

УДК 597.15

doi: 10.26907/2542-064X.2019.1.172-194

**ВЛИЯНИЕ ВСЕЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОВАДНЫХ РЫБ  
НА ФОРМИРОВАНИЕ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ВОДОЕМОВ  
(на примере Хаузханского водохранилища, Туркменистан)**

*В.Г. Терещенко<sup>1</sup>, Ф.М. Шакирова<sup>2</sup>, В.З. Латыпова<sup>3</sup>, Н.Ю. Степанова<sup>3</sup>*

<sup>1</sup>*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, 152742, Россия*

<sup>2</sup>*Татарский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», г. Казань, 420111, Россия*

<sup>3</sup>*Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия*

**Аннотация**

Проведен анализ динамики видовой структуры рыбной части сообщества Хаузханского водохранилища (Туркменистан) от времени его заполнения в 1966 до 1990 г. Количественная характеристика изменений в рыбном населении основана на индексах разнообразия, доминирования и методе динамического фазового портрета, что позволило визуализировать структурные перестройки. Рассмотрены также изменения в доминирующем комплексе и динамика соотношения в уловах групп рыб, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам и экологическим группам. Установлена связь между изменениями видовой структуры рыбной части сообщества и изменениями в экосистеме водоема. Показано, что вселение растительноядных рыб с первых лет существования водохранилища привело к появлению в формировании его ихтиофауны нового этапа, названного «этапом акклиматизантов» и к удлинению процесса формирования. В настоящее время рыбное население Хаузханского водохранилища находится на IV этапе формирования – этапе усиления антропогенного воздействия.

**Ключевые слова:** рыбное население, интродуцент, растительноядные рыбы, этапы формирования ихтиофауны, Хаузханское водохранилище

**Введение**

В настоящее время одним из факторов, приводящих к существенным преобразованиям пресноводных экосистем, становится инвазия чужеродных видов ([1–3] и др.). Необходимо отметить, что процессы, происходящие в видовой структуре рыбного населения при саморасселении новых видов рыб, сходны с процессами, которые наблюдаются при их направленной интродукции. Поэтому удобным модельным объектом для анализа последствий биологических инвазий могут быть процессы структурных перестроек в рыбном населении при интродукции новых видов рыб. Такая информация позволит подойти как к более глубокому пониманию механизмов функционирования рыбной части сообщества, так и к прогнозированию риска от инвазии рыб в пресноводные водоемы.

Известно, что наиболее успешные результаты интродукции рыб на территории бывшего СССР были при вселении леща *Abramis brama*, судака *Sander*

*luciperca* и горбуши *Oncorhynchus gorbusha* [4, 5]. Акклиматизация дальневосточных растительноядных рыб – белого *Hypophthalmichthys molitrix* и пестрого *Aristichthys nobilis* толстолобиков и белого амура *Stenopharyngodon idella* – приводила либо к отрицательным результатам из-за отсутствия условий для естественного воспроизводства этих видов рыб, либо к образованию малочисленных самовоспроизводящихся популяций [5–12]. Отсюда особый интерес представляет натурализация и создание в Хаузханском водохранилище, созданном на Каракумском канале, самовоспроизводящихся популяций растительноядных рыб, доля которых в общем улове в некоторые годы достигала 75% [6, 7, 13].

Цель настоящей работы – анализ процессов перестройки видовой структуры рыбного населения Хаузханского водохранилища при вселении и натурализации в нем дальневосточных пелагофильных растительноядных рыб.

### Материал и методика

Материалом для статьи послужили данные, полученные Ф.М. Шакировой в ходе научно-исследовательских ловов ставными сетями с ячеей 18, 35–100 мм, сачком диаметром 50 см, ихтиопланктонной сетью (ИКС-50) с устьем 0.2 м<sup>2</sup>, мальковой волокушей длиной 6 м из капронового газа № 13 и промысловых уловов рыбаков (невод, длиной 350 м, с ячеей 24 мм в кутке и 40 мм в крыльях, ставные и плавные сети). Структура лова (количество сетей, их ячей, невода и др.) за период исследования не менялась.

Так как информация как из научно-исследовательского лова, так и рыбопромышленной статистики имеет определенную ограниченность в силу методических и экономических причин, мы для решения разных задач анализировали всю доступную информацию. Рыбопромышленная статистика была ежегодной, то есть имелись наиболее подробные данные по динамике во времени. Взят суммарный вылов за год, что уменьшает погрешность показателей видовой структуры, поскольку при этом нивелируются колебания состава уловов, связанные с сезоном, биотопом и орудиями лова [14]. Кроме того, на водоеме до 1990 года был хорошо налажен промысел, вылавливались и учитывались более половины видов рыб, обитающих в нем. Сопоставление данных рыбопромышленной статистики в этот период с результатами ихтиологических исследований показало, что данные статистики отражают изменения в рыбном населении водоемов. Таким образом, мы были вправе анализировать многолетнюю динамику разнообразия и видовой структуры рыбного населения Хаузханского водохранилища на основе рыбопромышленной статистики за период 1967–1990 гг.

Изучение изменений видового богатства ихтиофауны основано на материалах исследовательских уловов, поскольку они наиболее соответствуют решаемой задаче по полноте охвата всей акватории водоёма, применении стандартной методики и т. д. Динамику видового состава ихтиофауны анализировали на основании собственной информации за 1978–2003 гг. и литературных данных [6, 7, 15–26].

В процессе формирования водохранилища изменяются условия обитания рыб. Основываясь на понимании Г.В. Никольским фаунистического комплекса [25] как группы видов, связанных общностью адаптаций, можно анализировать последние как функциональные подсистемы, которые отражают иерархическую

структуру рыбной части сообщества. При этом мы сознательно избегаем теоретических и методических недостатков концепции фаунистических комплексов [27]. В контексте настоящей работы главное при анализе структурных перестроек в рыбном населении – это коадаптированность видов и сходство их реакций на изменения среды обитания. Мы рассматриваем фаунистические комплексы, как экологические группы видов рыб, которые имеют сходные требования к среде. К началу 2000-х годов в Хаузханском водохранилище обитали виды, которые, согласно Г.В. Никольскому [25], представляют шесть фаунистических комплексов. В связи с рыбоводными работами в водоем попала и хольбрукская гамбузия, которая относится к североамериканскому фаунистическому комплексу.

Важную информацию о структурных перестройках можно получить из анализа динамики относительного обилия видов. Поскольку биомасса вида более адекватно отражает его роль в формировании потоков вещества и энергии в экосистеме, оценивали доли видов по биомассе. Для объективизации выделения выбрана логарифмическая шкала. Обилие промысловых видов оценивали по их массовой доле в промысловых уловах. Относительно остальных видов рыб у нас имелась лишь информация об их относительной численности из специальных учетных съемок и данных периодических научно-исследовательских ловов. В связи с переездом Ф.М. Шакировой в Россию отсутствовала возможность собрать дополнительную информацию для перевода данных об обилии видов по численности в данные об их обилии по биомассе. Вместе с тем информация об обилии непромысловых видов по численности также позволяет получить представление о численности исследуемых популяций.

Интегральное описание как изменения числа видов в улове, так и перераспределения их долей основано на индексе биологического разнообразия, основанного на формуле Шеннона [28, 29]:

$$H = - \sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i,$$

где  $p_i$  – доля  $i$ -го вида по массе.

Анализ динамики доминирования основан на показателе *относительная организация*:

$$R = 1 - H / \log_2 N,$$

где  $N$  – число учтенных видов.

Для детерминированных систем, в состав которых входит супердоминант, этот показатель приближается к 1, а для полностью дезорганизованных (при равном вкладе всех видов) он равен 0.

