общие тенденции изменения структуры нерестовых стад четырех ключевых промысловых видов Нижнеднепровского ихтиоценоза, можно сделать несколько выводов.

1. Прежде всего, следует отметить общую тенденцию отставания роста массы тела при стабильной или возрастающей длине тела рыб. В результате во всех случаях наблюдается уменьшение упитанности, что, вероятно, связано с недостаточностью трофической базы.

2. Что касается возрастной структуры, то всех четырех видов имеет место увеличение вклада младшевозрастных групп и резкое снижение значимости зрелых и старых особей. Можно предполагать, что причиной омоложения является перепромысел.

3. Меняется и соотношение полов, хотя у разных видов тенденция не однозначна. В популяциях сельди нарастает доля самок, у тарани, наоборот, самцов. У леща и рыба четко направленные изменения не выявлены.

ГЛАВА 5. ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ В УЛОВАХ

Соотношение и количество видов в экосистеме является важнейшим показателем биологического разнообразия, причем, как известно (Емельянов, 1999), система тем более разнообразна, чем более выровнено в ней распределение видов и чем менее выраженным является доминирование одного или небольшой группы видов.

В 1930-х годах было 19 промысловых категорий пресноводных и проходных рыб в современном понимании (рис. 20). При этом среднегодовой улов составлял 5151 т. Больше всего добывали тарани, густеры, щуки, сельди и судака. На эти пять категорий приходилось 68,7 %, общей массы пойманных рыб, из них на первые два — вида 32,6 %. При этом проходные рыбы составляли 10,4 %, а хищные (щука, судак, окунь, сом, жерех) — 26,3 % массы всей пойманной рыбы.

Уловы 2001–2014 гг. были почти в 20 раз меньшими по объему и составили в среднем только 270 т в год. Всех проходных и пресноводных рыб, которые в этот

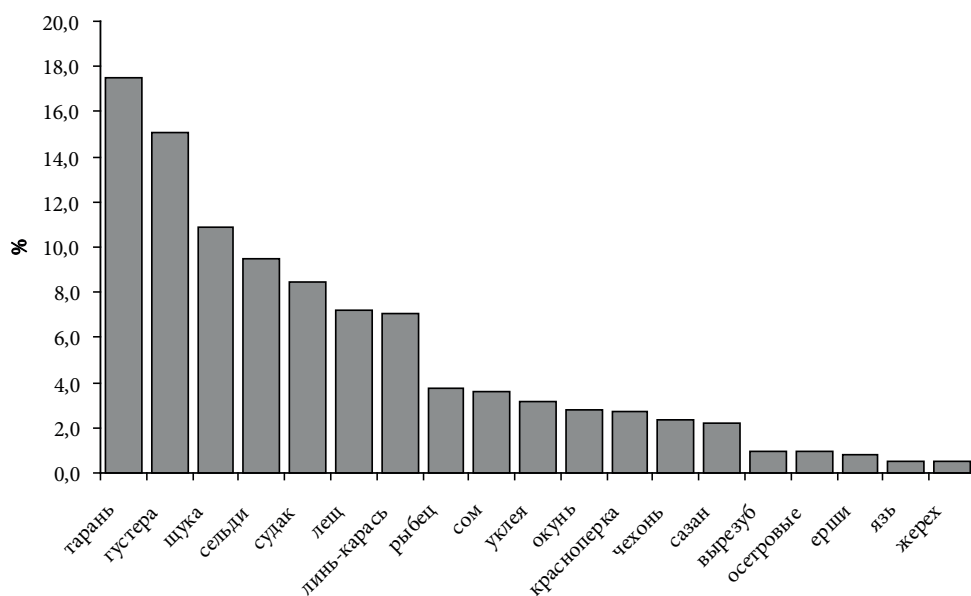


Рис. 20. Представленность (в %) промысловых категорий рыб в уловах в Нижнеднепровской системе в 1930-х годах (Амброз, 1956).

период были объектами промышленного рыболовства, можно классифицировать на 17 промысловых категорий (рис. 21). При этом самыми массовыми были уловы карася китайского, толстолобиков, леща, тарани и густеры. На эти пять видов пришлось 94,3 %, а на первые два инвазионных вида — 58,9 %. Проходные рыбы составили только 0,9 %, а на хищных рыб (окуня, щуку, судака сома и жереха) пришлось только 2,9 %, что на порядок меньше, чем в 1930-х годах. Все это дает основание считать, что структура и разнообразие промысловой части ихтиоцены за 80 лет претерпели существенные изменения. Это касается как видового разнообразия, которое согласно индексу Шеннона уменьшилось с 1,1 до 0,7. Резко упала доля хищных рыб в уловах, а также возрасла доля адвентивных видов. В 2001–2014 гг. на три промысловые категории: карась, толстолобики, белый амур пришлось 59 % пойманной рыбы, тогда как в 1930-х годах инвазионных пресноводных рыб в регионе не было вообще.

Оценки видового состава Нижнеднепровской системы осуществлялась в течение 2003–2006 годов совместно с сотрудниками Херсонской гидробиологической станции. Всего с помощью мальковой волокуши было проведено 47 обловов на 18 участках Нижнеднепровской водной системы: оз. Стеблиевский Лиман (2003–2006 гг.), оз. Белое (2004–2006 гг.), оз. Кардашинский Лиман (2004–2006 гг.), оз. Голубов Лиман (2004–2006 гг.), оз. Алексеевский лиман (2004–2006 гг.), оз. Вчерашнее (2005–2006 гг.), оз. Краснукое (2005–2006 гг.), оз. Лягушка (2004–2006 гг.), залив Збурьевский Кут (2005–2006 гг.), русло Днепра (Чулаковка, Подмостное и другие пункты, 2004 г.), оз. Рвач (2004 г.), оз. Бакай (2003–2004 г.), стационары Станислав (2003 г.), Широкая Балка (2003–2004 гг.), Вербки (2005–2006 гг.) и пос. Геройское, Днепровский лиман (2005–2006 гг.). Было поймано и определено 18 001 особь молоди, выявлено 25 видов рыб. В уловах отсутствовали белуга, севрюга, стерлядь, карась золотой, идентификация гиногенетического вида карася серебряного специально не проводилась. Среди редких для региона видов в уловах следует отметить рыба,

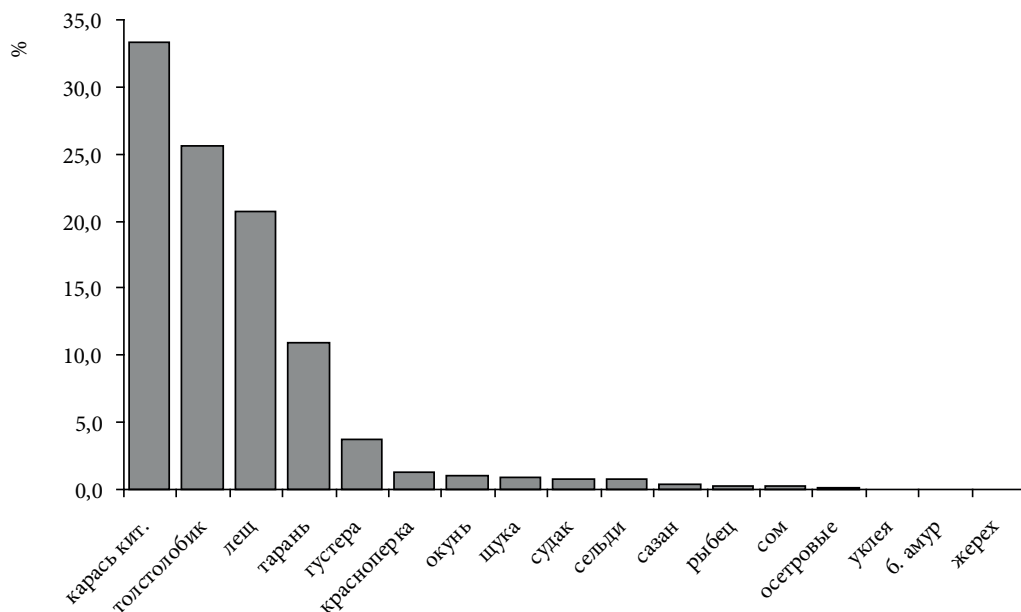


Рис. 21. Представленность (в %) промысловых категорий рыб в уловах в Нижнеднепровской системе в 2001–2014 гг.

линя, осетра русского. Находки последнего не являются следствием естественного нереста, а результатом выпуска мальков Херсонским рыбоводным заводом.

Количество видов рыб в отловах в большей степени зависело от места лова, чем от года, хотя наблюдалась и некоторые изменения по годам. Больше всего видов ловилось в озере Збурьевский Кут — 18–21, на втором месте Кардашинский Лиман от 17 до 19. Достаточно много, 10–12 видов, добывали в озерах Белом, Вчерашнем, Лягушке и русле Днепра. Самое низкое видовое разнообразие отмечено в озере Стеблиевский лиман (6 видов), а также стационарах Александровка, Станислав, Широкая балка (по 5 видов). В остальных местах отмечено умеренное видовое разнообразие от 7 до 9 видов.

Рекордсменом по представленности в уловах оказался горчак (рис. 22), каждая четвертая особь принадлежала к этому виду. На первые по численности шесть видов (горчак, тарань, верховка, карась и красноперка) пришлось 75 %. Доля молодежи промысловых видов рыб составила 55 %, на «сорные» непромысловые виды (горчак, верховка, солнечный окунь, колюшка, чебачок амурский, бобырец, амурский, щиповка обыкновенная) пришлось 45 %. Представленность инвазионных видов (карася китайского, солнечного окуня, чебачка амурского, толстолобов и белого амура) в уловах мальковой волокушей на Нижнем Днепре относительно невысока — 7,1 %. Хищные рыбы составили только 7,6 %.

Сравнение с уловами мальковой волокушей, проводившимися в 1930-х годах (Амброз, 1956), показывает существенные отличия нижнеднепровского ихтиоценоза того времени от современного как по относительной численности видов, так и по видовому составу (рис. 23). В уловах того времени, так же, как и в проводившихся в начале 2000-х, было представлено 25 видов, из которых восемь к настоящему времени в регионе исчезли. Причем, некоторые из них подуст (7,6 % общего улова), елец (6 %), язь (4,8 %) и жерех (0,9 %) были достаточно многочисленными, тогда как чехонь, усач, налим, карась золотой в улове молодежи попадались в незначительном

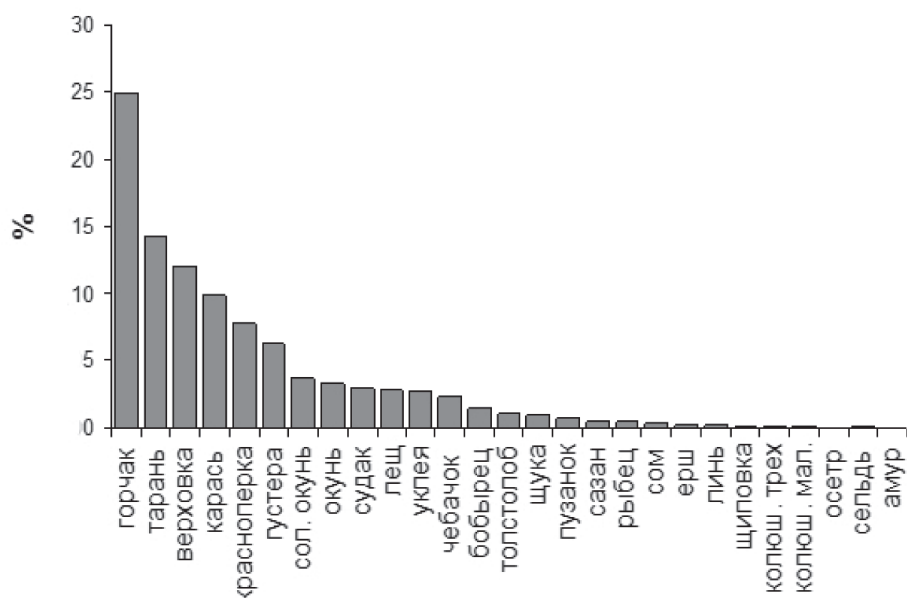


Рис. 22. Представленность (в %) видов рыб в обобщенных уловах мальковой волокушей в озерах Нижнеднепровской системы в 2003–2006 гг.

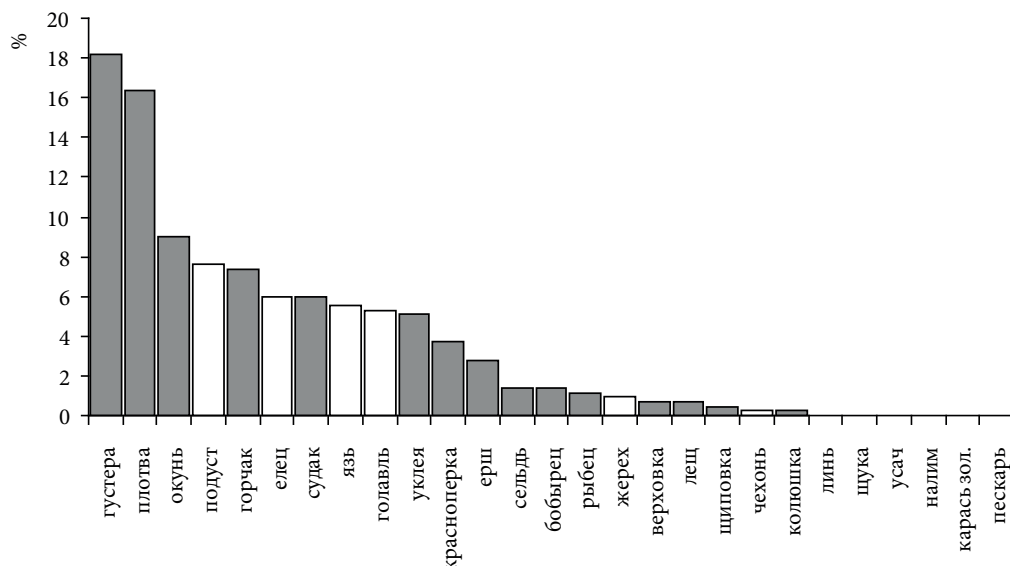


Рис. 23. Представленность (в %) разных видов в обобщенных уловах рыб мальковой волокушей в Нижнеднепровской системе в 1930-х годах (Амброз, 1956). Незаполненные столбики — виды, исчезнувшие на Нижнем Днепре.

количестве. Самой массовой в то время была молодь густеры, затем шли плотва (тарань), окунь, подуст и горчак. Симптоматично то обстоятельство, что на долю промысловых видов тогда приходилось порядка 90 % всей пойманной мелочи, а непромысловые сорные виды (горчак, бобырец, верховка, щиповка, колюшка) составили порядка 10 %. Это означает, что представленность в уловах мелких короткоциклических видов за последние 70–80 лет увеличилась в 4–5 раз, что связано с давлением промысла на популяции долгоциклических видов. Также следует отметить, что доля хищных рыб в уловах мальковой волокушей 1930-х была выше более чем в два раза и составляла 16,2 %.

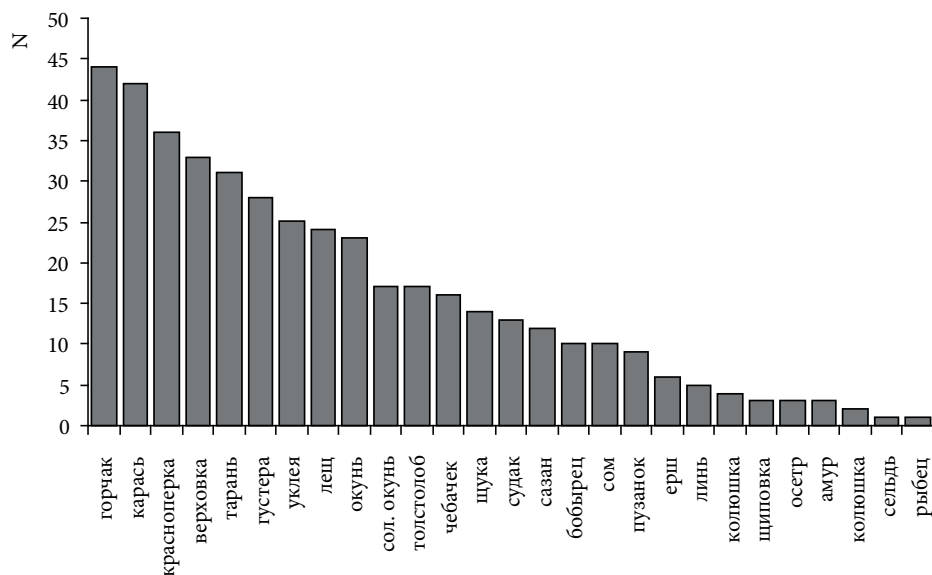


Рис. 24. Количество уловов мальковой волокушей (N), в которых представлен конкретный вид рыб, проведенных в Нижнеднепровских озерах в 2003–2006 гг.