Важно, что изучение структурных перестроек основано на анализе динамики индекса разнообразия. Данный структурный показатель слабо зависит от присутствия или отсутствия редких видов, играющих небольшую роль в функционировании сообщества. Кроме того, проведенная оценка вклада малочисленных и неучитываемых видов показала, что потеря информации об этих видах приводит к относительной погрешности индекса разнообразия не более 15%, а абсолютная погрешность индекса доминирования не превышает величины 0.1 [30]. Все указанное позволяет нам на основе рыбопромысловой статистики

анализировать динамику разнообразия рыбного населения с начала формирования водохранилища до конца 80-х годов, то есть в годы, когда данные по уловам рыб были репрезентативными [31]. Для выявления устойчивого состояния рыбного населения рассматривали фазовый портрет видовой структуры промысловых уловов в координатах  $H$  и  $dH/dt$ , где  $H$  – разнообразие, бит  $dH/dt$  – скорость изменения разнообразия [32, 33]. Подробно методика построения фазового портрета динамической системы описана ранее [32]. Отметим только, что для исключения влияния случайных изменений проводили сглаживание динамики разнообразия, а для более точной оценки скорости изменения разнообразия – интерполяцию исходных данных параболическим окном. Такой метод позволяет выявить устойчивые зоны функционирования сообщества и наглядно представить его динамику в нормальных условиях и в случае нарушающих воздействий.

Анализ основан на поиске равновесных точек (зон), имеющих нулевую скорость изменения разнообразия, и на рассмотрении траектории движения системы в окрестности этих точек. При сильном возмущающем воздействии на рыбное население происходит смена типа траектории его движения на фазовом портрете, приводящая к переходу в другое состояние равновесия. Для понимания дальнейшего анализа отметим, что, как ранее уже показано, при нахождении рыбного населения вдали от равновесного состояния траектория его движения на фазовом портрете имеет вид выпуклой или вогнутой дуги. Первая характеризует движение от состояния, соответствующего меньшему разнообразию, к состоянию с большим разнообразием, например формирование рыбного населения при заполнении многих равнинных водохранилищ [32, 34]. Вогнутая дуга характеризует движение от состояния с большим разнообразием к состоянию, имеющему меньшее разнообразие, например при чрезмерном вылове или при формировании рыбного населения предгорного водохранилища [35, 36]. Однако для всех случаев в формирующихся системах сначала отмечается ускорение перестроек (увеличение скорости изменения разнообразия по модулю), на втором этапе – их замедление. В состоянии равновесия наблюдается минимальная амплитуда колебаний индекса разнообразия, а траектория движения рыбного населения на фазовом портрете имеет вид закручивающейся спирали – особая точка *устойчивый фокус*, раскручивающейся спирали – особая точка *неустойчивый фокус* или эллиптической кривой небольшой амплитуды – особая точка *центр* [30, 32].

Анализ динамики численности вселенных видов и типов, по которым проходила натурализация, основана на классификации фаз и типов процесса акклиматизации по А.Ф. Карпевич [37]. В своей основе классификации фаз и типов процесса акклиматизации являются результатом синтеза классификаций предыдущих исследователей.

Список рыбообразных и рыб приводится по следующим изданиям: «Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России» [38], «Атлас пресноводных рыб России» [39], «Рыбы в заповедниках России» [40], а аборигенных – по таким, как «Рыбы внутренних водоёмов Туркменистана» [17], «Turkmenistanyn onurgaly haywanlary» [41], «Конспект современной ихтиофауны Туркменистана» [42].

### Результаты и их обсуждение

Хаузханское водохранилище – один из крупнейших рыбохозяйственных водоемов Туркменистана. Формирование его гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов началось сразу после начала его заполнения (табл. 1).

Табл. 1

Краткая характеристика Хаузханского водохранилища

Годы залития**	1962–1966
Объем, млн м <sup>3</sup> , максимальный – средний – минимальный	875 – 550 – 50
Площадь, км <sup>2</sup> , максимальная – средняя	210.0 – 120.0
Глубина, м, максимальная – средняя	10.5 – 4.2
Длина водоема, км (при НПУ)*	22.0
Максимальная ширина, км (при НПУ)*	18.0
Колебание уровня, м	7.0
Прозрачность, м	до 4.6
Коэффициент водообмена	от 3.4 до 5.6
Минерализация, г/л	0.6–1.0
Длительность вегетационного периода, мес.	9–10
Трофический статус	мезотрофный

\* По работе [15]; \*\* по [16].

Непрерывно изменяющиеся условия среды во время формирования нового водоема вызывают соответствующую перестройку состава и структуры рыбного населения (табл. 2).

Табл. 2

Состав ихтиофауны Хаузханского водохранилища и питающего его бассейна

Вид, фаунистический комплекс	Река Амударья	Каракумский канал	Водоохранилище. Этап формирования ихтиофауны				
			I	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	III	IV
Acipenseridae							
Шип – <i>Acipenser nudiventris</i> , ДВ	+	+	–	–	–	–	2
Малый амударьинский лопатонос – <i>Pseudoscaphirhynchus hermanni</i> , ДВ	+	–	–	–	–	–	–
Большой амударьинский лопатонос – <i>Pseudoscaphirhynchus kaufmanni</i> , ДВ	+	+	–	–	–	–	1
Cyprinidae							
Лещ – <i>Abramis brama</i> , ПП	+	5	–	–	–	xx	д
Белоглазка – <i>A. sapa</i> , ПП	+	–	–	–	–	–	–
Обыкновенная быстрянка – <i>Alburnoides bipunctatus</i> , ПА	+	+	–	–	–	–	–
Полосатая быстрянка – <i>A. taeniatus</i> , ПА	+	4	+	+	+	+	4
Пестрый толстолобик – <i>*Aristichthys nobilis</i> , КР (был обычен, но малочислен)	+	3	3	3	3	3	3
Обыкновенный жерех – <i>Aspius aspius</i> , ПП	+	+	д	xxx	xx	х	х
Щуковидный жерех – <i>Aspiolucius esocinus</i> , ПП (эндемик Амударьи и Сырдарьи)	+	+	–	–	–	–	–
Короткоголовый усач – <i>Barbus brachycephalus</i> , ПП	+	+	xx	х	х	х	х
Усач булат–маи – <i>Barbus capito</i> , ПП	+	+	xx	х	х	х	х
Остролучка – <i>Capoetobrama kuschakewitschi</i> , ПА	+	4	3	3	3	3	3
Серебряный карась – <i>Carassius gibelio</i> , БР	+	+	–	–	х	xxx	д

Шемая – <i>Chalcalburnus chalcoides</i> , ПП	+	+	–	–	–	1	1
Белый амур – * <i>Stenopharyngodon idella</i> , КР	+	+	х	xxx	xxx	xx	xx
Сазан – <i>Cyprinus carpio</i> , ДВ	+	+	сд	д	д	xxx	xx
Туркестанский пескарь – <i>Goby lepidolaemus</i> , ДВ	+	+	+	+	+	4	4
Корейская востробрюшка – * <i>Hemiculter leucisculus</i> , КР	+	+	–	–	3	4	5
Белый толстолобик – * <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> , КР	+	+	xxx	сд	сд	сд	сд
Язь – <i>Leuciscus idus</i> , БР	+	–	–	–	–	–	–
Черный амур – * <i>Mylopharyngodon piceus</i> , КР	+	+	х	х	х	х	х
Белый амурский лещ – * <i>Parabramis pekinensis</i> , КР	+	+	х	х	xx	xxx	xxx
Чехонь – <i>Pelecus cultratus</i> , ПП	+	+	–	–	–	+	xx
Амурский чебачок – * <i>Pseudorasbora parva</i> , КР	+	+	–	–	+	+	4
Речная абботтина – * <i>Abbottina rivularis</i> , КР (раньше называли амурский лжепескарь)	?	+	–	–	+	+	3
Глазчатый горчак (гонконгский горчак) – * <i>Rhodeus ocellatus</i> , КР	+	+	–	–	–	–	4
Плотва – <i>Rutilus rutilus</i> , БР	+	+	–	–	–	–	4
Красноперка – <i>Scardinius erythrophthalmus</i> ПП	+	–	–	–	–	–	–
Самаркандская храмуля – <i>Capoeta capoeta</i> , ПА	+	–	–	–	–	–	–
Закаспийская храмуля – <i>Capoeta heratensis</i> , ПА	–	+	–	–	–	х	х
Cobitidae							
Золотистая щиповка – <i>Sabanejewia aurata</i> , ПА	+	+	2	2	2	2	2
Азиатский вьюн – * <i>Misgurnus anguillicaudatus</i> , КР	–	+	+	+	+	+	4
Balitoridae							
Бухарский голец – <i>Dzihunia amudarjensis</i> , ПА	+	–	–	–	–	–	–
Гребенчатый голец – <i>Nemacheilus malapterurus</i> , ПА	+	+	–	–	–	–	–
Амударьинский голец – <i>N. oxianus</i> , ПА	+	+	–	–	–	–	–
Таджикский Голец – <i>N. pardalis</i> (эндемик), ПА	+	–	–	–	–	–	–
Siluridae							
Обыкновенный сом – <i>Silurus glanis</i> , ДВ	+	+	д	д	д	xx	xx
Esocidae							
Обыкновенная щука – <i>Esox lucius</i> , БР	+	–	–	–	–	–	–
Salmonidae							
Кумжа – <i>Salmo trutta</i> , БП	+	–	–	–	–	–	–
*Oryziatidae							
Китайская медка – * <i>Oryzias sinensis</i> , КР	–	+	–	–	–	2	2
Poecilidae							
Хольбрукская гамбузия – * <i>Gambusia holbrooki</i> , СА	+	+	+	+	3	3	3
Percidae							
Обыкновенный ерш – <i>Gymnocephalus cernuus</i> БР	+	–	–	–	–	–	–
Речной окунь – <i>Perca fluviatilis</i> , БР	+	–	–	–	–	–	–
Обыкновенный судак – <i>Sander lucioperca</i> , ДВ	+	+	–	х	xx	д	xxx
*Odontobutidae							
Китайский элеотрис – * <i>Micropercops cinctus</i> , КР	–	+ 1996	–	–	–	–	–
*Gobiidae							
Китайский носатый бычок – * <i>Rhinogobius cheni</i> , КР	+	+	–	–	+	+	5
*Channidae							
Змееголов – * <i>Channa argus</i> , КР	+	+	–	–	–	2	3

Условные обозначения. Обилие промыслового вида в улове по биомассе: сд – супердоминант (> 50%); д – доминант (> 10%); xxx – обильный вид (1 – 10%); xx – среднеобильные (0.1–1.0%); х – редкий (0.01–0.1%). Обилие не промыслового вида: 1 – единичный; 2 – редкий; 3 – обычен, но малочислен; 4 – многочислен в отдельных участках; 5 – многочислен повсеместно; “–” – в период исследования не зафиксирован; “+” – нет данных по численности. Фаунистические комплексы; дв – древний верхнетретичный (амфибореальный); бп – бореальный предгорный; бр – бореальный равнинный; пп – понтический пресноводный; па – переднеазиатский; кр – китайский равнинный; са – североамериканский.

\* По работам [16, 18, 26].

Табл. 3

Сроки наступления половой зрелости основных промысловых видов рыб Хаузханского водохранилища.

Вид	Возраст наступления половой зрелости	Источник
Сазан	единично с 3 лет, в массе – в 3+...4+	[46]
Сом	в 3–4 года	[47]
Жерех	единично в 3 года, в массе – в 5–6 лет	[48]
Короткоголовый усач	самки в 5–8 лет, самцы на 1–2 года раньше	Наши данные
Усач булат-май	единично в 3 года при длине 49.0 см, массе 1200 г	Наши данные
Белый толстолобик	самки с 3 лет, самцы с 2 лет	[6]
Белый амур	самки с 3 лет, самцы с 2 лет, при длине 54.0–59.0 см, самки с 3 лет при длине 63.5–64.0 см	[6, 7]
Судак	с 3-летнего возраста, в массе в 3+	[49]
Карась	единично в 1 год, в массе – в 2–3 года	[7]
Лещ	впервые с 3 лет при длине 27.0–36.5, в среднем 30.8 см. В Аральском море с 3 лет при длине в среднем 22.1 см	[49, 50]

Анализ процесса формирования ихтиофауны многих водохранилищ выявил в нем общие черты и наличие различных этапов изменения ее видового состава, которые в большинстве случаев являются общими для водохранилищ равнинного типа [34, 43–45]. Продолжительность и ход этих этапов зависят от специфических для каждого водоема факторов. К ним можно отнести продолжительность заполнения водоема, его размеры и морфометрические параметры, характер водообмена, географическое положение, исходный состав ихтиофауны и соотношение видов по численности в материнских водоемах.

Мы исходили из того, что в основу периодизации развития рыбного населения должны быть положены процессы формирования экосистемы водоема. Они обуславливают структурные перестройки в рыбной части сообщества, связанные прежде всего с изменениями условий воспроизводства. Кроме того, одним из факторов, влияющих на формирование рыбного населения, может быть направленная интродукция новых для данного водоема видов. Процессы, происходящие в экосистеме, находят свое отражение и в структуре уловов рыб, однако они запаздывают по отношению к изменениям в сообществе на время, необходимое для вступления в промысел соответствующих поколений большинства видов рыб. Это время определяется временем полового созревания основных промысловых видов. В условиях Хаузханского водохранилища большинство видов рыб становится половозрелыми уже на третий год (табл. 3), поэтому можно считать, что процессы формирования рыбного населения этого водоема находят отражение в структуре уловов рыб со сдвигом в три года.

**Формирование видового состава.** Ихтиофауна Хаузханского водохранилища формировалась из видов, обитающих в Каракумском канале и реке Амударье. Канал берет начало в Среднем течении Амударьи, поэтому формирование ихтиофауны водохранилища обусловлено особенностями видового состава рыб по течению реки [51]. В первые годы функционирования водохранилища в составе его ихтиофауны присутствовали сазан, сом, жерех и усач булат-май,

то есть виды, обитающие в канале и Среднем течении Амударьи. Одновременно с ними в водоем попали вселяемые в Каракумский канал дальневосточные пелагофильные рыбы – белый толстолобик и белый амур, искусственное воспроизводство которых разработано в 1960–1961 гг. В водохранилище создались благоприятные условия для их обитания, а их естественное размножение установлено впервые в канале в 1968 г. на 20-километровом участке, расположенном в 2.5–3.0 км ниже головного сооружения канала [23]. Ранее Д.С. Алиев [22] предполагал размножение этих видов на основании появления в канале молоди растительноядных рыб [6].

Из непромысловых видов в водохранилище, скорее всего, попала полосатая быстрянка, которая в отдельных участках канала была многочисленна (см. табл. 1).

Последующие изменения в ихтиофауне водоёма связаны с зарегулированием стока Амударьи и регрессией моря, повлекших за собой расселение рыб из нижнего течения Амударьи и Аральского моря. Здесь обитали шип, аральская плотва, аральский жерех, короткоголовый усач, усач булат-маи, аральская шема, золотистая щиповка, лещ, чехонь, серебряный карась, сазан, сом и обыкновенный судак. Следует отметить, что большинство из перечисленных видов, помимо низовьев Амударьи, обычно встречается и в среднем течении реки. Дальнейшее увеличение видового богатства ихтиофауны водохранилища связано с появлением в водоеме обыкновенного судака, серебряного карася и леща. Судак в промысловых уловах появился в 1971 г., а карась и лещ – соответственно в 1976 и 1978 гг. Эти виды обитали в низовьях Амударьи и Сырдарьи и могли появиться в канале и Хаузханском водохранилище в связи с зарегулированием стока Амударьи и регрессией моря. Относительно судака известно, что в 1970 г. 870 разновозрастных его особей из оз. Бийликуль (Казахстан) выпущено в Хаузханское водохранилище [24]. По мнению Д.С. Алиева, вселенные в жаркое лето в водохранилище рыбы были нежизнеспособны. Однако уже в 1971 г. судак стал промысловым видом, уловы которого стали расти (рис. 1).