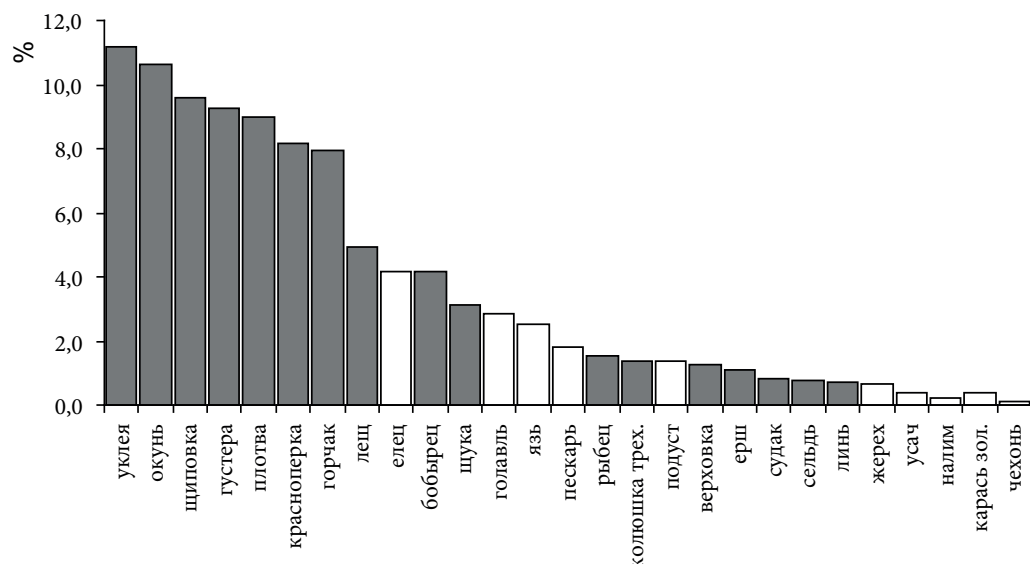


Рис. 25. Частота встреч конкретных видов рыб (в %) в уловах мальковой волокушей, проводившихся в 1930-х годах (Амброз, 1956). Незаполненные столбики — виды, исчезнувшие на Нижнем Днепре.

Что касается встречаемости видов рыб в уловах, то по этому показателю в проведенных в 2003–2006 годах уловах лидирующая шестерка осталась той же (рис. 24), что и по относительной численности, причем чаще всего встречалась «сорная рыба» — мелкие короткоцикличные виды. Чаще всего в мальковую волокушу попадал горчак. Он был представлен в 43 уловах из 48. Кроме того, очень часто попадались карась, краснопёрка, верховка, тарань, густера, укля, лещ и окунь и далее — постепенно без резких падений — остальные виды.

В 1930-х годах представленность рыб в ловах мальковой волокушей была явно иной (рис. 25). Чаще других в уловах попадались укля, окунь, щиповка, густера и плотва. Виды к настоящему времени на Нижнем Днепре исчезнувшие (елец, голавль,

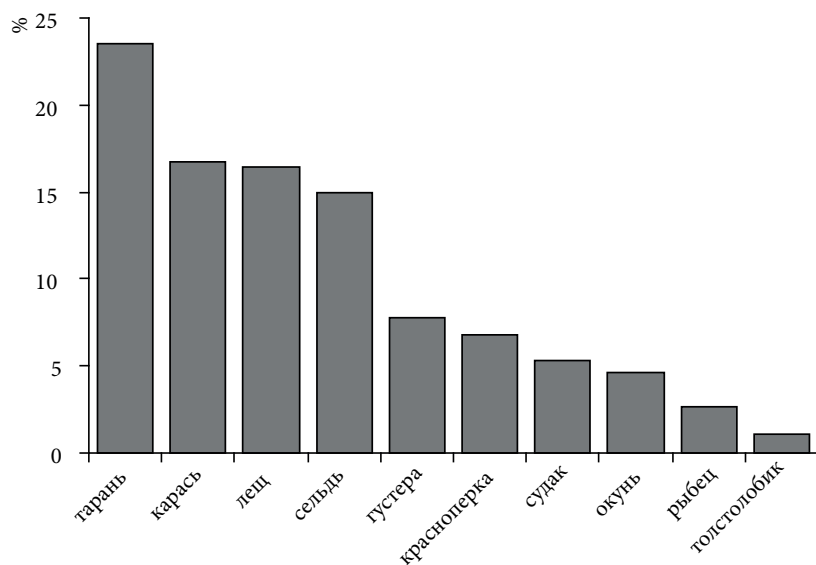


Рис. 26. Представленность (в %) промысловых видов рыб в контрольных ловах 2011–2013 гг.

язь, пескарь, подуст и жерех) тогда были достаточно обычными и, очевидно играли в Нижнеднепровском ихтиоценозе достаточно значимую роль.

За период контрольных промысловых ловов, осуществлявшихся Херсонской рыбинспекцией в 2006–2009 гг., среди 2160 пойманных экземпляров выявлено 10 видов рыб (рис. 26). Самыми массовыми были тарань, карась китайский и лещ. Их доля в общей сложности составила 56,7 %. Следует подчеркнуть, что контрольные ловы проводили избирательно и целенаправленно по определенным объектам, а потому их нельзя считать однозначным отражением относительной численности промысловых видов.

За 80-летний период произошли серьезные изменения в представленности видов в промысловых уловах, так и видовом составе «мелочи», добываемой с помощью мальковой волокуши; изменился видовой состав, уменьшилось разнообразие, существенную часть в уловах стали составлять адвентивные виды. В промысловых уловах на порядок сократилась доля проходных и хищных рыб. К этому следует добавить, еще и резкое увеличение доли мелких короткоциклических видов рыб, что очень хорошо видно в уловах мальковой волокушей.

ГЛАВА 6. АНАЛИЗ СОСТОЯНИЯ ЗАПАСОВ АБОРИГЕННЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ

За последние 80 лет на Нижнем Днестре так или иначе объектами промысла были 28 видов проходных и пресноводных рыб, уловы которых когда-либо учитывались как отдельные категории. Это осетр русский, белуга, севрюга, сельдь азово-черноморская (пузанок), щука, лещ, густера, рыбец, тарань (плотва), вырезуб, жерех, язь, подуст, красноперка, укляя, сазан, толстолобики белый и пестрый, белый амур, чехонь, линь, карась золотой, карась китайский, окунь, судак, ерш обыкновенный, носарь, сом. Эти виды в разные периоды официального промысла сводились в 28 промысловых категорий, из которых 21 условно можно считать основными, поскольку их удельный вес в промысле оказался выше 0,5 % общего улова за все время официального учета (табл. 11). При этом 18 категорий представляют аборигенные виды и только три — адвентивные (толстолобики, белый амур, карась китайский).

Общий вылов проходных и пресноводных рыб промысловых категорий за период с 1931 по 2007 гг. составлял приблизительно 164,32 тыс. т. Самыми продуктивными оказались следующие категории: тарань-плотва (17,6 % общего улова), лещ (16 %), густера (12 %), щука (9,6 %), судак (9,4 %). В настоящее время в промысле из аборигенных видов промысловое значение сохранили лещ и отчасти тарань. Кроме того, весьма существенными были уловы еще 11 промысловых категорий (табл. 12). При этом семь из них: жерех, чехонь, укляя, подуст, вырезуб, ерши, линь-карась (речь идет о карасе золотом) из-за низкой численности или даже исчезновении к началу XXI ст. перестали быть предметами промысла. Кроме того, с 2009 г. перестали добывать осетровых после их внесения в Красную книгу.

Анализ современного состояния ресурсов промысловых видов рыб показывает весьма нерадостную картину (табл. 12). Лещ сохранил свое значение в большей степени, чем другие промысловые рыбы — около 15 % относительно уровня уловов в 1930-х годах, запасы тарани за период 2001–2014 годов следует оценивать на уровне 3,3 %, красноперки — 2,4 %, окуня речного — 1,9 %, густеры — 1,3 % и сельди черноморско-азовской порядка 1,1 % от запасов 1930-х годов. Ресурсы остальных видов рыб оцениваются на уровне ниже 1 %, что означает, более чем 100-кратное падение. Вместе с тем общие уловы сейчас составляют порядка 5,5 % от уловов тех лет. Незначительная компенсация обусловлена промыслом появившихся в регионе относительно недавно инвазионных рыб, толстолобиков и карася китайского.

Таблица 11. Показатели уловов по промысловым категориям и видам в Нижнеднепровском регионе за период с 1931 по 2014 гг.

Вид (категория)	М, т	Σ, т	%
Осетр	21,1	1076	0,7
Белуга	7,1	158	0,1
Севрюга	9,3	149	0,1
Осетровые	27,9	1910	1,2
Сельдь	18	3045	1,9
Пузанок	16,7	2918	1,8
Пузанковые	34,7	5008	3,7
Лещ	320,1	25 655	16
Судак	135,8	15 172	9,4
Сазан	12,3	2095	1,3
Жерех	2,4	362	0,2
Щука	79,8	15 380	9,6
Сом	33,7	4482	2,8
Рыбец	50,6	5149	3,2
Тарань	352	26 398	17,6
Чехонь	65,9	3540	2,3
Густера	88,2	18 794	12,0
Линь-карась	94,3	6196	3,75
Окунь	26,8	4139	2,6
Красноперка	28,7	3939	2,5
Уклея	77,1	5081	3,2
Толстолобики	75,6	2759	1,7
Белый амур	0,9	20	0,01
Карась китайский	161,9	8546	5,3
Вырезуб	43,9	351	0,2
Язь	23,9	8 62,1	0,5
Подуст	0,3	128	0,1
Ерши	79,9	1008	0,6

Показатели уловов: М — средний улов за те годы, когда рыба добывалась; Σ — суммарный улов за все время, % — доля вида (категории) в общем улове за весь период.

6.1. Осетровые. В 1930-х годах уловы трех проходных видов этого семейства учитывались в виде единой промысловой категории «осетровые», что делает невозможным повидовой анализ за весь период. Среднегодовые уловы осетровых в Днепровской системе в среднем по годам составили 15,8 т. Всего же за период с 1931 по 2009 г. поймано 1910 т этих ценнейших рыб, что отвечает 1,2 % всего улова пресноводных и проходных рыб в Нижнеднепровской системе. Уловы осетровых — это один из немногих случаев, когда их максимальный уровень был достигнут не в 1930-х годах, а в первой пятилетке 1950-х годов (рис. 27). В 1953–1954 гг. перед зарегулированием Днепра плотиной Каховской ГЭС были специально осуществлены переловы, так как стало очевидным, что прежней численности осетровых в Днепре уже не будет. После численность и соответственно добыча этой промысловой группы резко пошла на убыль (табл. 13). Если в 1930-х годах получали в среднем по 49,3 т в год, в 1950-х — по 54,7 т, то в 1960-х около 3 т, в 1970-х улов упал до 0,65 т, в 1980-х гг. добыча, благодаря искусственному разведению несколько возросла, составив 2,9 т. В 1990-х показатели добычи этих рыб снова снизилась до 1,1 т в год, а в первые годы двухтысячных до внесения всех видов осетровых в третье издание Красной книги улов их упал до исторического минимума — 0,6 т в год. С 2009 г. промысловый лов осетровых в водах

Таблица 12. Среднегодовые уловы основных промысловых рыб по периодам (т) и их относительные изменения, %

Вид (категория)	1930	1960	1990	2001–2015	1930, %	1960, %	1990, %	2001–2015, %
Осетровые	49,3	1,5	1,1	0,4	100	3,1	2,2	0,8
Сельдь	148,0	15,1	1,8	1,7	100	10,2	1,2	1,1
Пузанок	169,4	18,0	14,8	0,3	100	10,6	8,7	0,2
Лещ	372,5	559,7	173,0	56	100	150,3	46,5	15
Судак	435,7	379,0	3,9	2	100	87,0	0,9	0,5
Сазан	115,0	19,1	1,1	0,95	100	16,6	1,0	0,8
Жерех	25,8	2,5	2,3	0,01	100	9,7	9,0	0,04
Щука	561,9	71,3	2,6	2,6	100	12,7	0,5	0,5
Сом	184,2	22,6	0,1	0,6	100	12,3	0,1	0,3
Толстолобы	–	–	99,8	69,1	–	–	–	–
Белый амур	–	–	0,03	0,1	–	–	–	–
Рыбец	192,2	79,8	8,1	0,7	100	41,5	4,2	0,4
Тарань	897,3	236,8	148,9	29,4	100	26,4	16,6	3,3
Чехонь	120,2	31,3	0,1	0	100	26,0	0,1	0
Густера	778,2	67,6	30,6	10,2	100	8,7	3,9	1,3
Линь-карась	362,3	0	0	0	100	3,3	0	0
Карась китайский	–	9,3	115	90	–	–	–	–
Окунь	144,9	6,7	13,5	2,7	100	4,6	9,3	1,9
Красноперка	140,6	25,8	19,8	3,4	100	18,4	14,1	2,4
Уклея	162,4	9,5	0,9	0,2	100	5,9	0,6	0,1
Язь	27,7	0,5	0	0	100	1,8	0	0
Вырезуб	34,7	0	0	0	100	0	0	0
Ерши	41,0	0	0	0	100	0	0	0
Всего	4963	1547	637	271	100	31,2	12,8	5,5

Украины был, наконец, запрещен. Таким образом, если сравнивать среднегодовые уловы по десятилетиям, то получается, что запасы осетровых на 2010 год составляли около 1,2 % относительно уровня 1930-х годов, а сейчас и того меньше.

Таблица 13. Среднегодовые уловы (т) по десятилетиям основных промысловых видов и категорий осетровых

Вид, категория	Год							
	1931–1950	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
Осетровые	49,3	75,4	33,94	2,95	0,65	2,88	1,06	0,38
Белуга	?	6,67	5,60	1,57	0,07	0,02	0	0
Осетр	?	67,96	17,10	1,38	0,58	2,86	1,06	0,38
Севрюга	?	0,77	11,24	0	0	0	0	0,01

Регрессивный анализ динамики падения уловов показал, что среднегодовое падение за период с 1931 по 2009 гг. составило 0,8 т или 1,6 % по отношению к начальному уровню в 1930-х годах. Даже это простейшее моделирование означает, что за 70 лет такого рода эксплуатации от популяции осетровых Нижнеднепровского бассейна ничего не должно было остаться, что реально и имеет место.

Белуга. Добыча этой рыбы ведется отдельной категорией с начала 1950-х годов. Суммарный улов за период официального промысла составил 158 т, ее доля среди осетровых равна 12,4 %. Самый большой улов зарегистрирован в 1955 г. — 11,4 т. Как промысловый вид потеряла значение уже в 1970-х годах. Тогда среднегодовой вылов

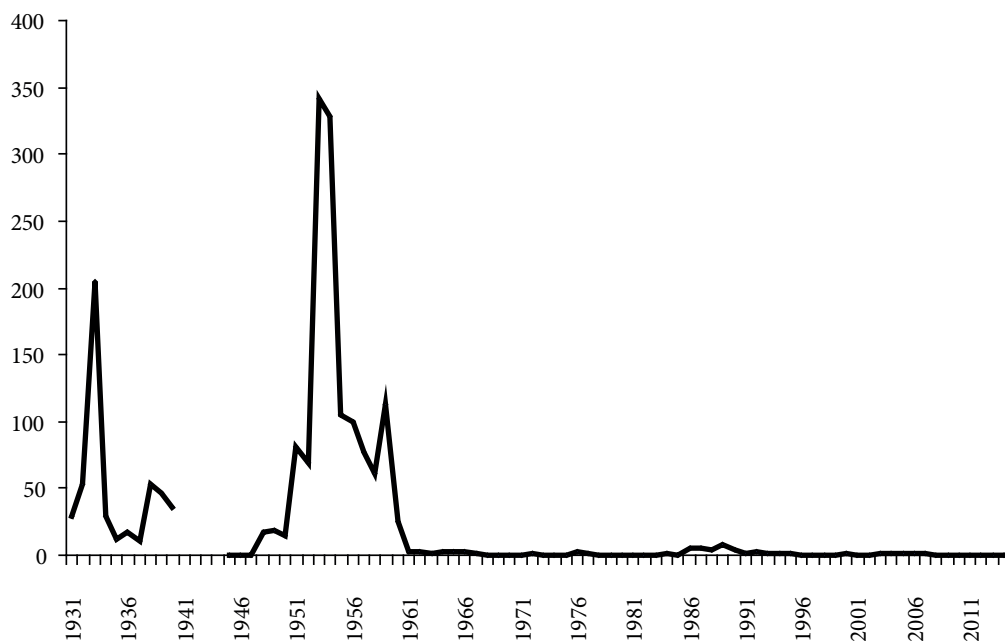


Рис. 27. Динамика уловов осетровых в Нижнеднепровской системе по годам, т.

белуги за десятилетие составил только 0,07 т, то есть менее одной взрослой особи в год. В начале 1990-х годов промысловые поимки белуги не отмечены.

Осетр русский. Самый массовый вид среди осетровых на Днепре. Единственный оставшийся вид семейства, которого с целью искусственного воспроизводства до сих пор ежегодно весной отлавливают в р. Днепр на закидные неводы и аханы под контролем Херсонгосрыбоохраны. Общий улов за период с 1951 по 2009 гг. составил 1076 т, его доля среди осетровых — 78 %. Максимальная добыча была в 1954 г. — 132 т. Начиная с 1960-х годов и по начало XXI ст. уловы колебались от 0,02 до 5 т, при среднегодовом улове 1,3 т. Ресурсы вида крайне подорваны и с каждым годом продолжают таять. Очевидно, в днепровском регионе вид обречен, как, вероятно, и по всему Азово-Черноморью.

Севрюга. Редкая рыба низовий Днепра. Всего за период с 1951 по 2009 гг. было выловлено 149 т. Максимальные уловы зафиксированы в 1957–1958 гг. — 23,52 и 25,77 т. соответственно. Последние 60 лет на Днепре промыслового значения не имеет. Среднегодовой улов за период с 1951 по 2009 гг. — 1,02 т, доля улова среди осетровых 9,6 %.

6.2. Пузанковые сельди. Их уловы отмечают промысловыми категориями «сельдь» и «пузанок», хотя в последние годы эти категории объединяют. До сих пор на Нижнем Днепре остаются постоянным объектом промысла. При этом все, что вылавливают в Нижнем Днепре, считают сельдями, а то, что в Днепровском лимане — пузанками. По годам выловы пузанка или сельди не одинаковы. В одни периоды уловы пузанка превышали поимку сельдей, в другие, наоборот. На пузанка пришлось 44,6 % суммарных уловов, что существенно выше, чем в каком-либо другом регионе Азово-Черноморья. Среднегодовой улов «сельдей» за период с 1931 по 2014 гг. составил 18 т, пузанка — 16,7 т. В общей сложности было поймано 5008 т пузанковых.

Как и для большинства аборигенных рыб Днепровского бассейна, уловы сельдевых начали катастрофически падать после зарегулирования Днепра в конце 1950-х

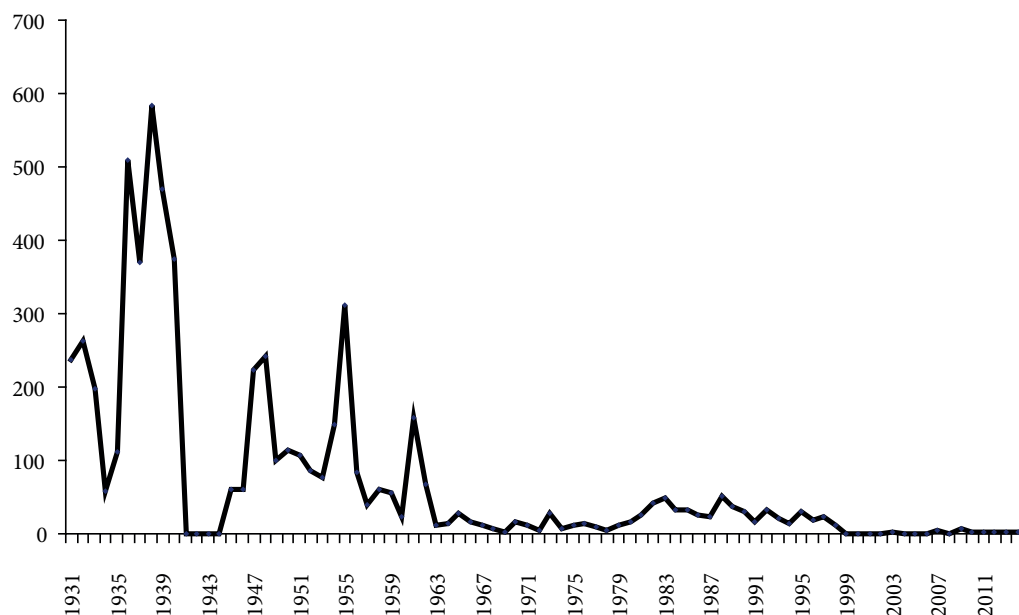


Рис. 28. Динамика уловов пузанковых в Нижнеднепровской системе по годам, т.

годов (табл. 14, рис. 28). Если в 1930-х годах пузанковых добывали около 317 т в год, а в 1950-х гг. — около 100 т, то начиная с 1960-х произошло обвальное падение и в среднем за десятилетие ловили 35 т. Последний значительный вылов пузанковых зафиксирован в 1961 году — 157 т. В 2001–2014 гг. сельдей промыслили порядка 2 т. Это означает, что за 80 лет средние уловы сельдей уменьшились в 150 раз. Если сравнивать по десятилетиям, то можно допустить, что современные запасы этих рыб составляют в самом лучшем случае только 0,5 % прошлых.

Таблица 14. Среднегодовые уловы (т) пузанковых по периодам

Вид, категория	Годы						
	1931–1940	1951–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
Сельдь	147	75	15,1	6,2	13,2	1,8	1,7
Пузанок	169	25	15	5,6	22	14,8	0,3
Всего	317	100	33,1	11,9	35,2	16,6	2,0

6.3. Щука. Обычный промысловый вид низовья Днепра, в прошлом очень многочисленный. Промысел этого вида и сейчас продолжается круглый год, в зимний период уловы незначительны, к середине весны возрастают, затем летом снова падают и повышается к середине осени. Из-за перекрытия Днепра плотиной Каховской ГЭС и сокращений нагульных площадей запасы вида резко уменьшились, в настоящее время они сократились почти в 200 раз (табл. 15; рис. 29).

Таблица 15. Среднегодовые уловы (т) щуки по периодам

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2015
511,98	609,04	152,05	71,29	77,31	30,75	2,55	2,59

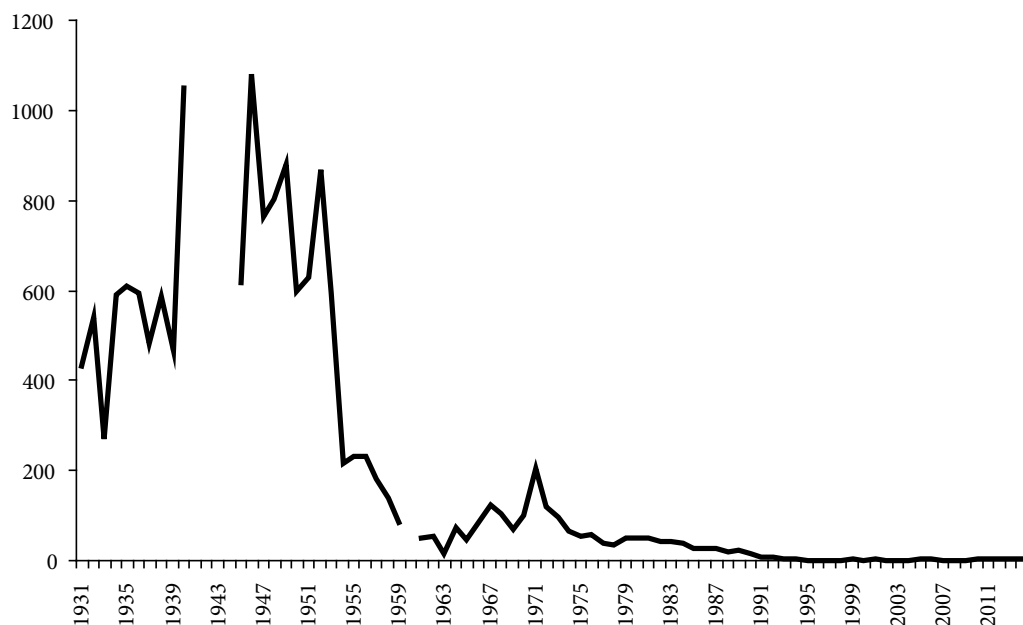


Рис. 29. Динамика улова щуки на Нижнеднепровской системе по годам, т.

Основным местом вылова щуки был Нижний Днепр. В акватории Днепровско-Бугского лимана уловы незначительны. В 1930-х годах в Нижнем Днепре уловы щуки достигали 86,94 %, на Днепровско-Бугский лиман приходилось 6,99 %, а на низовья Южного Буга — 6,07 % общего улова (Амброз, 1956). Среднегодовые уловы щуки в Днепровской системе в среднем за период 1931 по 2014 гг. составили 79,8 т. Всего же за период с 1931 по 2014 г. было поймано 15 380 т щуки, что соответствует 9,6 % от всей пойманной рыбы. Максимальный улов щуки зарегистрирован в 1946 г. — 1078 т.

В 1931–40 гг. добывали в среднем 512 т в год, а в 1951/55 гг. — 609 т. Сразу после зарегулирования Днепра уловы щуки упали до 152 т, в последующем продолжали падать. С 2001 по 2014 гг. среднегодовой вылов составил 2,6 т (табл. 15). В последнее время щука в нерестовый период на контрольные невода попадает в основном небольших размеров до 0,8 м. Очевидно, что ресурсы этого вида уменьшились более чем в 200 раз по сравнению с уровнем 1930-х годов.

6.4. Лещ. Одна из самых массовых промысловых рыб Днепровско-Бугской устьевой области. Максимальный уровень уловов леща был достигнут не в 1930-х годах, а в первой пятилетке 1950-х. За последние десятилетия уловы леща резко упали, хотя и в меньшей степени, чем других аборигенных видов (табл. 16) и сейчас составляют около 16 % от уровня 1930-х годов.

Таблица 16. Среднегодовые уловы леща по десятилетиям, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
369,34	589,26	734,46	505,14	185,29	255,8	173,02	55,97

Всего за период с 1931 по 2009 гг. было поймано 25 655 т леща, среднегодовой улов составил 320 т, что отвечает 16 % общего улова пресноводных и проходных рыб



Рис. 30. Динамика улова леща в Нижнеднепровской системе по годам, т.

Нижнеднепровской системы в этот период времени. Максимальный зарегистрированный вылов леща в объеме 970 т имел место в 1954 г. (рис. 30).

В 1930-х годах улов леща был 369 т в год, в 1950-х возрос до 662 т, после зарегулирования Днепра в 1960-х уловы оставались значительными на уровне 505 т. За период 1970-х годов средний вылов леща упал до 185,3 т, в 1980-х уловы возросли до 255,8 т, а в 1990-е характеризуются падением до 173 т. В начале XXI ст. среднегодовой улов составил 56 т в год, что отвечает 15 % уловов 1930-х гг. XX столетия или только 8,5 % максимального уровня, наблюдавшегося в 1950-х годах.

6.5. Густера. Промысловая рыба, распространенная во всей Днепровско-Бугской устьевой области. Массовый вылов густеры имел место, как в низовьях Днепра, так и в самом Днепровско-Бугском лимане. Эта рыба традиционно считается одним из самых многочисленных промысловых видов региона. Среднегодовая добыча за период 1931 по 2014 г. составила 88 т. Всего же поймано 18 794 т, что составляет 12 % всех пресноводных и проходных рыб. Следует отметить, что, кроме собственно густеры, в эту промысловую категорию в 1930-х годах записывали синца и белоглазку, а также, возможно, молодого леща. Сейчас молодь леща записывают в эту категорию однозначно. Поэтому официальную статистику уловов этого вида, особенно за последние десятилетия, следует считать завышенной.

За период официального промысла на протяжении XX столетия уловы этого вида равномерно снижались (табл. 17, рис. 31). Так, в период нативного состояния экосистем Нижнеднепровской системы в 1930-х годах XX столетия среднегодовой улов густеры составлял 723 т, причем 83 % уловов приходилось на Днепр, в конце 1940-х годов уловы густеры составляли 800–1200 т. В 1950-х годах перед зарегулированием низовий Днепра в среднем добывали по 578,3 т густеры в год, сразу после зарегулирования уловы упали до 78,7 т, в 1970-х они составили 63,5 т, в 1990-х — 30,6 т, в 2001–2014 гг. — всего 12,3 т. Таким образом, уловы этого вида рыб в начале XXI столетия по сравнению с уловами 1930-х годов уменьшились в 60,2 раза.

Таблица 17. Среднегодовые уловы густеры по десятилетиям, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
723,52	578,34	78,73	67,58	63,53	65,11	30,58	10,24

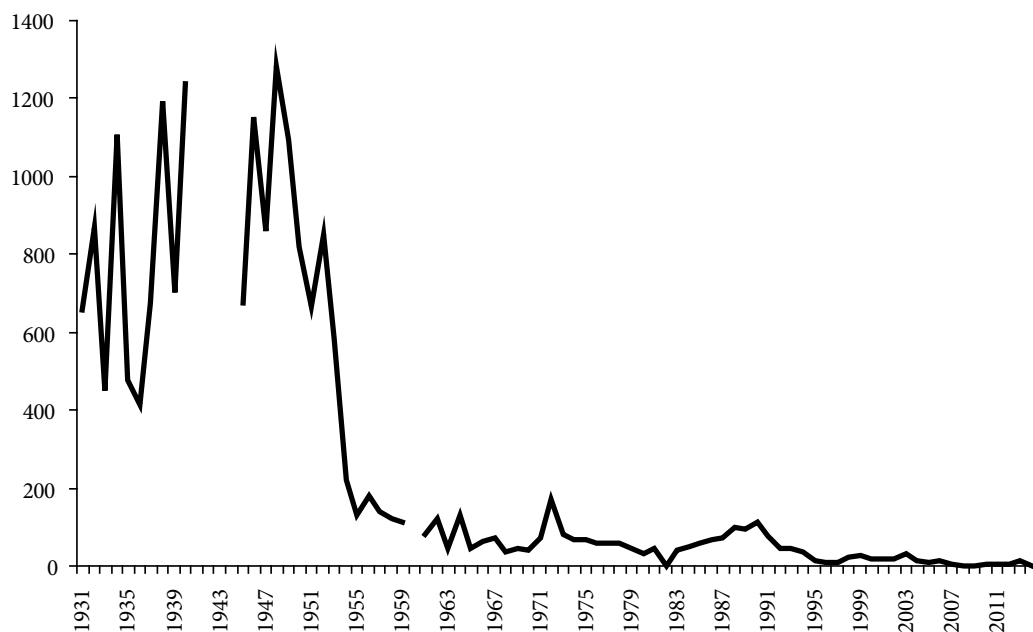


Рис. 31. Динамика улова густеры в Нижнеднепровской системе по годам, т.

6. 6. Тарань. Одна из самых массовых промысловых пресноводных рыб не только Днепро-Бужья, но и Украины. В 1930-е годы промысловики в низовьях Днепра четко разделяли мелкую жилую плотву и массовую полупроходную тарань, нагуливавшуюся в лиманах. Поэтому до середины 1950-х годов плотву и тарань учитывали отдельно, но после зарегулирования Днепра и нарушения нерестового хода тарани два подвида в промысле начали смешивать, и на Нижнем Днепре все вместе стали называть таранью.

Уловы тарани, как и большинства рыб Днепровской системы, за долгосрочный период начали снижаться сразу же после зарегулирования Днепра в конце 1950-х годов (табл. 18).