Появление обыкновенного судака в водохранилище, скорее всего, связано с акклиматизационными работами, а серебряного карася и леща – с отмеченным Д.С. Алиевым процессом миграции рыб из Амударьи, её нижнего течения и Аральского моря. Одновременно с лещем в водоем проникла и аральская шема [52]. В период полевых исследований Ф.М. Шакирова совместно с В.Б. Сальниковым вылавливали шемаю в Хаузханском водохранилище.

В период акклиматизационных работ с белым толстолобиком и белым амуром в водоемы Туркменистана случайно завезли пестрого толстолобика, черного амура и белого амурского леща. Кроме того, в водоемы попали такие непромысловые виды, как корейская востробрюшка, амурский чебачок, речная абботтина и глазчатый горчак (гонконгский). Все эти виды успешно натурализовались в первые годы вселения в Хаузханское водохранилище. К настоящему времени они достигли значительной численности, играя немаловажную роль в промысле (белый амурский лещ) и в питании местных хищников (корейская востробрюшка, амурский чебачок, китайский носатый бычок и др.). Таким образом, по мере формирования экосистемы видовое богатство рыбного населения Хаузханского водохранилища постоянно возрастало и к началу 2000-х годов в водоеме отмечалось 33 вида рыб [21].



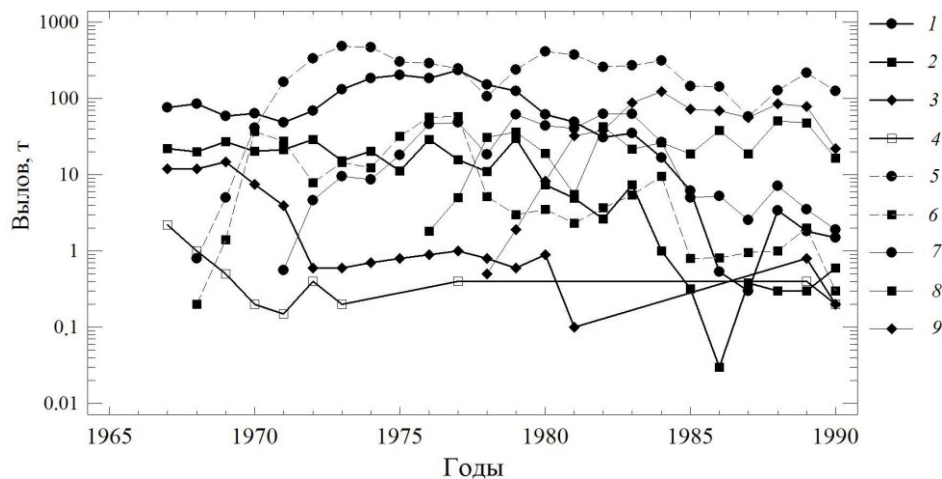


Рис. 1. Динамика промысловых уловов сазана (1), сома (2), жереха (3), аральского усача (4), белого толстолобика (5), белого амура (6), судака (7), карася (8) и леща (9) в Хаузханском водохранилище

**Формирование видовой структуры рыбного населения.** I этап формирования рыбного населения любого водохранилища обусловлен процессами, протекающими в экосистеме водоема при его заполнении. Заполнение Хаузханского водохранилища проходило в 1962–1966 гг. [15]. В структуре промысловых уловов I этап формирования ихтиофауны соответствует периоду 1965–1969 гг. Характерная черта этого этапа – наличие затопленной растительности и обилие органических веществ и детрита, необходимых для развития беспозвоночных. Кратко изменения в экосистеме равнинного водохранилища на первом этапе можно характеризовать следующим образом: смена реофильного состава гидробионтов на лимнофильный; вспышка продуктивности по цепи фитопланктон – зоопланктон – бентос, высокая эффективность размножения рыб, улучшение их роста и других биологических показателей, вспышка численности популяций хищников [45]. В структуре уловов рыб Хаузханского водохранилища на первом этапе формирования ихтиофауны доминировали фитофильные виды древнего верхнетретичного (амфибореального) фаунистического комплекса (рис. 2).

Доминирующий комплекс был представлен сазаном, сомом и жерехом (табл. 4). На первом этапе формирования ихтиофауны наблюдался рост индекса разнообразия уловов, а траектория системы на фазовом портрете – куполообразная кривая. Скорость изменения разнообразия в начале этапа возрастала, а в конце уменьшалась (рис. 3).

Ранее при естественном формировании рыбного населения как в равнинных, так и в предгорных водохранилищах скорость структурных перестроек (изменения индекса разнообразия по модулю) в течение всего первого этапа формирования росла, а на втором этапе убывала [34, 35, 53]. Фазовый портрет рыбного населения Хаузханского водохранилища на I этапе формирования его ихтиофауны отличается от фазовых портретов рыбного населения других водохранилищ при естественном их формировании. Это означает, что уже на I этапе формирования его ихтиофауны на рыбного населения стал действовать дополнительный фактор, влияющий на его структурные перестройки. Прежде всего это

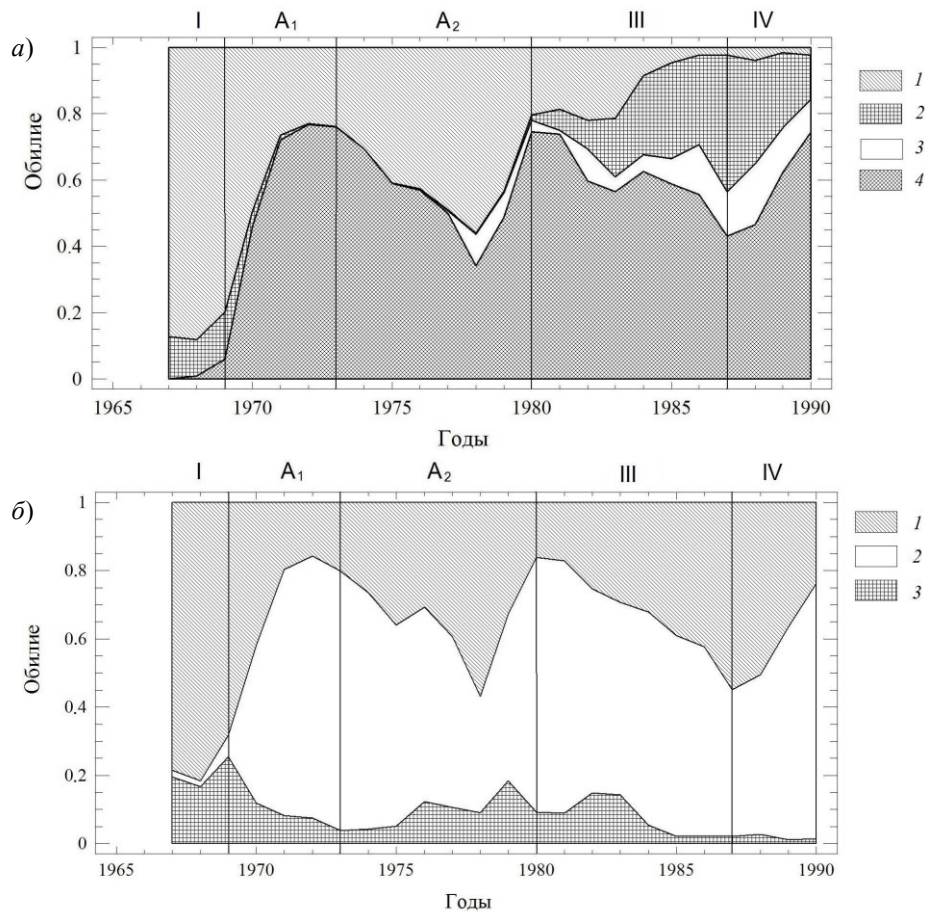


Рис. 2. Динамика соотношения рыб, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам (а) и к экологическим группам, различающихся по отношению к нерестовому субстрату (б) в промысловых уловах Хаузханского водохранилища. а) 1 – древний верхнетретичный или амфибореальный; 2 – понтический пресноводный; 3 – борельно-равнинный; 4 – китайский равнинный; б) 1 – фитофилы; 2 – пелагофилы; 3 – строящие гнезда

обусловлено вселением растительноядных видов рыб в первые годы его существования водохранилища. В 1968 г. они уже появились в промысловых уловах, хотя к концу I этапа их доля в уловах не превышала 5% (рис. 2, а). В дальнейшем относительное обилие растительноядных рыб, принадлежащих к китайскому равнинному фаунистическому комплексу, увеличивалось. Таким образом, в Хаузханском водохранилище, в отличие от водохранилищ с естественным формированием ихтиофауны, мощным фактором дальнейшего изменения, как в сообществе, так и в его рыбной части стало вселение с первых лет его существования растительноядных рыб. После окончания I этапа формирования ихтиофауны с 1970 г. отмечено резкое увеличение численности их популяций, которые находились на третьей фазе натурализации – фазе освоения территории и роста численности. Поэтому после I этапа в формировании рыбного населения водоема наступил этап акклиматизантов.