Таблица 18. Среднегодовые уловы тарани по десятилетиям, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–1990	2001–2014
770	779,5	435,5	234,6	148,9	227,3	148,9	29,4

Основной вылов тарани до конца 1970-х приходился на Нижний Днепр, а начиная с 1980-х годов и по настоящее время основным местом добычи этой рыбы является Днепровско-Бугский лиман. Среднегодовая добыча тарани за период 1931 по 2014 гг. составила 352 т. Всего же за период с 1931 по 2009 г. было поймано 22 6398 т тарани, что отвечает 17,6 % всей добытой в регионе пресноводной и проходной рыбе.

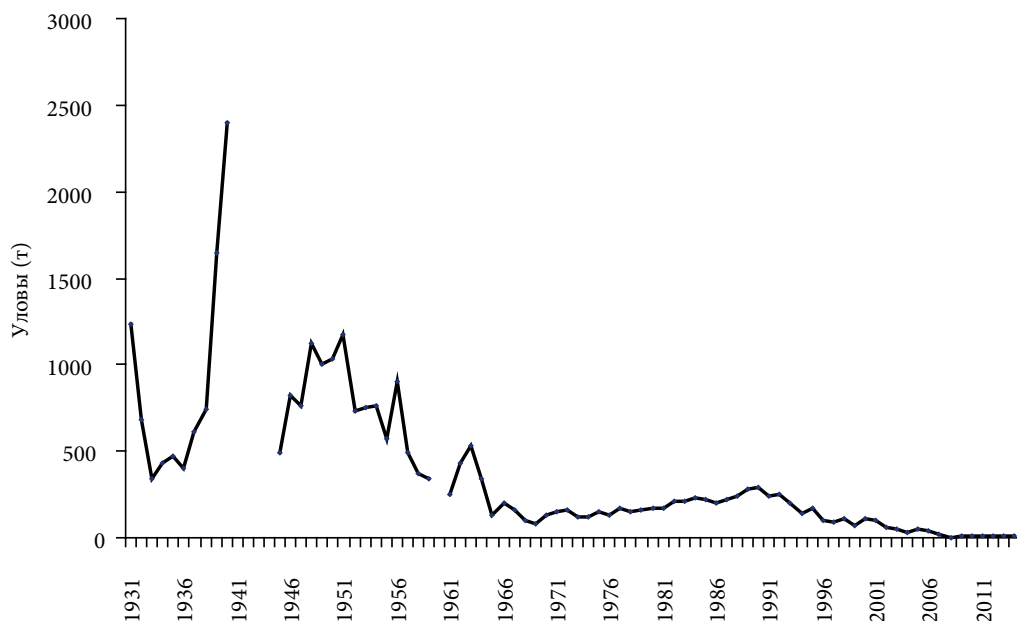


Рис. 32. Динамика улова тарани в Нижнеднепровской системе по годам, т.

На рис. 32 четко прослеживается постепенное падение уловов тарани, перемежающиеся с небольшими подъемами. Так, в 1930-х годах наблюдаются сильные колебания уловов в разные года от 341 т (1933 г.) до 1711 т (1940 г.). Тем не менее, уловы оставались высокими и составили в среднем 770 т год. После постройки Каховской ГЭС на Днестре добыча тарани стали стремительно уменьшаться, что продолжается вплоть до настоящего времени. В 1950-х годах ее промысел составил 607 т или 78,8 % довоенных уловов, в 1970-х вылов снизился до 235 т, или 38,5 % уловов 1930-х гг. В 1980-х уловы тарани несколько возросли и составляли 227 т, в 1990-х они резко снизился до 149 т. В начале XXI века вылов тарани в Днепро-вской системе еще более уменьшился и составляет ежегодно 29,4 т или 3,3 % уровня уловов 1930-х годов.

6.7. Рыбец. Традиционно важная промысловая рыба Нижнего Днестра. В довоенный период в зависимости от года занимал 6–14-е место в общем улове рыб в низовьях Днестра и 9–18-е место в улове всей Днепро-вско-Бугской устьевой области. Уловы этих рыб распределялись следующим образом: в Днестре — 53,08 %, в Днепро-вско-Бугском лимане — 46,47 % и в Южном Буге — 0,45 %. (Амброз, 1956). Известно, что осенью 1924 г. в предустьевом пространстве Днестра неводом выловлено около 12 тыс. пудов рыбы, 75 % которой составлял рыбец (Павлов, 1964). В Днестре наибольший промысловый улов в 1931–1939 гг. получали на участках Кизий Мыс, Карантинный остров, Голая Пристань, Казачьи Лагерь (Амброз, 1956). В те времена в период нерестового хода рыбец также являлся важным объектом любительского рыболовства, проводившегося в основном на «рыбцовых греблях». Со временем стало ясно, что они служат местом нереста, и их начали использовать для стимулирования воспроизводства.

Вылов рыба с 1931 по 2014 г. составил 5149 т, при среднегодовой добыче 50,6 т или 3,2 % выловленной массы промысловых рыб. В 1931–1940 гг. добыча была 186 т в год. Максимальный улов достигнут в 1940 г. — 528 т. За период 1951–1955 гг. улов снизился до 137 т в год. После зарегулирования в 1956–1960 гг. добыча рыба про-

должает падать, опустившись до 102 т. В 1961–1970 гг. средние уловы рыба опустившись до 79 т в год. Продолжилось падение уловов и в дальнейшем (табл. 19, рис. 33), опустившись в первом десятилетии XXI ст., ниже одной тонны в год.

Таблица 19. Среднегодовые уловы рыба по десятилетиям, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
186	137,5	102,1	79	52,5	40	8,1	0,72

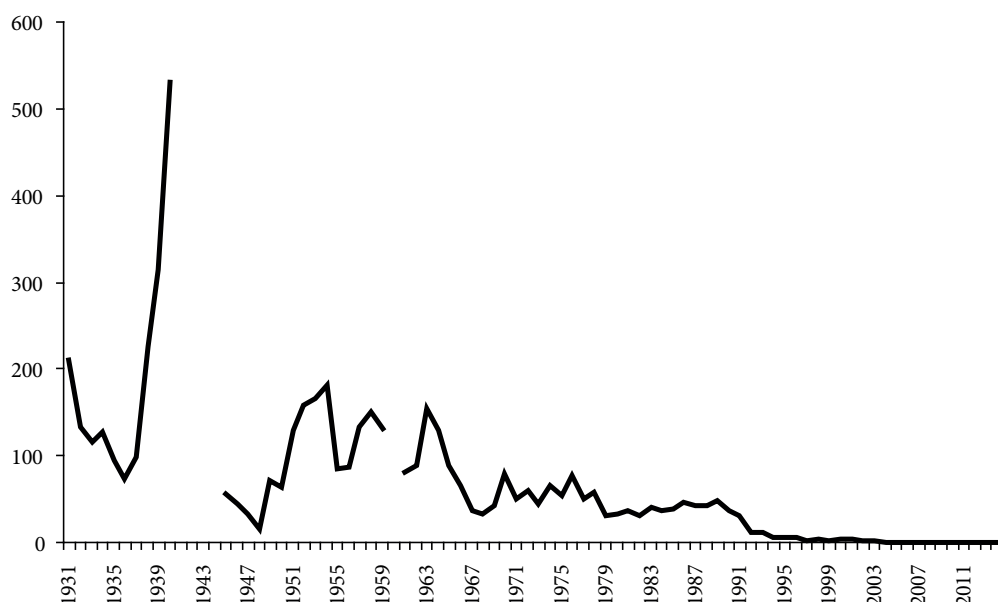


Рис. 33. Динамика улова рыба в Нижнеднепровской системе по годам, т.

Снижение уловов продолжалось до настоящего времени, поэтому уловы рыба в XXI ст. стали катастрофически низки — 0,7 т в год. Таким образом, добыча в начала XXI столетия по сравнению с уловами 1930-х годов упала почти в 170 раз и сейчас составляет 0,6 % уровня прошлых лет.

6.8. Жерех. На Нижнем Днепре в прошлом обычный вид. Общий вылов жереха с 1931 по 2014 гг. составил 362 т, среднегодовая добыча — 2,4 т, что составляет 0,2 % общей массы выловленных промысловых рыб. Улов жереха в Нижнеднепровской системе в 1930-е годы был на уровне 26 т. Как и другие реофильные рыбы, жерех после зарегулирования оказался в угнетенном состоянии (табл. 20).

Таблица 20. Среднегодовые уловы жереха по десятилетиям, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2009
25,75	51,75	27,44	2,5	1,1	4,5	2,32	0,02

Максимальный улов жереха зафиксирован в 1954 г. — 65,6 т. Следует отметить, что массовым в уловах жерех не был и не занимал в них лидирующего места. В 1930-е годы его уловы колебались от 48 т (1931 г.) до 12,3 т (1938 г.). Резкое снижение уловов жереха началось со середины 1960-х годов, среднегодовой вылов уже тогда составлял

0,5 т. В период 1981–1990 гг. среднегодовые уловы немного увеличились до 4,5 т, а с начала XXI ст. добыча жереха зафиксирована не каждый год и в среднем составляют 20 кг, или 0,08 % довоенных уловов. На сегодняшний день жереха можно считать видом, исчезнувшим в водоемах Нижнего Днепра.

6.9. Сом. Промысловая рыба, которая находилась в регионе в значительном количестве и всегда присутствовала в уловах. Традиционно значительные уловы зарегистрированы в 1930-х годах, максимальный улов составил 308 т и зарегистрирован в 1934 г. Общий вылов сома в период с 1931 по 2014 гг. равен 4482 т, среднегодовая добыча — 33,7 т. Доля сома в общих уловах достаточно весома и составляет 2,4 % общей массы выловленных промысловых рыб. Максимальный зарегистрированный улов сома зафиксирован в 1934 г., тогда вылов составил 308,5 т.

За период официального промысла на протяжении XX столетия уловы сома постепенно снижались (табл. 21).

Таблица 21. Среднегодовые уловы сома по десятилетиям, т

Периоды, годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
178,5	80,7	23,4	22,6	5,2	2,6	0,13	0,62

Динамика уловов сома носит неравномерный характер и в целом имеет явно негативный характер (рис. 34). Особенно резко упала добыча сома после зарегулирования Нижнего Днепра. Если в 1930-х гг. улов составил 178,5 т в год, то сразу после постройки Каховской ГЭС в 1955–1956 гг. он упал до 23,4 т, что отвечает 13,1 % уловов предыдущих лет. Далее прослеживается неуклонное падение уловов, которое началось с 1970-х годов. В то время промысел сома уже не превышал 10 т в год, а в 1990-х он скатился до одной тонны, причем официальный вылов отмечался не каждый год. В начале XXI века среднегодовой вылов сома, по сути, остался на прежнем уровне, составив 0,62 т, что составляет 0,3 % уровня уловов 1930-х годов.

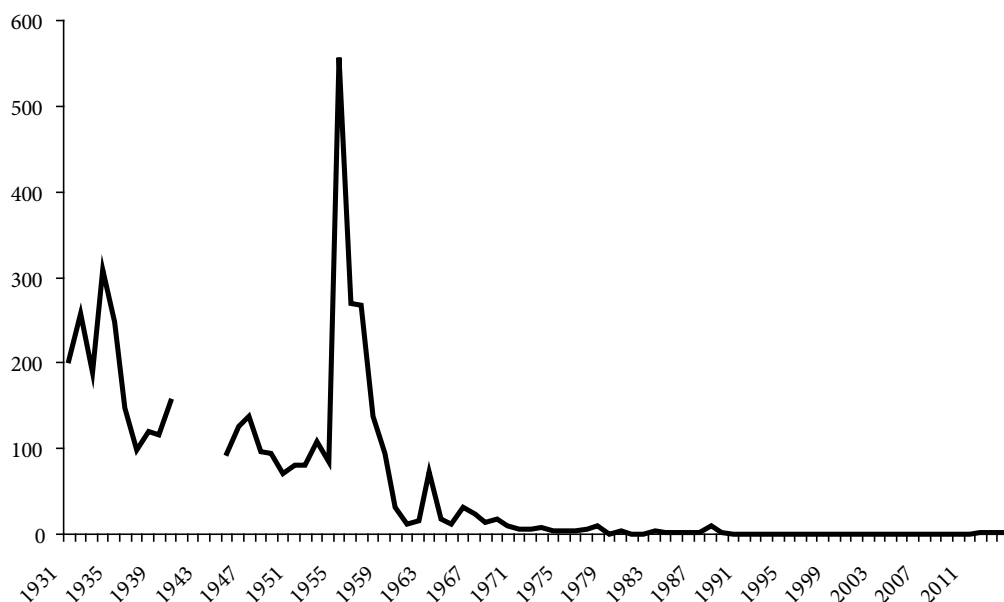


Рис. 34. Динамика улова сома в Нижнеднепровской системе по годам, т.

6.10. Судак. Этот вид является одним из самых ценных объектов промысла Днепро-провско-Бугской устьевой области. А. И. Амброз (1956) отмечал, что наибольшие уловы судака отмечены в Днепро-Бугском лимане в районе Станислава (11,29 %), в районах Васильевки (9,4 %) и Александровки (8,22%). Уловы судака сильно меняются по годам как до зарегулирования р. Днепр, так и после, но при этом с 1960-х годов прослеживается явная тенденции к их уменьшению.

Среднегодовая добыча судака за период 1931 по 2014 гг. достигает 135,8 т. Всего же за этот период было поймано 15 172 т, что отвечает 9,4 % рыб анализируемых категорий. Уловы этой рыбы, начиная с 1930-х и до конца 1960-х гг. в среднем были около 400 т в год. Далее произошел резкий обвал уловов до 55 т, который продолжается вплоть до настоящего времени (рис. 35). По данным за 2001–2014 гг. среднегодовой вылов судака составляет 2,2 т.

Максимальный улов судака зафиксирован в 1964 г. — 853,7 т. В 1930-х годах среднегодовой вылов составил 417 т, а в последние годы до зарегулирования 1951–1955 гг. — 566 т (табл. 22). Начиная с 1965 года, наблюдается резкое уменьшение уловов судака, хотя в 1976 г. имел место подъем до 122 т, с последующим резким падением. Средний ежегодный вылов в современный период не превышает 2 т в год, что более чем в 200 раз меньше по сравнению с 1930-ми годами.

Таблица 22. Среднегодовые уловы судака по периодам, т

Годы							
1931–1940	1951–1955	1956–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2014
417,6	566,16	278,45	340,19	55,78	28,3	3,87	2,02

Подводя итог анализу уловов аборигенных видов рыб в Нижнеднепровской системе, можно отметить, что самыми массовыми и наиболее ценными промысловыми видами Нижнеднепровского бассейна в период нативного ихтиоценоза были осетровые (осетр русский, белуга), пузанковые, щука, лещ, густера, тарань, рыбец, линь, ка-



Рис. 35. Динамика улова судака в Нижнеднепровской системе по годам, т.

рась золотой, сом, чехонь и судак. Эти виды занимали лидирующие места по объему добычи и до зарегулирования всегда присутствовали в уловах. После перекрытия Нижнего Днестра плотиной Каховской ГЭС уловы этих видов начали сокращаться, а некоторые (жерех, чехонь, линь, карась золотой) и вовсе перестали попадаться в уловах. Добыча леща упала более чем в 6 раз, тарани более чем в 30 раз, а таких промысловых рыб как осетровые, пузанковые, щука, сом, судак и рыбец в несколько сотен раз. Таким образом, деформация Нижнеднепровского ихтиоценоза связана не только с исчезновением более половины аборигенных видов, но и резким падением численности популяций сохранившихся промысловых видов.

ГЛАВА 7. ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ УЛОВОВ

7.1. Объемы уловов. Уловы пресноводных и проходных рыб за исследуемый период в Днепровско-Бутской системе с 1931 по 2014 гг. согласно официальным данным составили порядка 164 тыс. т. Если разбить время исследований днепровского ихтиоценоза за последние 80–90 лет на восемь периодов, то получается, что за исключением 1970-х годов, когда в уловах стали существенную роль играть инвазионные виды, происходило их постоянное снижение (рис. 36). Если принять уловы 1930-х годов за 100 %, то с 1946 по 1955 гг., еще до зарегулирования Нижнего Днепра, было добыто 91 % относительно уровня предыдущего периода (рис. 37). Причинами небольшого снижения стали два обстоятельства: создание плотины Днепрогэса, положившей начало зарегулированию Днепра, и послевоенная неурядица. Сразу же после зарегулирования Днепра в 1956–1960 гг. произошло самое значительное падение уловов — было добыто только 47 % уровня 1930-х годов. Главной причиной такого снижения, безусловно, стало то обстоятельство, что добычу рыбы в части Днепра, занятой Каховским водохранилищем, перестали регистрировать как уловы в Дне-

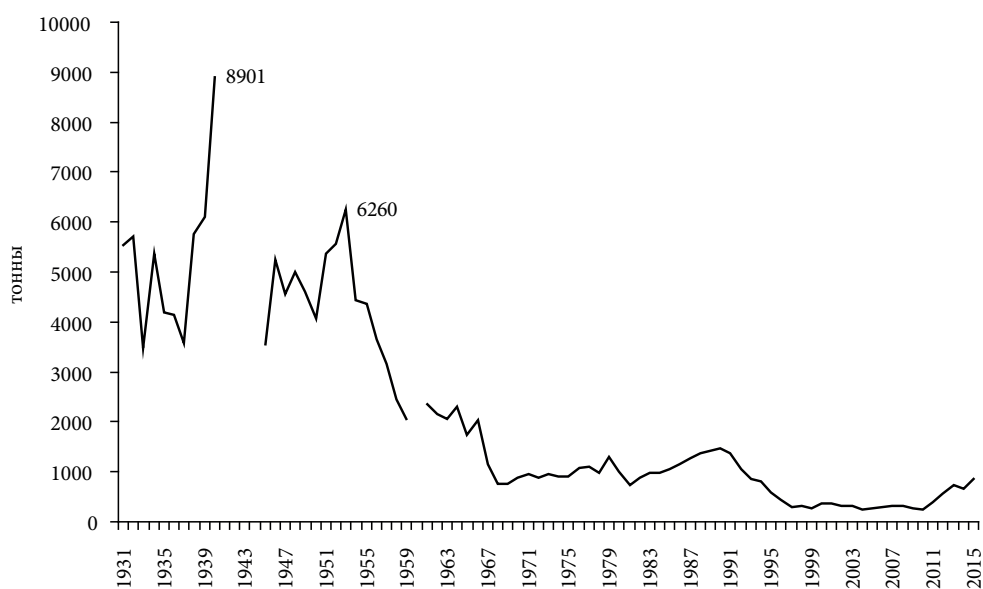


Рис. 36. Динамика суммарных уловов проходных и пресноводных рыб в Нижнеднепровской системе по годам.

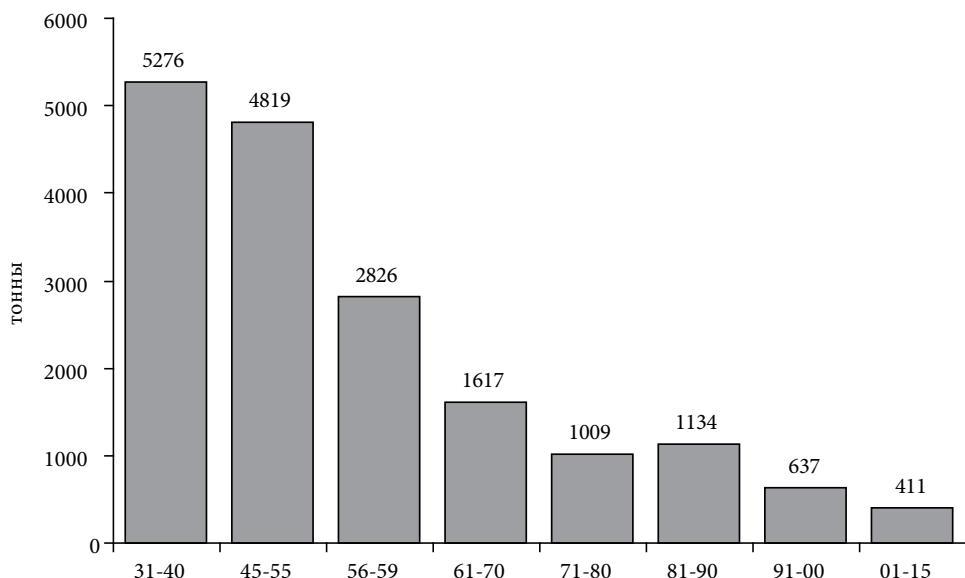


Рис. 37. Средние по периодам уловы проходных и пресноводных рыб в Нижнеднепровском бассейне.

провско-Бугской эстуарной системе. Кроме того, факторами депрессии послужили переловы 1954–1955-х годов, в первую очередь приведшие к депрессии проходных рыб, а также вымирание реофильных видов. В 1960-х годах снижение уловов продолжилось, главным фактором его обусловившим стало ухудшение условий нереста, а именно: уничтожение поймы и вызванное этим сокращение площади нерестилищ. В результате уловы того времени составили только 31 % прежнего уровня. В 1970–1980-х они уменьшились до 19–21 % у уровня 1930-х годов. В 1990-х годах, несмотря на совершенствование методов и орудий лова, произошло резкое падение. Как следствие средние за этот период уловы составили 12 %, а в 2001–2015 гг. они достигли рекордно низкого уровня 5 %. Причиной такого явного падения уже стали более отдаленные последствия зарегулирования, которые привели к падению биологической продуктивности экосистем, дальнейшему сокращению площади нерестилищ, уменьшению трофической базы молоди рыб.

7.2. Структура уловов. Даже при первичном анализе имеющихся данных становится очевидным, что все большее место в уловах занимают инвазионные виды. Причем эта благополучность чужеродных рыб — не следствие успешной трофической конкуренции с местными рыбами, а прежде всего результат изменений условий обитания. Известно, что интродуцированные рыбы растительноядного комплекса толстолобики и белый амур потребляют фитопланктон и макрофиты соответственно, а поскольку и та, и другая группа кормов относится к резервным ресурсам природных водоемов Нижнего Днестра, то считается, что они не могут влиять на кормовую базу местных рыб. Именно на первый взгляд очевидное отсутствие конкурентных отношений и явилось одним из ключевых обстоятельств, обусловившим массовое зарыбление Нижнеднепровской системы растительноядными (Артюжик и др., 2001).

Зарыбление природных водоемов низовья Днестра белым и пестрым толстолобиками и их гибридами, началось в начале 1970-х, а первый официальный лов толстолобов в объеме 0,2 т датируется 1974 г. Вначале зарыбление водоемов Низовья Днестра проводили сеголетней, а затем двухлетней молодью растительноядных рыб

(Артющик и др., 2001), причем выпуски по годам были крайне неравномерны, что и обусловило перепады уловов. В первые годы добыча толстолобиков была незначительной и колебалась от 0,1 т (1980 г.) до 27,4 т (1985–1986 гг.). Максимальные уловы пришлось на конец 1980-х — начало 1990-х годов, самый большой улов этих рыб был в 1989 г., тогда было поймано 380 т. Со середины 1990-х уловы уменьшились в десятки раз (рис. 38), а в начале 2000-х снова возросли, что связано с интенсификацией искусственного воспроизводства. За весь период промысла толстолобиков было поймано 2759 т, что в среднем составляет 75,6 тонн в год и 1,7 % общего промысла.

Таблица 23. Средние уловы адвентивных промысловых рыб по десятилетиям, т

Категория	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2015
Толстолобы	–	0,2	90	100	95
Карась	36	340	277	115	180

Вылов белого амура с 1978 по 2016 гг. был невелик и не превысил за все время 7,9 т (максимум в 1983 г.). При этом среднегодовые уловы этой рыбы составляли 0,6 т, что равняется 0,8 % уловов всех растительноядных рыб.

Китайский карась в днепровских водохранилищах, а позже в низовьях Днепра появился в конце 1960-х годов (Демченко, 1981) и практически сразу же стал массовой рыбой. В результате общая добыча в Нижнеднепровском бассейне за все время составила 8546 т, что соответствует среднегодовому вылову 161,9 т, вклад этого вида в нижнеднепровские уловы составил 5,3 %. Самые значительные уловы этого вида карасей пришлось на 1970-е (рис. 38). При этом нет оснований считать, что он как конкурент вытеснил золотого карася, поскольку последний из уловов выпал еще в первой половине 1960-х. На сегодня, несмотря на снижение уловов, карась китайский занимает лидирующее место в нижнеднепровских уловах и промышляется повсеместно во всех водоемах Нижнеднепровского бассейна.

Общий улов адвентивных рыб, начиная с 1977, когда начался полноценный промысел толстолобиков, по 2015 гг., составил 28 281 т, при этом адвентивные виды дали 11 577 т, это составляет 41 %, в общем улове всех промысловых рыб за этот период.

Если сопоставить суммарные уловы аборигенных и адвентивных видов, то ситуация выглядит следующим образом (табл. 24). В 1960-х годах, самом начале акклиматизационных мероприятий, на инвазионные виды пришлось только 2 %. В 1970-х, когда стали добывать толстолобиков и резко увеличилась численность карася китайского, они уже составили 33 %. Эта пропорция сохранялась до 1990-х включительно, но в 2001–2015 гг. инвазионные виды однозначно превзошли по уловам аборигенов, на них пришлось 67 % пойманной в регионе рыбы. Следует отметить, что преобладание чужеродных видов в уловах в первые десятилетия XXI ст. не связано со взрывообразным увеличением их численности и соответственно резким ростом их добычи, а, прежде всего, катастрофическим падением добычи аборигенных видов.

Таблица 24. Среднегодовые уловы аборигенных и адвентивных видов по десятилетиям, т

Категория	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2000–2015
Аборигенные	1547	689	764	422	136
Адвентивные	36	340	368	215	275

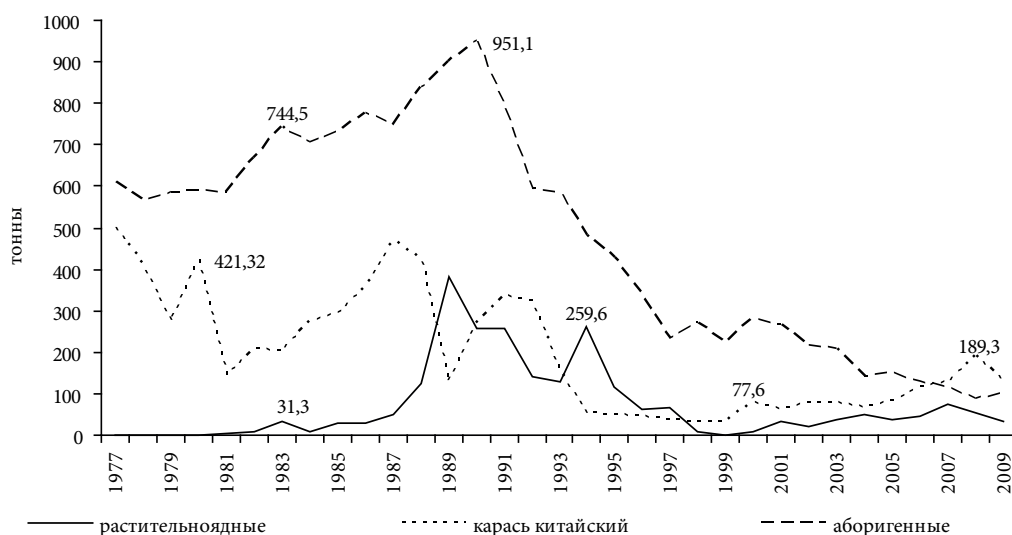


Рис. 38. Динамика уловов карася китайского и растительной рыбы на фоне вылова аборигенных видов по годам.

Изменения структуры уловов коснулись не только соотношения аборигенных и адвентивных видов, но и доли различных экологических групп, выделяемых по характеру нереста (проходных, пресноводных), питания (хищные, бентосоядные и планктоноядные), а также по отношению к течению (реофильные и лимнофильные).

Уловы и соответственно запасы проходных и пресноводных рыб, хотя и резко упали за последние 80–90 лет, но в разной степени. Если в 1930-х годах уловы проходных составляли порядка 5 % общих уловов проходных и пресноводных, то в 2001–2015 гг. их доля не превысила 1 %. Непосредственное снижение объемов уловов по среднедесятилетним значениям для проходных рыб составило в 47 раз, а пресноводных — только 12 (табл. 25). Причин этому несколько, но главными следует считать две. Первая — из-за зарегулирования течения Нижнего Днепра в первую очередь пострадал нерест проходных рыб. В настоящее время в этом регионе, конкретно в Днепро-Бугском лимане могут размножаться только пузанковые сельди, причем в очень ограниченном количестве, осетровые полностью перестали воспроизводиться естественным путем. Вторая причина — в состав пресноводных рыб попала группа адвентивных видов. Если исключить толстолобиков и карася китайского, то получается, что количество уловов пресноводных рыб упало в 35 раз, что несколько меньше, чем для проходных рыб.

К хищным промысловым пресноводным рыбам на Нижнем Днепре относят: судака, щуку, сома, окуня и жереха. Бентосоядными можно считать: осетровых, тарань, вырезуба, леща, густеру, рыбца, линя. Эти две группы, по сути, составляют исконное промысловое ядро Нижнего Днепра. В группу планктоноядных попадают: пузанковые, толстолобики, карась серебряный, верховодка, чехонь, красноперка. В 1930-х годах соотношение представленности в общих уловах между хищными, бентосоядными и планктоноядными было 1 : 2,6 : 0,6. В 2001–2015 гг. оно было уже совершенно иным 1 : 11 : 23. Это означает, что доля хищных рыб упала по отношению к бентосоядным почти в 5 раз, а по отношению к планктоноядным — в 38 раз, а планктоноядные и бентосояды поменялись местами. Получается следующая картина. До зарегулирования Нижнего Днепра вплоть до 1955 г. доля хищных в общих уловах колебалась по

периодам от 25 до 31 %, бентосоядные составляли от 57 до 61 %, а на планктоноядные приходилось всего от 12 до 15 %. В XXI ст. на соответствующие группы пришлось 3, 31 и 66 %. Это означает, что в относительном исчислении запасы хищных уменьшились в 8–10 раз, бентосоядных — в два раза, а представленность планктоядов увеличилась в 4–5 раз. Причин несколько. Во-первых, в группу планктоноядных попали адвентивные виды: толстолобики и серебряный карась, что существенно повысило продуктивность этой трофической группы. Во-вторых, вследствие зарегулирования стока и уничтожения поймы площади нерестилищ резко сократились, что привело к обвалу уловов полупроходных видов, большая часть которых — бентосояды. В-третьих, оскудела трофическая база в целом, прежде всего, это коснулось хищников, а также рыб, питающихся моллюсками. Эти беспозвоночные стали массово вымирать вследствие заморов и засолонения лимана.

Что касается реофильных рыб, обитавших на Нижнем Днепре (стерляди, подуста, язя, усача, чехони, носаря, пескаря), то они в региональных уловах они не играли особой роли даже в лучшие годы, а после зарегулирования полностью исчезли.

Таблица 25. Среднегодовые уловы рыб разных экологических категорий по периодам, т

Категория	1931– 1940	1945– 1954	1955– 1959	1961– 1970	1971– 1980	1981– 1990	1991– 2000	2001– 2015
Проходные	266	209	201	35	12,5	38	17,6	5,7
Пресноводные	5039	4534	2821	1549	996	1095	620	405
Хищные	1324	1474	691	482	164	98	22,4	10,6
Бентосоядные	3211	2686	1796	965	495	595	363	115
Планктоноядные	769	583	536	109	317	416	311	243

Таким образом, общая деградация запасов рыб в Днепре, а также стихийная экспансия одних видов и направленная интродукция других привели к существенной деформации видового состава ихтиофауны, что привело к изменению списка промысловых видов. При этом в наилучшем положении оказались инвазионные планктоноядные виды.

7.3. Сравнение современного состояния ихтиоцены Днепра и Дуная

При анализе причин такого падения запасов промысловых рыб и снижения биоразнообразия на Нижнем Днепре неизбежно возникает вопрос: не может ли быть главной причиной такого обвала рыбных запасов перепромысел и браконьерство, или все же проблема заключается в изменении условий обитания в связи с зарегулированием Нижнего Днепра? Подходящим объектом для сравнения является Дунай — река в нижней части свободной от плотин.