Табл. 4

Состав доминирующего комплекса рыбного населения Хаузханского водохранилища на разных этапах его формирования

Этап	I	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	III	IV
Видовой состав	Сазан Сом Жерех	Толстолобик Сазан Белый амур	Толстолобик Сазан	Толстолобик Лещ	Толстолобик Лещ Карась

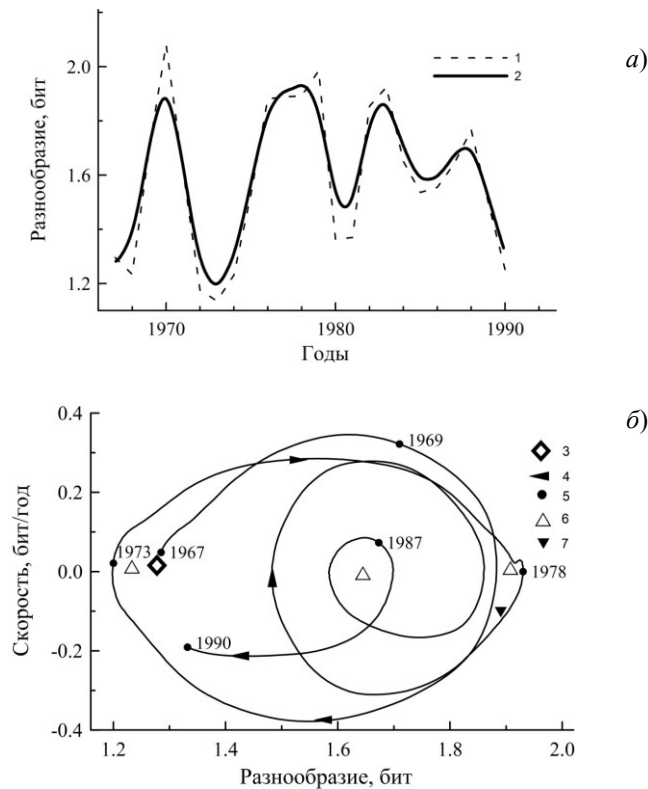


Рис. 3. Динамика разнообразия (а) и фазовый портрет (б) видовой структуры уловов рыб Хаузханского водохранилища: 1 – исходные данные; 2 – сглаженные данные; 3 – исходное состояние системы; 4 – направление перемещения; 5 – состояние системы в год, указанный рядом с кривой; 6 – устойчивое состояние; 7 – критическая точка в функционировании рыбного населения

С 1970 г. наблюдалось резкое увеличение численности вселенных белого толстолобика и белого амура (рис. 1), составляющих к 1973 г. около 75% общего улова. Росли также уловы сазана, а усача уменьшались. В составе доминирующего комплекса появились вселенцы – толстолобик и белый амур, а из прежних видов остался только сазан. В уловах в 1971 г. появился судак, в 1976 г. – карась, а в 1978 г. – лещ.

При естественном формировании ихтиофауны водохранилищ после их заполнения в развитии рыбного населения наступал II этап, названный «период депрессии» ([16, 35, 43–45] и др.). Шло разложение затопленной растительности, а высшая водная растительность водохранилища еще не сформировалась.

Обобщив наблюдения по ряду водохранилищ, П.В. Михеев и К.П. Прохорова [43] отмечали, что после окончания заполнения водохранилища по крайней мере в течение 4–5 лет условия размножения рыб резко ухудшались. Снижалась эффективность размножения фитофильных видов рыб, наблюдалось увеличение возраста полового созревания и ухудшение роста. Поколения этих лет в основном были малочисленными. Продолжалась структурная перестройка под влиянием высокой численности молоди фитофильных видов, которые родились на первом этапе формирования экосистемы водоема. Кратко изменения в экосистеме многих водохранилищ на втором этапе формирования их рыбного населения можно характеризовать следующим образом [45]: снижение продуктивности некоторых звеньев по сравнению с первым этапом, снижение эффективности размножения и ухудшение роста рыб, удлинение времени полового созревания, снижение индивидуальной плодовитости, разбалансированность экосистемы и асинхронность развития отдельных ее компонентов.

До 1970 г. в Хаузханском водохранилище повышалось разнообразие рыбного населения, и уменьшался индекс доминирования, а в дальнейшем, до 1973 г. – уменьшалось разнообразие и повышался индекс доминирования (рис. 3, а, 4). В уловах виды, относящиеся к амфибореальному и понтическому пресноводному фаунистическому комплексу, замещались на виды китайского равнинного. При этом уменьшалось относительное обилие фитофильных рыб и сома, а возрастало – пелагофильных рыб (рис. 2).

К 1973 году рыбное население подошло к равновесному состоянию, соответствующему разнообразию уловов 1.2 бит (рис. 3, а) и доминированию 0.6 (рис. 3, б, 4). Скорость изменения разнообразия приблизилась к 0.

Необходимо отметить, что для большинства равнинных водохранилищ уровень доминирования уловов рыб, соответствующий равновесному состоянию, близок к величине 0.4 [54]. В Хаузханском же водохранилище данный показатель довольно высок. Такой же уровень доминирования рыбного населения, находящегося в равновесном состоянии, отмечен для предгорного Мингечаурского [35] и Новосибирского водохранилищ [55], в уловах из которых доминировали только супердоминант лещ и судак.

Судя по фазовому портрету, в равновесном состоянии рыбная часть сообщества Хаузханского водохранилища не задержалась. Продолжались структурные перестройки, и к 1978 г. рыбное население перешло в состояние, соответствующее разнообразию уловов 1.8 бит. Однако структурные перестройки продолжались, и начиная с 1980 года траектория движения рыбного населения на фазовом портрете уловов стала закручивающейся спиралью для состояния, соответствующего разнообразию уловов, равному 1.65 бит. Это указывает на то, что по структуре уловов рыб с 1980 года в формировании рыбного населения водохранилища наступил III этап. К этому времени уменьшилась амплитуда колебаний индексов разнообразия и доминирования, стабилизировалось относительное обилие рыб, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам и экологическим группам (рис. 2, 3, а, 4).