Официальные уловы в украинской части этой реки проводятся постоянно с 1945 г. В ихтиофауне Нижнего Дуная на начало 1950-х годов (Ляшенко, 1952) насчитали 46 видов проходных и пресноводных рыб. В более поздних сводках (Волошкевич, 1999; Мовчан, 1977) количество видов с добавлением еще неучтенных в этих публикациях доведено до 58 (из них 11 видов проходных), которые относятся к 13 семействам. Это свидетельствует о несколько большем видовом богатстве нижнедунайской ихтиофауны по сравнению с днепровской. К видам на начало XXI столетия, исчезнувшим в Нижнем Дунае, Ю. В. Мовчан (2001) относит только осетра балтийского и шипа (хотя последний по имеющимся сведениям в начале XXI столетия единично добывался румынскими рыбаками), а к находящимся под угрозой

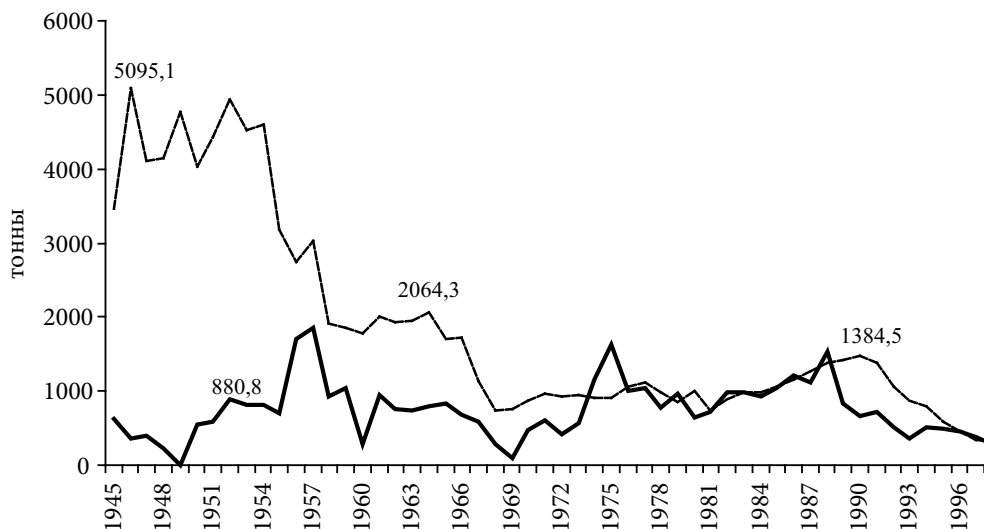


Рис. 39. Динамика уловов проходных и пресноводных рыб в Нижнеднепровском районе и в Нижнем Дунае (в украинской части).

существования причисляет 14 пресноводных и проходных видов. Таким образом, достоверные потери видового состава Нижнего Дуная составят самое большое 3–4 вида, что составляет 5–7 % количества видов аборигенной дунайской ихтиофауны по сравнению с 40–50 % днепровских. Конечно, нельзя исключить, что в настоящее время на Нижнем Дунае еще вымерли и некоторые другие виды (подуст, быстрянка, язь, синец и голавль), в таком случае доля исчезнувших видов достигает 14%. Однако из-за слабой изученности ихтиофауны румынских рукавов, с одной стороны, а также по причине того, что Нижний Дунай в отличие от Днестра не отсечен от среднего течения плотиной, с другой, нельзя утверждать, что эти виды однозначно исчезли в этой части Дуная, поскольку, по крайней мере, сохраняется возможность миграций и стихийных инвазий, хотя бы, в период катастрофических паводков.

Сравнивая уловы в украинской части дельты Дуная, учет которых ведется с 1946 г., можно отметить, что несмотря на явную тенденцию падения уловов, наметившуюся в 1990-х годах по всему Черноморскому региону и усилившуюся в XXI столетии, ситуация в Дунае выглядит иначе, чем в Днестре (рис. 39). Если в 1951–1955 гг. среднегодовая добыча всей пресноводной и проходной рыбы в украинской части Нижнего Дуная составили 751,6 т, то в 2000–2004 гг. они сократились до 255,7 т, то есть в 2,9 раза. Следует отметить, что близкие значения троекратного падения уловов рыбы, начиная с 1960 г., приводятся в литературе и для румынской части Дуная (Novadaru et al., 2001), что свидетельствует о репрезентативности данных с украинской части Нижнего Дуная для всей этой речной системы. Тогда как на Нижнем Днестре в первой пятилетке 1950-х годов добыли 4690 т, а в начале XXI — 324,7 т, что означает падение в 14,4 раза.

Таким образом, если сравнивать состояние ресурсов проходных и пресноводных рыб в Днестре и Дунае за последние 60 лет, то с очень высокой степенью достоверности можно утверждать, что современная численность популяций рыб с учетом инвазионных промысловых видов в Нижнем Днестре сократилась до 7 %, а в Нижнем Дунае — до 34 % прежних значений. Это различие в падениях запасов между Днестром и Дунаем очень симптоматично, поскольку отвечает численным оценкам

различий в потере видового разнообразия, которое значительно меньше в Дунае, чем в Днепре и однозначно доказывает, что именно зарегулирование нижнего течения Днепра является главной причиной падения уловов и снижения запасов рыбы в этом регионе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО СОСТОЯНИЮ НИЖНЕДНЕПРОВСКОГО ИХТИОЦЕНА

Проведенное исследование ихтиофауны и состояния популяций рыб Нижнеднепровской эстуарной системы, в которой еще в 1930–1940-х годах добывали до 40 % всей рыбы Украины, доказывает их крайне угнетенное состояние близкое к тому, что можно называть экологической катастрофой.

Прежде всего, это выражается в сокращении видового списка аборигенных видов более чем в два раза, причем можно прогнозировать, что в дальнейшем элиминация будет иметь продолжение. В настоящее время на очереди рыбец, карась золотой, линь, которые в ближайшие десятилетия вероятно исчезнут.

Кризисная ситуация затрагивает не только рыб. Есть основания считать, что происходит региональное вымирание и других групп животных гидробионтов, прежде всего, формирующих бентосное сообщество, в частности речь идет о двусторчатых моллюсках (Янович, 2013).

Подобного рода катастрофические изменения биоты как на Нижнем Днепре, когда видовой список сокращается более чем в два раза, явление чрезвычайное. В этом смысле очень наглядными являются фаунистические исследования наземных позвоночных Украины, осуществленные в первые десятилетия XXI ст. (Кармишев, 2002; Волох, 2004; Куртяк, 2004; Годлевська 2006; Зіненко, 2006; Соболенко, 2010; Русін, 2013; Рашевська, 2018 и др.). Одним из главных результатов этих работ было установление относительной стабильности видового богатства и состава наземной фауны. Случаи вымирания отдельных видов, как правило, касались самых редких животных. Причем достоверное снижение численности вида, даже на региональном уровне, обычно, рассматривается как основание для рекомендации о включении, если не в Красную книгу Украины, то в региональный красный список.

То, что масштабы негативных изменений биоты Нижнего Днепра не просто значительны, а именно катастрофичны, следует из того, что такое существенное сокращение видового списка, для столь значительного по площади водоема как Нижний Днепр, для Европы просто беспрецедентно. Похожим явлением можно считать «катастрофу Аральского моря», исторически сложившаяся биота которого из-за зарегулирования и забора воды из основных питающих рек, оказалась практически полностью уничтоженной менее чем за 50 лет (Аладин, Плотноков, 2008). Известно, что из 18 аборигенных (морских, проходных и пресноводных) и 12 интродуцированных видов рыб известных в Аральском море в начале 1960-х годов, к 2000-м сохранились только шесть сугубо морских видов, причем только в Малом Арале. При этом

если уловы рыбы в начале 1960-х годов в Аральском море достигали 45 тыс. т в год, то к началу XXI ст. стабильно не превышали 1 тыс. т. Ясно, что ситуация в Нижнем Днепре не такая катастрофичная, как на Арале, поскольку Нижнеднепровская эстуарная система не является изолированной и потери днепровского стока составляют только 20 %, что позволяет сохраниться ограниченному количеству популяций аборигенных видов. Кроме того, нижнеднепровский регион активно заселяется за счет иммиграции морских видов, постепенно осваивающих все более соленые лиманы Северо-Западного Причерноморья.

Еще одним основанием считать состояние нижнеднепровского ихтиоценоза глобально кризисным является обвальное падение численности популяций аборигенных видов. Если брать за основу официальные уловы (этот способ оценки численности массовых промысловых объектов, несмотря на изъяны официальной статистики, считается достаточно точным), то получается, что численность популяций аборигенных видов на Нижнем Днепре не превышает 3–5 % былого уровня. Такое снижение беспрецедентно и также не имеет аналогов среди равных по своему значению пресноводных систем Европы.

Следует обратить внимание и на необычайно высокую насыщенность ихтиофауны адвентивными видами, большая часть которых не являются промысловыми. Зачастую этих мелких рыб называют «сорными». Они составляют не только пищевую конкуренцию молодежи аборигенным видам, но и могут поедать икру и мальков ценных промысловых рыб. На сегодня чужеродные виды стали занимать не просто важное место в уловах, а стали лидерами, поскольку составляют более половины их массы.

Произошли изменения также биологической структуры популяций рыб. Из-за уменьшения численности и соответственно снижения плотности популяций у большей части исследованных промысловых рыб увеличился темп линейного роста, но при этом у всех проанализированных видов имеет место замедление роста массы тела, что привело к снижению упитанности. Кроме того, изменилась возрастная структура: у леща, рыльца, тарани стада омолодились, что, очевидно, вызвано давлением промысла, а у сельди, наоборот, возраст рыб, приходящих на нерест, увеличился. Последнее может быть связано с исключением из анализов мелких сельдей, отнесенных к пузанкам, которых А. И. Амброз (1956) объединял. В популяциях рыб поменялось и соотношение полов.

Еще одним показателем значительного давления антропогенных факторов, в частности промысла, является все большее преобладание мелких короткоциклических рыб в регионе над более крупными долгоциклическими, что, в принципе, свойственно всему Черноморскому региону (Зайцев, 2006), биота которого особенно пострадала за последние 50 лет.

Показателем негативных изменений Нижнеднепровского ихтиоценоза можно считать нарушения в его структуре. Из ихтиофауны региона выпали все реофильные виды. При этом на фоне резкого падения промысла резко увеличилась доля адвентивных планктоноядных видов, сократилась на порядок представленность проходных, хищных и бентосоядных. Причем эта тенденция не эксклюзивна для Нижнего Днепра, а четко проявляется практически по всем водохранилищам Нижнеднепровского каскада. В большей степени она выражена в нижней традиционно более продуктивной части Днепра (Каховском водохранилище), в меньшей мере — в верхней части в Киевском водохранилище, где продуктивность экосистем была ниже. Сравнение ситуации в нижней и срединной части течения Днепра также показывает, что в последнем

случае картина динамика видового состава, хотя и имеет место (Циба, 2014), но явно не такая мрачная, как в нижнем течении. В малых реках бассейна Среднего Днестра за счет инвазионных видов даже произошло некоторое увеличение видового состава. В средних реках количество видов осталось прежним и только по основному руслу (водохранилищах) наблюдается незначительное снижение их числа.

Таким образом, в результате проведенного исследования были получены данные, подтверждающие деформацию исторически сложившегося нижнеднепровского ихтиоценоза, проявляющуюся по всем возможным параметрам и направлениям. За последние 80–90 лет вследствие зарегулирования течения Нижнего Днестра резко сократились запасы и видовое разнообразие рыб. Уже к концу первого десятилетия XXI ст. сохранилось меньше половины видового богатства; уловы в целом упали почти в 20 раз, а добыча аборигенных промысловых видов сократилась в 33 раза. При этом на адвентивные виды сейчас приходится более половины всех уловов. Не вызывает сомнений, что за цифрами даже официальных уловов, которые отражают только часть реального изъятия, скрывается более чем существенное падение ресурсов. Можно обоснованно предполагать, что в Нижнеднепровском регионе на настоящий момент сохранилось не более 10 % рыбных запасов уровня первой половины XX ст.

Современный уровень падения — это не окончательный предел. Негативные изменения в экосистемах Нижнего Днестра продолжаются. При этом сукцессионные процессы, которые имеют четко выраженный регрессионный характер, сопровождаются дальнейшим снижением биологической продуктивности Нижнеднепровского бассейна. Кроме того, продолжается засоление лиманов, не прекращается варварское истребление рыбы браконьерами.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Аладин Н. В., Плотников И. С. Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего аральского моря // Тр. Зоол. ин-та РАН. — 2008. — 312, № 1–2. — С. 145–154
- Александрова Н. Г., Полищук В. С., Правоторов Б. И. Влияние трофности пойменных водоемов Нижнего Днестра на эффективность нереста полупроходных рыб // Тез. I съезда ГЭОУ. — Киев, 1994. — С. 182.
- Алексеев М. А., Залуми С. Г., Правоторов Б. И., Спирупуло З. И. Современный состав ихтиофауны низовьев Днестра и перспективы ее изменения после осуществления строительства Очаковского гидроузла // Тез. докл. Пятого Всесоюзного съезда гидробиол. о-ва. — Киев : Наук. думка, 1981. — С. 67–69.
- Алексеев М. А., Правоторов Б. И., Шемчук В. Ф. Результаты и перспективы интродукции растительных рыб в низовьях Днестра // Сб. гидробиол. исследований на Украине. — Киев, 1987. — С. 34–37.
- Алексенко Т. Л., Правоторов Б. И. Состояние запасов и характер питания полупроходных бентосоядных рыб Днепро-Бугской устьевой области // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біологія, спец. вип: гідроекологія. — 2001. — № 4 (15). — С. 161–162.
- Алексенко Т. Л., Шерстюк В. Г., Литвиненко В. И., Сологуб А. А. Классификация пойменных водоемов Нижнего Днестра по биологическим показателям // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований : Материалы Междунар. науч. конф. 24–27 июля. — Херсон, 2006. — С. 3–5.
- Амброз А. И. Рыбы Днестра, Южного Буга и Днепро-Бугского лимана. — Киев : Изд-во АН УССР, 1956. — 405 с.
- Артюшиц С. Т., Воробьева В. А., Правоторов Б. И. К вопросу о качественном составе молоди растительных рыб, вселяемых в водоемы Днепро-Бугской устьевой области // Рыбное хозяйство Украины. — 2001. — № 2 (13). — С. 40–44.
- Афанасьев-Чужбинский А. С. Очерки Днестра. — СПб, 1863. — Ч. 1. — С. 229–460.
- Белінг Д. О. Дніпро та його рібні багатства. — К. : ВУАН, 1935. — 162 с.
- Белый Н. Д. Размножение рыб на искусственных гнездах в Каховском водохранилище / Н. Д. Белый // Рыбное хозяйство, 1961. — № 6. — С. 58–64.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и соц. стран. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948. — Ч. 1, 2. — 448 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. — Ч. 3. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — С. 930–1380.
- Богущая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2004. — 389 с.
- Браунер А. А. Заметка о сельдях (Clupeidae) Черного и Азовского морей // Тр. Бессараб. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. 1909–1910 и 1910–1911. — 2, вып. 2. — С. 115–134.
- Брюзгин В. Л. Структура нерестовых стад і стан запасів основних промислових риб у пониззі Дніпра // Вплив зарегульованого стоку на біологію та чисельність промислових видів риб. — К. : Наук. думка, 1967. — С. 91–128.
- Бугай К. С. О размножении днепровской чехони в связи с регулированием стока Нижнего Днестра // Зоол. журн. — 1958. — 37, вып. 7. — С. 33–46
- Бугай К. С. Дніпровська чехоня. — К.: Вид-во АН УРСР, 1959. — 128 с.
- Бугай К. С. Значение Днепровского лимана для размножения проходных и полупроходных видов рыб // Теоретические основы рыбоводства. — М. : Наука, 1965. — 89 с.