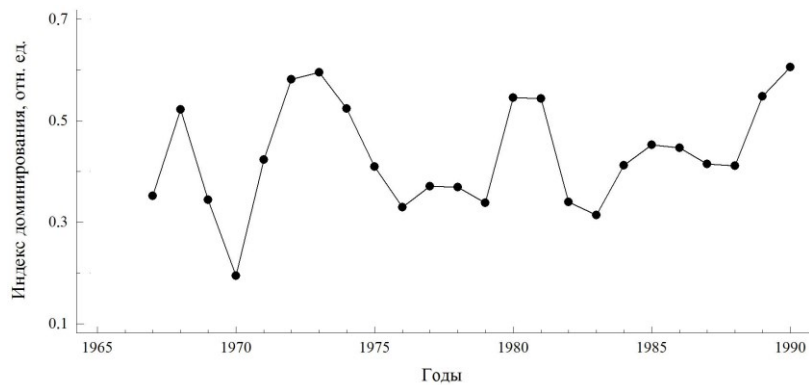


Рис. 4. Динамика индекса доминирования уловов рыб Хаузханского водохранилища

Таким образом, в формировании рыбного населения Хаузханского водохранилища этап акклиматизантов продолжался с 1966 по 1977 г., а в уловах он соответствовал периоду с 1969 по 1980 г. В данный период на основе состава доминирующего комплекса, фазового портрета структуры уловов и динамики соотношения рыб, принадлежащих к различным фаунистическим комплексам и экологическим группам, этап акклиматизантов можно условно разделить на два периода – этап акклиматизантов  $A_1$  (в экосистеме водоема 1966–1970 гг., а в уловах рыб – 1969–1973 гг.) и этап акклиматизантов  $A_2$  (в экосистеме водоема 1970–1977 гг., а в структуре уловов 1973–1980 гг.).

Характерной чертой этапа акклиматизантов  $A_1$  можно считать резкое увеличение численности популяций белого толстолобика и белого амура, натурализация которых прошла на высоком уровне численности вселенцев. В уловах рыб данный период характеризовался продолжившимся нарастанием и выходом на плато вылова белого толстолобика и второго акклиматизанта – белого амура. Одновременно шло уменьшение уловов жереха и короткоголового усача (рис. 1). В структуре уловов рыбы древнего верхнетретичного (амфибореального) и понтического пресноводного фаунистических комплексов замещаются вселенцами китайского равнинного комплекса, а фитофильные виды и строящие гнезда замещают пелагофильные виды (рис. 2). В составе доминирующего комплекса белый толстолобик, доля в уловах которого возросла до 75%, и белый амур заменили сома и жереха (табл. 2). В водоеме появился судак.

Необходимо отметить, что описанные изменения проходили на фоне процессов, характерных для II этапа формирования ихтиофауны многих водохранилищ, которые частично внесли свой вклад в структурные перестройки рыбного населения. Шло разложение затопленной растительности, ухудшились условия обитания оксифильных видов и воспроизводства фитофильных видов рыб, а вспышка численности растительноядных рыб дополнительно это усугубила. Следовательно, можно сказать, что к этому моменту процесс акклиматизации и натурализации растительноядных рыб в Хаузханское водохранилище достиг максимально возможной для климатических условий водоема численности, или фазы «взрыва». В 1973 г. уловы белого толстолобика достигли максимальной за весь предшествующий период величины. Однако катастрофических последствий для популяций это не имело.

Этап акклиматизантов  $A_2$ , который в уловах соответствовал периоду 1973–1980 гг., характеризовался появлением в водоеме новых вселенцев – карася, леща и аральской шемаи. Доминирующими видами остались белый толстолобик, теряющий статус супердоминанта, и сазан, уловы которого возрастали. Рыбное население к концу периода пришло в равновесное состояние, соответствующее индексу разнообразия 1.9 бит и индексу доминирования уловов 0.4.

По сравнению с периодом  $A_1$  увеличилось относительное обилие видов фитофильных рыб и видов, строящих гнезда за счет судака. В уловах появился серебряный карась, относящийся к бореальному равнинному фаунистическому комплексу (рис. 2).

В начале 80-х годов структура уловов рыб стала стабилизироваться (рис. 2–4). Это говорит о том, что в формировании ихтиофауны водохранилища с конца 70-х годов (в структуре уловов с 1980 г.) наступил III этап, названный этапом стабилизации, который соответствовал промысловым уловам 1983–1987 гг. Необходимо отметить, что в водохранилищах с естественным формированием ихтиофауны он следовал после II этапа – «депрессии» [34, 35, 53]. Рыбное население Хаузханского водохранилища в этот период стремилось к равновесному состоянию, соответствующему разнообразию уловов 1.65 бит и величине индекса доминирования 0.4. По-прежнему в доминирующей комплекс входил толстолобик, ставший опять супердоминантом, а сазана заместил лещ. В то же время наряду с доминантом в уловах существенное значение приобрел карась, а уловы судака по сравнению с этапом  $A_2$  уменьшились. В данный период уменьшалось относительное обилие и пелагофильных видов рыб и рыб, строящих гнезда, а фитофильных видов возрастало. При этом уменьшился вклад рыб древнего верхнетретичного (амфибореального) и китайского равнинного комплекса, а росло обилие рыб понтического пресноводного и бореального равнинного фаунистических комплексов (рис. 2).

На III этапе формирования ихтиофауны (стабилизации) уровень воспроизводства рыб находился в относительном динамическом равновесии с величиной смертности, стабилизировалось относительное обилие видов, относящихся к разным экологическим группам и фаунистическим комплексам. Уменьшалась амплитуда колебаний индекса разнообразия уловов рыб, а траектория системы на фазовом портрете стала закручивающейся спиралью, то есть рыбное население на III этапе формирования приходило в равновесное состояние. Кратко изменения в экосистеме на третьем этапе формирования экосистемы можно характеризовать следующим образом [45]: развитие отдельных компонентов и их взаимосвязь пришла в динамическое равновесие, началось эвтрофирование водоема, произошла стабилизация уровня продуктивности всех звеньев на новом качественном составе, улучшились биологические показатели рыб (рост, созревание, плодовитость).

Аккумуляционный эффект водохранилища приводит к возрастанию эвтрофирования, загрязнению водоема и переходу рыбного населения на IV этап формирования, характеризуемый усилением антропогенного воздействия и приводящий к разбалансировке экосистемы, названный «периодом ухудшения условий» [16], или «дестабилизацией» [45]. В формировании рыбного населения Хаузханского водохранилища IV этап наступил в 1984 г., а в структуре уловов

проявился в 1987 г. Судя по фазовому портрету в 1987 г., рыбное население вышло из равновесного состояния (рис. 3, б). Отмечалось уменьшение разнообразия уловов рыб (рис. 3, а). Наблюдалось уменьшение обилия фитофильных видов и рыб, принадлежащих к понтическому пресноводному фаунистическому комплексу.

Известно, что в конце 70-х годов заилилось Келифское (головное на Каракумском канале) водохранилище. Как следствие оно потеряло своё значение как отстойник для твёрдого стока. Это привело к уменьшению эффективности естественного воспроизводства растительноядных рыб на данном участке канала, снижению биомассы зоопланктона, необходимого для обеспечения пищей скатывающейся в водоём молоди рыб, что вызывало её голодание. В результате снизилась эффективность естественного размножения пелагофильных растительноядных рыб на Головном участке канала, и уменьшилось поступление молоди пелагофильных видов рыб в Хаузханское водохранилище [6]. Проведенное позднее изучение естественного воспроизводства этих видов в Каракумском канале определили новые участки расположения их нерестилищ (270–420, 440–599 и 630–635 км). Однако скат икры и личинок в водохранилище из новых нерестовых участков был значительно меньше по сравнению с тем периодом, когда они поступали с Головного участка [20]. Дополнительно шло эвтрофирование водоёмов. В результате наблюдался процесс регрессии естественных пресноводных экосистем, в том числе и Хаузханского водохранилища. Так, сократились размеры экосистемы, произошло заиливание и уменьшение его водных запасов. Все это вызвало ухудшение условий обитания ихтиофауны и снижение её разнообразия [16, 42, 52, 56].

### Заключение

Анализ процессов становления рыбного населения Хаузханского водохранилища показал наличие этапности и определенных закономерностей в изменении его видовой структуры в разные периоды существования водоема.

Вселение растительноядных пелагофильных видов с первых лет существования водоема изменило ход естественного формирования рыбного населения Хаузханского водохранилища и появления нового этапа, названного «этапом акклиматизантов». Данный этап формирования по процессу перестройки видовой структуры можно разбить на два периода. Сходные процессы наблюдались и в Новосибирском водохранилище, в который с первых лет его существования вселили новые для данного региона виды леща и судака [55].

В равнинных водохранилищах на первом этапе формирования ихтиофауны создались благоприятные условия для нереста фитофильных видов рыб: обилие затопленной растительности и корма для молоди рыб. В результате на данном этапе отмечалось повышение в уловах доли относительно быстро созревающих видов бореально-равнинного фаунистического комплекса плотвы и щуки [34, 45, 55]. В Хаузханском водохранилище на I этапе формирования из-за бедности видового состава ихтиофауны, попавших в водоем, отсутствовали виды бореально-равнинного комплекса и вспышки обилия хищников не отмечено.

Совместное воздействие антропогенных и климатических факторов, влияющих на воспроизводство и существование популяций рыб в экосистеме водоема,

определили значительный уровень колебаний численности рыб, изменения в доминирующем комплексе и структурные перестройки в рыбном населении за рассматриваемый период. Рыбное население Хаузханского водохранилища к концу 80-х годов прошлого столетия уже находилось на IV этапе формирования ихтиофауны – этапе усиления антропогенного воздействия и дестабилизации.

Таким образом, существование рыбного населения в водохранилище, которое в сильной мере подвержено антропогенному влиянию, находится в постоянной зависимости от интенсивности этого воздействия. В связи с этим, вероятно, нельзя утверждать, что процессы формирования ихтиофауны какого-либо водохранилища закончены, а можно говорить только об относительной их стабилизации.

Анализ структурных перестроек рыбного населения Хаузханского водохранилища показал, что вселение в водоем одновременно с его заливом не обитавших там, но адаптированных к новым условиям видов рыб, может внести существенные изменения в процесс формирования ихтиофауны. В конечном счете это может привести к образованию новой рыбной части сообщества, функционирование которой основано не на аборигенных видах рыб, а на вселенцах. При этом появление нового этапа – этапа акклиматизантов – удлиняет и усложняет процесс формирования ихтиофауны.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод РАН № АААА-А18-118012690102-9 и ААА-А18-118012690137-1.

#### Литература

1. *Leppakoski E, S. Gollasch S. Olenin S.* (Eds.) Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. – Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ, 2002. – 583 p.
2. *Dgebuadze Yu.Yu.* National strategy, state, trends, studies, management and priorities concerning invasions of alien species on the Russian territory // Proc. II Symposium on Invasions of alien species in Holarctic. – Borok: IBIW RAS, 2003. – P. 324–331.
3. *Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г.* (ред.) Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. – 436 с.
4. *Никольский Г.В., Алиев Д.С., Милановский Ю.Е.* Рыбы-мелиораторы. – М.: Знание, 1979. – 64 с.
5. *Кудерский Л.А.* Акклиматизация рыб в водоемах России // Вопр. рыболовства. – 2001. – Т. 2, № 1. – С. 6–85.
6. *Алиев Д.С., Суханова А.И., Шакирова Ф.М., Малахова Т.В.* Растительноядные рыбы в Туркменистане. – Ашхабат: Ылым, 1994. – 326 с.
7. *Павлов Д.С., Алиев, Д.С., Шакирова Ф.М., Нездолый В.К., Островский М.П.* Биология рыб Сарызынского водохранилища. – М., 1994. – 174 с.
8. *Кудерский Л.А., Александров А.К., Строганова Н.В.* Воспроизводство рыбных запасов в водоемах России // Воспроизводство рыбных запасов: Материалы совещания в г. Ростове на/Д 28 сент. – 2 окт. 1998 г. – М., 2000. – С. 3–19.
9. *Martino K.V.* Natural reproduction of white amur (*Ctenopharyngodon idella*) in the reservoirs of the Lower Volga // Hydrobiologia. – 1974. – V. 10, No 1. – P. 91–93.



10. *Нездолуй В.К., Митрофанов В.П.* О естественном размножении белого амура в реке Или // *Вопр. ихтиологии.* – 1975. – Т. 15, Вып. 6. – С. 1039–1045.
11. *Веригин Б.В., Макеева А.П., Заки Мохамед М.И.* Естественный нерест толстолобиков и белого амура в реке Сыр-Дарье // *Вопр. ихтиологии.* – 1978. – Т. 18, Вып. 1. – С. 160–163.
12. *Abdusamadov A.S.* Biology of white amur (*Ctenopharyngodon idella*), silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead (*Aristichthys nobilis*), acclimatized in the Terek region of the Caspian basin // *J. Ichthyol.* – 1986. – V. 26, No 4. – P. 41–49.
13. *Алиев Д.С., Суханова А.И., Малахова Т.В., Шакирова Ф.М.* Современное состояние естественного воспроизводства дальневосточных пелагофильных рыб в водоемах Туркменистана // *Гидробиология водоемов Туркменистана: Сб. ст. / Под ред. Ш.И. Когана.* – Ашхабат: Ылым, 1992. – С. 141–161.
14. *Tereshchenko L.I., Tereshchenko V.G.* On the accuracy of information characteristics of the species structure of ichthyocenosis // *J. Ichthyol.* – 1987. – V. 27, No 6. – P. 919–923.
15. *Исаев А.И., Карпова Е.И.* Рыбное хозяйство водохранилищ. – М.: Пищевая пром-сть, 1989. – 255 с.
16. *Sal'nikov V.B., Reshetnikov Yu.S.* Formation of the fish population in the artificial reservoirs of Turkmenistan. *J. Ichthyol.* – 1991. – V. 31, No 4. – P. 565–575.
17. *Алиев Д.С., Веригина И.А., Световидова А.А.* Видовой состав рыб, завозимых вместе с белым амуром и толстолобиком из Китая // *Проблемы рыбохозяйственного использования растительноядных рыб в водоёмах СССР.* – Ашхабат: Изд-во АН ТССР, 1963. – С. 178–180.
18. *Aliiev D.S., Sukhanova A.I., Shakirova F.M.* Fishes of the inland waters of Turkmenistan. Ashkhabad: Ylym, 1988. – 142 p.
19. *Алиев Д.С.* Роль растительноядных рыб в реконструкции промысловой ихтиофауны и биологической мелиорации водоемов // *Вопр. ихтиологии.* – 1976. – Т. 16, Вып. 2. – С. 247–262.
20. *Charyev R.O.* Some consequences of the introduction and acclimatization of grass carp *Stenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) in the Karakum Canal // *J. Ichthyology.* – 1984. – V. 24, No 3. – P. 1–8.
21. *Shakirova F.M.* Present-day condition of ichthyofauna in reservoirs of Turkmenistan // *Zonn I., Kostianoy A. (Eds.) The Turkmen Lake Altyn Asyr and Water Resources in Turkmenistan. The Handbook of Environmental Chemistry, V. 28.* –Berlin; Heidelberg: Springer, – P. 233–259.
22. *Алиев Д.С.* Размножение белого амура, белого и пестрого толстолобиков, вселенных в бассейн Амударьи // *Вопр. ихтиологии.* – 1965. – Т. 5, Вып. 4. – С. 593–599.
23. *Алиев Д.С., Суханова А.И.* Гидрологические условия и нерест растительноядных рыб в Каракумском канале // *Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. конф.* – Ашхабат, 1974. – Кн. 1. – С. 27–29.
24. *Сальников В.Б., Бушева Т.Н.* Биология и рыбохозяйственное использование судака Хаузханского водохранилища // *Динамика численности промысловых рыб.* – М.: Наука, 1986. – С. 204–215.
25. *Никольский Г.В.* Структура вида и закономерности изменчивости рыб. – М.: Пищ. пром-сть, 1980. – 184 с.
26. *Reshetnikov Yu.S., Shakirova F.M.* A zoogeographical analysis of the ichthyofauna of Central Asia including a list of freshwater fishes // *J. Ichthyol.* – 1993. – V. 33, No 4. – P. 99–110.
27. *Сычевская Е.К.* Рыбы Монгольской народной республики. Условия обитания, систематика, морфология, зоогеография. – М.: Наука, 1983. – 277 с.