- Бугай К. С. Материалы по биологии сома низовьев Днестра // Гидробиол. журн. — 1966. — 2, № 1. — С. 49–55.
- Бугай К. С. Розмноження риб у пониззі Дніпра та Дніпровському лимані при дальшому зарегулюванні та скорочення стоку // Вплив зарегульованого стоку на біологію риб. — К. : Наук думка, 1967. — С. 28–69.
- Бугай К. С. Размножение рыб в низовьях Днестра (в условиях зарегулированного стока). — Киев : Наук. думка, 1977. — 216 с.
- Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. — М. : Наука, 1984. — 299 с.
- Васильев В. П. Диплоидно-триплоидный комплекс щиповок в роде *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН СССР. — 1990. — 312, № 1. — С. 249–252.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб // Докл. АН СССР. — 1982. — 266, № 1. — С. 250–252.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиол. — 1998. — 38, № 5. — С. 604–614.
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиол. — 2000. — 40, № 5. — С. 581–592.
- Васильев В. П., Васильева Е. Д., Осинев А. Г. К проблеме сетчатого видообразования у позвоночных: диплоидно-триплоидно-тетраплоидный комплекс в роде *Cobitis* (Cobitidae). III. Происхождение триплоидной формы // Вопр. ихтиол. — 1990. — 30, Вып. 4. — С. 543–550.
- Васильева Е. Д. К дивергенции сельдей рода *Alosa* Азовского моря: краниологические данные // Вопр. ихтиол. — 1996. — 36, № 2. — С. 147–154.
- Верлатый Д. Б., Межжерин С. В., Федоренко Л. В. Видовой состав и численность популяций проходных и пресноводных рыб Нижнеднепровской системы: динамика в XX столетии и сравнение с Нижним Дунаем // Вестн. зоологии. — 2009. — 43, № 3. — С. 231–244.
- Владимиров В. И. Условия размножения рыб в Нижнем Днепре и прогноз воспроизводства их запасов в связи со строительством Каховского гидроузла // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР. — 1953. — № 31. — С. 121–153.
- Владимиров В. И. Условия размножения рыб в Нижнем Днепре и Каховское гидростроительство. — Киев : Изд-во АН УССР, 1955. — 148 с.
- Владимиров В. И. Условия размножения проходных рыб в Днепре в первый год его зарегулирования Каховской ГЭС // Рыбное хозяйство. — 1957. — № 8. — С. 23–37.
- Владимиров В. И. Влияние зарегулирования стока р. Днепра Каховской ГЭС на развитие половых продуктов сельди // Зоол. журн. — 1959. — 38, вып. 10. — С. 1573–1582.
- Владимиров В. И. О роли хищных беспозвоночных в динамике численности проходных рыб // Вопр. ихтиол. — 1960 а. — 1, № 1. С. 56–66.
- Владимиров В. И. Об охране запасов осетровых и сельдей в северо-западной части Черного моря // Рыбное хозяйство. — 1960 б. — № 12. — С. 7–10.
- Владимиров В. И. Размножение сельди и осетра в условиях зарегулирования стока реки // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. — 1961. — 13. — С. 277–282.
- Владимиров В. И. Размножение рыбца *Vimba vimba carinata* (Pallas) в Днепре после сооружения Каховской ГЭС // Вопр. ихтиол. — 1962. — 2, № 1. — С. 310–321.
- Владимиров В. И. Новая (приустьевая) форма днепровской сельди и некоторые вопросы систематики азовско-черноморской сельди // Зоол. журн. — 1961. — 39, вып. 4. — С. 547–555.
- Владимиров В. И., Сухойван П. Г., Бугай К. С. Размножение рыб в условиях зарегулированного стока реки на примере Днепра. — Киев : Изд-во АН УССР, 1963. — 396 с.
- Владимиров В. И., Бугай К. С., Брюзгин В. Л., Залуми С. Г., Билько В. П., Щербуха А. Я. Прогноз изменений в видовом составе, биологии рыб и рыбопродукции в низовьях Днепра, Южного Буга и Днепровско-Бугском лимане при сокращении речного стока // Фонды Ин-та гидробиологии АН УССР. — 1965. — 113 с.
- Волох А. М. Великі ссавці Південної України в XX столітті (динаміка ареалів, чисельності, охорона та управління) : Автореф. дис. докт. ... біол. наук. — К., 2004. — 32 с.
- Волошкевич О. М. Анотований список риб Дунайського біосферного заповідника // Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко — К. : Наук. думка, 1999. — С. 564–567.
- Воробіова В. О., Правоторов Б. І. Сучасний стан рибних запасів у Дніпровсько-Бузький гирловій області // Таврійський наук. вісник. — 1998. — Вип. 7. — С. 191–195.
- Воробьева В. А., Правоторов Б. И., Чекулаева М. С. Промысловые рыбы Нижнего Днепра, Днепровско-Бугского лимана, Каховского водохранилища, Черного и Азовского морей. — Херсон : Центр-Темп, 2002. — 16 с.
- Годлевська О. В. Сучасний стан рукокрилих фауни України в умовах антропогенної трансформації середовища : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2006. — 23 с.

- Горюнова А. И. О размножении серебряного карася // Вопр ихтиол. — 1960. — Вып. 15. — С. 106–110.
- Гринжевський М. В. Аквакультура України (організаційно-економічні аспекти). — Львів : Вільна Україна, 1998. — 364 с.
- Демченко М. Ф. Некоторые вопросы биологии серебряного карася в кременчугском водохранилище // Рыбное хозяйство (Киев). — 1981. — 32. — С. 43–47.
- Дрягин П. А. Река Летка, её ихтиофауна и рыбный промысел // Вятско-Ветлужский край. — 1927. — № 5–6. — 10 с.
- Дрягин П. А. Карась — *Carassius carassius* (Linne) // Промысловые рыбы СССР. Москва: Пищепромиздат, 1949. — С. 443–445.
- Дрягин П. А. Серебряный карась — *Carassius auratus gibelio* (Bloch) // Промысловые рыбы СССР. Москва: Пищепромиздат, 1949. — С. 446–448.
- Днепровско-Бугская эстуарная система / В. Н. Жуковский, Л. А. Журавлева, А. И. Иванов и др. — Киев: Наук. думка, 1989. — 239 с.
- Егерман Ф. Ф. Современное рыболовство р. Днепра в районе от порога Вильного до устья р. Ингульца (1925–1927 гг.) // Тр. Гос. ихтиол. опытно-ст. — 1929. — 5, вып. 1. — С. 3–234.
- Емельяненко П. Рыбы Днепровского бассейна // Вестн. рыбопромышленности. — 1914. — № 10–11. — 52 с.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем — Киев, 1999. — 168 с.
- Жуковский В. Н., Билько В. П., Правоторов Б. И. Численность молоди и запасы промысловых рыб Днепровско-Бугской устьевой области в зависимости от размера и режима попусков воды через Каховский гидроузел // Гидробиол. журн. — 2001. — 37, № 2. — С. 36–40.
- Зайцев Ю. П. Черное море: состояние экосистемы и пути его улучшения. — Одесса: Эвен, 2006. — 224 с.
- Залевский С. В. Биология и промысловое значение пузанка Днепровско-Бугского лимана, рукопись // Архив Ин-та гидробиол. АН УССР. — 1955. — 15 с.
- Залуми С. Г. Изменения в ихтиофауне низовьев Днепра и Днепровско-Бугского лимана в связи с гидростроительством // Вестн. зоологии. — 1967. — № 3. — С. 66–69.
- Залуми С. Г. Современный состав и некоторые закономерности формирования ихтиофауны низовьев Днепра в условиях зарегулирования и сокращения речного стока // Вопр. ихтиол. — 1970. — 10, № 5. — С. 779–789.
- Залуми С. Г., Правоторов Б. И. Методические рекомендации по рациональному ведению рыбного хозяйства в низовьях Днепра и Днепровско-Бугском лимане. — Киев, 1980. — 17 с.
- Залуми С. Г., Спириуло З. Н., Правоторов Б. И. Некоторые вопросы биологии молоди серебряного карася в низовьях Днепра и Днепровско-Бугском лимане // Рыбное хоз-во (Киев). — 1980. — С. 54–58.
- Залуми С. Г., Спириуло З. Н., Правоторов Б. И. Рыбохозяйственные исследования в низовьях Днепра и Днепровско-Бугского лимана // Рыбное хоз-во (Киев). — 1980. — С. 61–65.
- Зимбалева Л. Н., Сухойван П. Г., Черногоренко М. И. и др. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ — Киев: Наук. думка, 1989. — 242 с.
- Зіненко О. І. Плазуни Лівобережного Лісостепу України (поширення, морфологія, таксономія, біологія, екологія). — К., 2006. — 21 с.
- Кармишев Ю. В. Плазуны степовой зоны Украины (поширення, мінливість, систематика та особливості біології): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 20 с.
- Квинтилианов А. П. К вопросу о значении нижнего днепровского запретного пространства // Бюл. Всеукраинской Черном.-Азов. станции. Научно-промысловые отчеты. — 1927. — 3, вып. 1. — С. 57–77.
- Кесслер К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской ихтиологической области // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. — 1877. — Вып. 4. — 360 с.
- Кокодій С. В. Природна гібридизація золотистого карася (*Carassius carassius* (L., 1758)) зі сріблястим (*C. auratus* (L. 1758) s. lato) в басейні Дніпра: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 24 с.
- Куліш А. В. Структура і динаміка поселень карасів (*Carassius Jarocki*, 1822) водойм Східної України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2013. — 23 с.
- Куртяк Ф. Ф. Амфібії рівнинного Закарпаття: стан фауни та аналіз проблемних груп: Автореф. дис. канд. ... біол. наук. — К., 2004. — 20 с.
- Ляшенко О. Ф. Риби пониззя Дунаю та їх промислове значення // Тр. Інституту гідробіології. — 1952. — № 27. — С. 28–66.
- Ляшенко О. Ф. Біологія молоді промислових видів риб Нижнього Дніпра і Дніпровсько-Бузького лиману. — К.: Вид-во АН УРСР, 1958. — 116 с.
- Максимов Н. Е. К вопросу о характеристике открытых лиманов северо-западного побережья Черного моря // Материалы к познанию русского рыболовства. — 1913. — 2, вып. 10. — 122 с.

- Маркевич О. П., Короткий І. І. Визначник прісноводних риб УРСР. — К. : Рад. шк., 1954. — 208 с.
- Межжерин С. В. Воздействие селективного рыбоводного процесса на адаптивную генетическую структуру популяций тихоокеанского лосося горбуши *Onchorhynchus gorbuscha* Walb. : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1990. — 18 с.
- Межжерин С. В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития : Аналитический справочник. — Киев : Логос, 2008. — 286 с.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В. О полифилитичности европейского триплоидного карася *Carassius gibelio* // Доп. НАН України. — 2006. — № 7. — С. 169–174.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В. Диплоидно-полиплоидный комплекс *C. auratus* — *carassius* карповых рыб (Cyprinidae) в фауне Украины // Доп. НАН України. — 2007. — № 12. — С. 162–166.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В. Поликлоновая структура европейских серебряных карасей *Carassius auratus* s. lato в водоемах Украины // Доп. НАН України. — 2008. — № 7. — С. 162–169.
- Межжерин С. В., Лисецкая Т. Ю. Генетическая структура видового комплекса щиповок *Cobitis* aus. (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Северского Донца // Цитология и генетика. — 2004. — 38, № 1. — С. 36–43.
- Межжерин С. В., Лисецкий И. Л. Естественная гибридизация серебряного (*Carassius auratus*) и золотого (*C. carassius*) карасей: эволюционный феномен или поглощение одного вида другим // Доп. НАН України. — 2004 а. — № 9. — С. 162–166.
- Межжерин С. В., Лисецкий И. Л. Генетическая структура популяций карасей (Cypriniformes, Cyprinidae, *Carassius* L., 1758), населяющих водоемы Среднеднепровского бассейна // Цитология и генетика. — 2004 б. — 38, № 5. — С. 45–54.
- Межжерин С. В., Лисецкий И. Л. Генетическая структура европейского серебряного карася *Carassius auratus* s. l. (Cyprinidae) водоемов Украины: анализ двуполых выборок // Изв. РАН. Сер. биол. — 2004 в. — № 6. — С. 689–697.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В. Диплоидно-полиплоидный комплекс *C. auratus* — *carassius* карповых рыб (Cyprinidae) в фауне Украины // Доп. НАН України. — 2007. — № 12. — С. 162–166.
- Межжерин С. В., Кокодий С. В., Кулиш А. В., Верлатый Д. Б., Федоренко Л. В. Гибридизация золотого карася (*Carassius carassius* (Linnaeus, 1758)) в водоемах Украины и генетическая структура гибридов // Цитология и генетика. — 2012. — 46, № 1. — С. 37–46.
- Межжерин С. В., Павленко Л. И. Щиповки (Cypriniformes: Cobitidae: *Cobitis*) водоемов Украины: генетические границы видов и естественная гибридизация // Науковий вісник Ужгород. ун-ту. Сер. біол. — 2009. — Вип. 25. — С. 146–154.
- Межжерин С. В., Павленко Л. И. Генетическое разнообразие, происхождение и закономерности распространения полиплоидных щиповок (Cypriniformes, Cobitidae, *Cobitis*) в пределах Украины // Цитология и генетика. 2010. — 44, № 5. — Р. 65–77.
- Межжерин С. В., Павленко Л. И., Роженко Н. В., Верлатый Д. Б. Щиповки комплекса *Cobitis elongatoides taenia* Северо-Западного Причерноморья как модель филогеографических построений // Доп. НАН України. — 2007. — № 7. — С. 171–175.
- Межжерин С. В., Федоренко Л. В. О возможной депрессии дунайского стада черноморско-азовской сельди *Alosa pontica* (Eichwald, 1838) // Доп. НАН України України. — 2005. — № 2. — С. 160–166.
- Межжерин С. В., Федоренко Л. В., Верлатый Д. Б. Дифференциация и аллозимная изменчивость пузанковых сельдей рода *Alosa* (Clupeiformes, Alosiinae) Азово-Черноморского бассейна // Цитология и генетика. — 2009. — 43, № 2. — С. 54–60.
- Межжерин С. В., Чудакова Т. Ю. Экспансия триплоидных однополых щиповок *Cobitis taenia* L. 1758 (Cypriniformes, Cobitidae) в водотоках Украины // Доп. НАН України України. — 2001. — № 9. — С. 153–157.
- Межжерин С. В., Чудакова Т. Ю. Генетическая структура диплоидно-полиплоидного комплекса щиповок *Cobitis taenia* (Cypriniformes: Cobitidae) бассейна Среднего Днепра // Генетика. — 2002. — 38, № 1. — С. 86–92.
- Мовчан В. А., Жукинський В. М. Азово-Чорноморська шемая. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 64 с.
- Мовчан Ю. В. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, игловые, гамбузиевые, зеусовые, сфиреновые, кефалевые, атериновые, ошибные. — Киев : Наук. думка, 1988. — 368 с. — (Фауна Украины в 40 т. Рыбы ; Т. 8, вып. 3.)
- Мовчан Ю. В. До іхтіофауни басейну Нижньої течії Дунаю в межах України // Вісн. Нац. наук.-природ. муз. — 2001. — С. 138–141.
- Мовчан Ю. В. До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) // Зб. праць Зоол. муз. — 2005. — № 37. — С. 70–82.
- Мовчан Ю. В. Риби України (визначник-довідник). — К., 2011. — 420 с.
- Павлов П. И. Материалы по современному состоянию запасов рыб Нижнего Днепра и перспективам их промысла в связи с сооружением Каховской плотины // Прогноз биологического режима Каховского водохранилища и Низовьев Днепра. — Киев : Изд-во АН УССР, 1953. — С. 87–120.

- Павлов П. Й. Сучасні запаси риби в Нижньому Дніпрі до споруди греблі Каховської ГЕС // Тр. Ін-ту гідробіол. — 1958. — 34. — С. 224–254.
- Павлов П. Й. Оселедцьові роду *Alosa* північно-західної частини Чорного моря. — К. : Вид-во АН УРСР, 1959. — 252 с.
- Павлов П. И. Современное состояние запасов промысловых рыб Нижнего Днепра и Днепро-Бугского лимана и их охрана. — Деп. в ВИНТИ, № 27–64 деп. — Киев, 1964. — 298 с.
- Павлов П. Й. Личинкохордові (асцидії, апендикулярії), безчерепні (головохордові), хребетні (круглороті, хрящові риби, кісткові риби — осетрові, оселедцеві, анчоусові, лососеві, харіусові, щукові, умброві) — К. : Наук. думка, 1980. — 352 с. — (Фауна України В 40 т. Риби ; Т. 8, вип. 1).
- Полищук В. С., Правоторов Б. И., Ломоносов О. И. Современное состояние рыбохозяйственных исследований и задачи по повышению рыбопродуктивности в Днепро-Бугской устьевой области // Херсон. меж. тер. центр НТИ и пропаганды Укр. НИИ НТИ Госплана УССР. — 1989. — С. 23–27.
- Полищук В. С., Правоторов Б. И. Экологические аспекты повышения рыбных запасов в нижнем Днепре // Вклад научно-технического потенциала. — 1990. — С. 45–48.
- Полищук В. С., Правоторов Б. И. Современный состав ихтиофауны низовьев Днепра в зависимости от их трофности // Материалы науч.-практ. конф. — Херсон, 1994. — Ч. 1. — С. 114–115.
- Правоторов Б. И. Современные уловы рыбы и состояние рыбоводно-мелиоративных работ в водоемах рыб Днепро-Бугской устьевой области // Таврійський наук. вісник. — 1996. — Вип. 1. — С. 160–163.
- Правоторов Б. И. Сучасний склад іхтіофауни Дніпровсько-Бузької гірлової області в умовах зрегульованого стоку р. Дніпро // Таврійський наук. вісник. — 2003. — Вип. 29. — С. 161–165.
- Правоторов Б. И. К вопросу о методологическом подходе оценки экологического состояния гидроекосистемы Днепро-Бугской устьевой области по качественным и количественным показателям ихтиофауны // Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы исследований // Материалы междунар. науч. конф. 24–27 июля 2006 года. — Херсон, 2006 а. — С. 156–158.
- Правоторов Б. И. Зміни складу іхтіофауни та промислових уловів риби в Дніпровсько-Бузькій гірловій області // Таврійський науковий вісник. — 2006 б. — Вип. 43. — С. 197–204.
- Правоторов Б. И., Верлатий Д. Б. Структурний склад іхтіоценозів заплавної водойм приморської ділянки нижнього Дніпра в залежності від їх трофності // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: біологія. — 2005. — № 3. — С. 362–363.
- Правоторов Б. И., Саркисян В. И., Горбонос В. Н., Гейна К. Н. Уловы и современное состояние промысловых рыб Днепро-Бугской устьевой области // Рыбное хозяйство Украины. — 2005. — № 5. — С. 15–18.
- Правоторов Б. И., Алексенко Т. Л., Минаева Г. Н. и др. Рыбохозяйственная характеристика пойменных водоемов Днепро-Бугской устьевой области в зависимости от трофности и водообмена в современных условиях // Рыбное хозяйство Украины. — 2006. — №3–4. — С. 16–20.
- Рашиевська Г. В. Гризуни зональних ландшафтів Правобережного Степу України: видовий склад, поширення і чисельність : Автореф...дис. канд. біол. наук. — К., 2018. — 20 с.
- Романенко В. Д., Афанасьєв С. О., Петухов В. Б. та ін. Вплив рибного господарства на біологічне різноманіття в басейні річки Дніпро. Визначення прогалін та проблем. — К. : Академперіодика, 2003. — 188 с.
- Русін М. Ю. Рідкісні та зникаючі види гризунів Степової зони Східної України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2013. — 20 с.
- Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 552 с.
- Серета И. В. Очерки рыболовства на Днепре и Днепро-Бугском лимане // Тр. Херсонского губернского статистического комитета. — 1863. — Кн. 1, ч.1. — С. 109–150
- Сиротенко М. Д. Черноморские сельди рода *Alosa* // Сырьевые ресурсы Черного моря. — М. : Пищевая промышленность, 1979. — С. 223–242.
- Скальковский А. А. Древнее и нынешнее рыболовство в Новороссийском крае // Журнал Министерства внутренних дел. — 1846. — Ч. 15. — С. 412–483.
- Соболенько Л. Ю. Амфібії та рептилії Західного Поділля: фауна, екологія, поширення видів : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 24 с.
- Суворов Е. К. Днепро-Бугские пороги и рыболовство // Вестник рыбопромышленности. — 1915 а. — № 1. — С. 39–49
- Суворов Е. К. Предварительный отчет по командировке для исследования рыболовства по Днепру и Днепро-Бугскому лиману весной 1914 // К познанию русского рыболовства. — 1915 б. — 4, вып. 5. — 92 с.
- Суворов Е. К. Промысловые водоемы СССР. — Изд-во Ленинград. ун-та. — 1948. — 106 с.
- Сухойван П. Г. Днепро-Бугская тарань (биология, уловы и состояние запасов). — Киев : Изд-во АН УССР, 1956. — 131 с.

- Сухойван П. Г. Опыт применения искусственных нерестилищ в нижнем бьефе Каховского гидроузла // Рыбное хозяйство, 1959. — № 3. — С. 18–25.
- Сухойван П. Г. Нектон (рыбы) // Днепровско-Бугская эстуарная система. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 196–201.
- Сухойван П. Т., Жукинский В. Н., Полищук В. С., Мороз Т. Г. Рыбопродуктивность. Нектон // Днепровско-Бугская эстуарная экосистема. — Киев : Наук. думка, 1989 — С. 196–229.
- Сухойван П. Г., Вятчанина Л. И. Рыбное население и его продуктивность // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 136–173.
- Сыроватский И. Я. Рыболовство дельты реки Днепра // Тр. Гос. ихтиол. опыт. станции. — 1929. — 4, вып. 2. — С. 56–59.
- Сыроватский И. Я., Гудимович П. К. Рыболовство в районе днепровских порогов // Тр. Гос. ихтиол. опыт. станции. — 1927. — 3, вып. 1. — С. 109–178.
- Третьяков Д. К. Визначник круглоротих і риб УРСР. — К. : Вид-во АН УРСР, 1947. — 111 с.
- Фалеев И. Н. Днепровское рыболовство // Вестн. рыбопромышленности. — 1895. — № 1–4. — 78 с.
- Федий С. П. Рыбы и рыбный промысел нижнего Днепра. // Вестн. Днепропетровского Научно-исслед. Института гидробиологии. — 1952. — 9. — С. 99–119.
- Федоренко Л. В. Систематична, екологічна, морфологічна та генетична структура оселедців роду *Alosa* (Linck, 1790) ріки Дунай : Автореф. дис. ... канд біол. наук. — К., 2006. — 20 с.
- Циба А. О. Сучасна іхтіофауна річки Стугна, як віддзеркалення стану рибного населення малих річок басейну Середнього Дніпра : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2014. — 23 с.
- Щербуха А. Я. Промысловые рыбы нижнего течения Южного Буга : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Днепропетровск, 1965. — 28 с.
- Щербуха А. Риб України. — К. : Вид-во Раєвського, 2013. — 256 с.
- Янович Л. М. Перлівницеві Unionidae Rafinesque, 1820 (Bivalvia) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статеві структури і розмноження, біоценологічні зв'язки та фауна) : Автореф. дис. ... докт. біол. наук. — К., 2013 — 24 с.
- Alexandrino P., Ferrand N., Rocha J. Genetic polymorphism of a haemoglobin chain and adenosine deaminase in European shads: evidence for the existence of two distinct genetic entities with natural hybridization // J. Fish Biol. — 1996. — 48. — P. 447–456.
- Alexandrino P., Faria R., Linhares D. et al. Interspecific differentiation and intraspecific substructure in two closely related clupeids with extensive hybridization // J. Fish Biol. — 2006. — 69, Suppl. B 3. — P. 242–259.
- Alosa maeotica* / The IUCN Red list of threatened species / <http://www.iucnredlist.org/details/906/0>
- Bentzen P., Leggett W.C., Brown G.G. Genetic relationships among the shads (*Alosa*) revealed by mitochondrial DNA analysis // J. Fish Biol. — 1993, — 43, is. 6. — P. 909–917.
- Bohlen J., Rab P. Species and hybrid richness in spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae), with a checklist of European forms and suggestions for conservation // J. Fish. Biol. — 2001. — 59. — P. 75–89.
- Boisneau P., Mennenson-Boisneau C., Guyomard R. Electrophoretic identity between allies shad, *Alosa alosa* (L.), and twaite shad, *A. fallax* (Lacepede) // J. Fish Biol. — 1992. — 40, is. 5. — P. 731–738.
- Boroń A. Karyotype study of diploid and triploid *Cobitis taenia* (Pisces, Cobitidae) from Vistula river basin // Cytobios. — 1992. — 72. — P. 201–206.
- Bowen B. R., Kreiser B. R., Mickle P. F., Schaefer J. F., Adams S. B. Phylogenetic relationships among North American *Alosa* species (Clupeidae) // J. Fish. Biol. — 2008. — 72. — P. 1181–1201.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. — Cornol. — 646 p.
- Coree M., Alexandrino P., Sabatie M. R., Aprahamian M. W., Bagliniere J. L. Genetic characterisation of the Rhodanian twaite shad, *Alosa fallax rhodanensis* // Fish. Manag. Ecol. — 2005. — 12. — P. 275–282.
- Faria R., Wallner B., Weiss S., Alexandrino P. Isolation and characterization of eight dinucleotide microsatellite loci from two closely related clupeid species (*Alosa alosa* and *A. fallax*) // Mol. Ecol. Notes. — 2004. — P. 586–588.
- Faria R., Weiss S., Alexandrino P. A molecular phylogenetic perspective on the evolutionary history of *Alosa* sp. (Clupeidae) // Mol. Phyl. Evol. — 2006. — 40, N 1. — P. 298–304.
- Faria R., I Turan C., Vasil'eva E., Sotelo G., Fedorenko L., Alexandrino P., Mezhzherin S. Diversification of Eurasian shads: how much introgression // Europ. Soc. Evol. Biol. 12th Congress, 30–29 Poster www.eseb2009.it/cd/pdf/30-29_P.pdf.
- Ferguson A., Himberg K-J. M., Svärdson G. Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // J. Fish Biol. — 1978. — 12, is. 3. — P. 221–233.
- Hänfling B., Bolton P., Harley M., Carvalho G. R. A molecular approach to detect hybridization between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biol. — 2005. — 50, is. 3. — P. 403–415.

- Hecht W., Förster M., Klein M. Biochemisch-genetische Untersuchungen zur Frage der genetischen Differenzierung von Blaufelchen (*Coregonus lavaretus wartmanni*, Bloch) und Gangfisch (*Coregonus lavaretus macrophthalmus*, Nüsslein) aus dem Bodensee // J. Appl. Ichthyol. — 1987. — 3, is. 1. — P. 68–76.
- Holcík J. Changes in the fish fauna and fisheries in the Slovak section of the Danube River: a review // Ann. Limnol. Int. J. Lim. — 2003. — 39, is. 3. — P. 177–195.
- Holcík J., Žitňan R. On the expansion and origin of *Carassius auratus* in Czechoslovakia // Folia Zool. — 1978. — 27. — P. 279–288.
- Janko K., Kotlík P., Rab P. Evolutionary of asexual hybrid (Teleostei: Cichlidae) inferred from phylogenetic analysis mitochondrial DNA variation // J. Evol. Biol. — 2003. — 16. — P. 1280–1287.
- Janko K., Culing M. A., Rab P. and Kotlík P. Ice age cloning – comparison of the Quaternary evolutionary histories of sexual and clonal forms of spiny loaches (*Cobitis*, Teleostei) using the analysis of mitochondrial DNA variation // Molecular Ecology. — 2005 a. — 14. — P. 2991–3004.
- Janko K., Vasil'ev V. P., Rab P., Rabova M., Šlechtová V., Vasil'eva E. D. Genetic and morphological analyses of 50-chromosome spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae, Pisces) from the Black Sea basin that are morphologically similar to *C. taenia*, with the description of a new species // Folia Zool. — 2005 b — 54, 4. — P. 405–420.
- Janko K., Flajšhnanas M., Choleva L. et al. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination // J. Fish. Biol. — 2007. — 71. — P. 387–408.
- Kottelat M., Freyhof J., Handbook of European freshwater fishes. — Publications Cornol and Freyhof, Berlin. — 2007. — 646 p.
- Kotusz J. Morphological relationships between polyploidy hybrid spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae) and their parental species // Annales Zoologici. — 2008. — 58, 4. — P. 891–905.
- Lin S. M., Sezaki K., Hashimoto K., Nakamura M. Distribution of polyploids of “ginbuna” *Carassius auratus langsdorffii* in Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1980. — 46, 4. — P. 413–418.
- Masuda H., Amaoka K., Araga C., et al. The Fishes of the Japanese Archipelago. — Tokyo : Tokai Univ. Press. — 1984. — Vol. 1. — P. 437.
- Mezhzherin S. V., Vernygora O. V. Evidences of multicomponent structure of the migratory stock and morphological distinctness of shads from the genus *Alosa* (Clupeiformes, Alosiinae) // Vestnik Zoologii. — 2013. — 47, 1. — P. 65–71.
- Mezhzherin S. V., Kokodiy S. V., Kulish A. V., Pukhtaevich P. P. Bipolarity of the genetic structure of the communities of crucian carps (*Carassius* Linnaeus, 1758) as the indicator of the paradox interspecific reproductive relationships // Cytology and Genetics. — 2015. — 49, 2. — P. 134–138.
- Mezhzherin S. V., Kokodiy S. V., Pukhtaevich P. P., Kulish V. A. Peculiarities of population structure and hybridization of the genus *Carassius* (Cypriniformes, Cyprinidae) in Polyssia (Northern Ukraine) // Vestnik Zoologii. — 2017. — 51, 2. — P. 167–174.
- Novadaru I., Stara M., Cernisencu I. The challenge of sustainable use of the Danube Delta fisheries, Romania // Fish. Manag. Ecol. — 2001. — 8. — P. 323–332.
- Østbye K., Bernatchez T. F., Næsje K. J., Himberg M., Hindar K. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. — 2005. — 14, is. 14. — P. 4371–4387.
- O'Connell M., Skibinski D. O. F., Beardmore J. A. Mitochondrial DNA and allozyme variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in Wales // Can. J. Fish. Aquatic Sci. — 1995. — 52, 1. — P. 171–178.
- Papoušek I., Vetešník L., Halačka K. et al. Identification of natural hybrids of gibel carp *Carassius auratus gibelio* (Bloch) and crucian carp *Carassius carassius* (L.) from lower Dyje River floodplain (Czech Republic) // J. Fish Biol. — 2008. — 72, 5. — P. 1230–1235.
- Perdices A., Doadrio I. The molecular systematics and biogeography of the European *Cobitis* based on mitochondrial DNA sequences // Mol. Phyl. Evol. — 2001. — 19, N 3. — P. 468–478.
- Perdices A., Bohlen J., Doadrio I. The molecular diversity of Adriatic spined loaches (Teleostei, Cobitidae) // Mol. Phyl. Evol. — 2008. — 46. — P. 382–390.
- Perdices A., Bohlen J., Slechtová V., Doadrio I. Molecular evidence of multiple origins of the European spined loaches (Teleostei; Cobitidae) // Plos One | DOI:10.1371/Journal.pone.0144628. Jan. 4, 2016.
- Rab P., Rabova M., Bohlen J., Lusk S. Genetic differentiation of the two hybrid diploid–polyploid complexes of loaches, genus *Cobitis* (Cobitidae) involving *C. taenia*, *C. elongatoides* and *C. sp.* in the Czech Republic: Karyotype and cytogenetic // Folia Zool. (Suppl. I). — 2000. — 49. — P. 55–66.
- Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M. Size of erythrocytes in the diploid and triploid specimens of *Carassius auratus langsdorffii* // Jap. J. Ichthyol. — 1977. — 24, №2. — P. 135–140.
- Shimizu Y., Oshiro Ō., Sakaizumi M. Electrophoretic studies of diploid, triploid, and tetraploid forms of the Japanese silver crucian carp, *Carassius auratus langsdorffii* // Jap. J. Ichthyol. — 1993. — 40, N 1. — P. 65–75.

- Slechtova V., Luskova V., Slechta V., Lusk S., Halacka K., Bohlen J.* Genetic differentiation of two diploid-polyploid complexes of spined loach, genus *Cobitis* (Cobitidae), in the Czech Republic, involving *C. taenia*, *C. elongatoides*, and *C. spp.*: allozyme interpopulation and interspecific differences // *Folia Zool.* — 2000. — **49**, Suppl. 1. — P. 67–78.
- Slechtova V., Luskova V., Slechta V., Lusk S., Pivonkova J.* Potential species identification by allozyme/protein markers in European spined loaches // *Folia Biologica.* — 2003. — **57**, Suppl. 1. — P. 43–47.
- Vasil'eva E. D.* Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the Northern coast of the Black Sea in the last 50 years: a review // *Folia Zool.* — 2003. — **52**, N 4. — P. 337–358.
- Vernygora O. V., Davis C. S., Murray A. M., Sperling F. A. H.* Delimitation of *Alosa* species (Teleostei: Clupeiformes) from the Sea of Azov: integrating morphological and molecular approaches // *J. Fish. Biol.* — 2018. — Oct 26. doi: 10.1111/jfb.13847