28. *Pielou E.C.* Mathematical Ecology. – N. Y.: John Wiley & Sons, 1977. – 385 p.
29. *Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М.* Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. – М.: ИПЭЭ РАН, 1994. – С. 86–98.
30. *Терещенко В.Г.* Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2005. – 49 с.
31. *Кудерский Л.А., Печников А.С.* Динамика рыбного населения озера // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. – СПб.: Наука, 2002. – С. 224–237.
32. *Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б.* Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутренних вод. – 1997. – № 1. – С. 23–31.
33. *Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G.* Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions // Hydrobiologia. – 1996. – V. 322. – P. 277–282.
34. *Tereshchenko V.G., Strelnikov A.S.* Analysis of long-term changes in the fish community in Rybinsk // J. Ichthyol. – 1997. – V. 37, No 8. – P. 590–598.
35. *Tereshchenko V.G., Nadirov S.N.* Formation of the structure of a fish population from piedmont reservoir // J. Ichthyol. – 1996. – V. 36, No 2. – P. 146–155.
36. *Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г.* Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. – М.: ИПЭЭ РАН, 1997. – С. 269–277.
37. *Карневич А.Ф.* Теория и практика акклиматизации водных организмов. – М.: Пищевая пром-сть, 1975. – 432 с.
38. *Reshetnikov Yu.S., Bogutskaya N.G., Vasil'eva E.D., Dorofeeva E.A., Naseka A.M., Popova O.A., Savvaitova K.A., Sideleva V.G., Sokolov L.I.* An annotated check-list of the freshwater fishes of Russia // J. Ichthyol. – 1997. – V. 37, No 9. – P. 687–736.
39. *Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкин Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Джеббадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В.* Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. – М.: Наука, 2002. – Т. 1. – 379 с.; Т. 2. – 253 с.
40. Рыбы в заповедниках России. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Тов-во науч. изд., 2010. – 627 с.
41. *Atayew K., Salnikow W., Saparmyradow J., Sammakow S.* Turkmenistanyn onurgaly haywanlary (sistematikasy, turkmence, rusca we latynca atlary). – Ashgabat, 2010. – С. 5–12.
42. *Рустамов А.К., Шакирова Ф.М.* Конспект современной ихтиофауны Туркменистана // Изучение биоразнообразия Туркменистана (позвоночные животные): Науч. сб. / Под ред. О.С. Сопыева, Ш.Р. Херремова. – М.: Ашхабад, 2013. – С. 78–89.
43. *Михеев П.В., Прохорова К.П.* Рыбное население водохранилищ и его формирование. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 86 с.
44. *Дрягин П.А.* Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Изв. ГосНИОРХ. – 1961. – Т. 50. – С. 382–394.
45. *Kuznetsov V.A.* Change of the ecosystem of the Kuibyshev Reservoir in the process of its formation // Water Res. – 1997. – V. 24, No 2. – P. 228–233.
46. *Сальников В.Б.* К биологии сазана *Suiprinus carpio* L. Хаузханского водохранилища // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. – 1989. – № 6. – С. 50–56.
47. *Мухамедиева Ф.Д., Сальников В.Б.* Материалы по морфологии и экологии сома *Silurus glanis* L. Хаузханского водохранилища // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. – 1980. – № 2. – С. 34–39.

48. Мухамедиева Ф.Д., Сальников В.Б. К биологии Аральского жереха Копетдагского водохранилища // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. – 1985. – № 1. – С. 17–26.
49. Сальников В.Б., Бушева Т.Н. Биология леща *Abramis brama orientalis* Berg Хаузханского водохранилища // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. – 1990. – № 1. – С. 39–46.
50. Никольский Г.В. Рыбы Аральского моря. – М.: Изд-во Моск. о-ва испытат. природы, 1940. – 216 с.
51. Salnikov V.B. Formation of the Fish Population in the Artificial Hydrographic Network of Turkmenistan (the Amudarya River Basin) // Fet V., Atamuradov K.I. (Eds.) Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Monographiae Biologicae, V. 72. – Dordrecht: Springer, 1994. – P. 365–387.
52. Salnikov V.B. Possible changes in the composition of the ichthyofauna after completion of the Karakum Canal in Turkmenistan // J. Ichthyol. – 1995. – V. 35, No 7. – P. 108–121.
53. Терещенко В.Г., Кузнецов В.А., Козловский С.В., Шакирова Ф.М. Оценка состояния экосистем внутренних водоемов на основе анализа структурного фазового портрета рыбной части сообщества // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2006. – Т. 148, кн. 1. – С. 35–44.
54. Терещенко В.Г. Функциональные основы формирования и поддержания устойчивых уровней разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. – М.: ИПЭЭ РАН, 2000. – С. 314–316.
55. Tereshchenko V.G., Trifonova O.V., Tereshchenko L.I. Formation of the structure of fish population in the Reservoir with the Introduction of New Species of Fish from the First Years of Its Existence // J. Ichthyology. – 2004. – V. 44, No 5. – P. 619–634.
56. Salnikov V.B. Anthropogenic migration of fish in Turkmenistan // J. Ichthyology. – 1998. – V. 38, No 8. – P. 591–602.

Поступила в редакцию  
25.12.17

---

**Терещенко Владимир Григорьевич**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник

Институт биологии внутренних вод РАН  
п. Борок, Ярославская обл., 152742, Россия  
E-mail: [tervlad@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:tervlad@ibiw.yaroslavl.ru)

**Шакирова Фирдауз Мубараковна**, кандидат биологических наук, заместитель директора

Татарский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»  
ул. Тази Гиззата, д. 4, г. Казань, 420111, Россия  
E-mail: [shakirovafm@gmail.com](mailto:shakirovafm@gmail.com)

**Латыпова Венера Зиннатовна**, доктор химических наук, профессор кафедры прикладной экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: [ryvenera@yandex.ru](mailto:ryvenera@yandex.ru)

**Степанова Надежда Юльевна**, доктор биологических наук, заведующий кафедрой прикладной экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: [step090660@yandex.ru](mailto:step090660@yandex.ru)

doi: 10.26907/2542-064X.2019.1.172-194

**The Impact of Herbivorous Fish Introduction on the Formation of Fish Communities in Water Bodies (Based on the Khauzkhan Reservoir, Turkmenistan)**

*V.G. Tereshchenko*<sup>a\*</sup>, *F.M. Shakirova*<sup>b\*\*</sup>, *V.Z. Latypova*<sup>c\*\*\*</sup>, *N.Yu. Stepanova*<sup>c\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia*

<sup>b</sup>*Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Tatar Branch, Kazan, 420111 Russia*

<sup>c</sup>*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

E-mail: \**tervlad@ibiw.yaroslavl.ru*, \*\**shakirovafm@gmail.com*, \*\*\**ryvenera@yandex.ru*,  
\*\*\*\**step090660@yandex.ru*

Received December 25, 2017

**Abstract**

The dynamics of the structure of fish species complex in the community of the Khauzkhan Reservoir (Turkmenistan) has been analyzed from the time when it was filled in 1966 to 1990. In order to quantify the observed changes in the fish population, the indices of diversity and dominance and the dynamic phase portrait method have been used and the structural changes have been visualized. Changes in the dominant complex of species and the dynamics of the relative abundance in the catches of fish groups belonging to different faunal complexes and ecological groups have been also considered. A relation between the changes in the structure of fish species complex in the community under study and the changes in the ecosystem of the reservoir has been found. It has been shown that the introduction of herbivorous fish from the first years of the reservoir filling has resulted in a new stage in the formation of its ichthyofauna, which is known as the stage of acclimatization, and in the extension of the formation process. Currently, the fish population of the Khauzkhan Reservoir is at the 4th stage of formation – the stage of an increase in the anthropogenic impact.

**Keywords:** fish population, introduced species, herbivorous fish, stages of ichthyofauna formation, Khauzkhan Reservoir

**Acknowledgments.** The study was supported by the state assignments nos. AAAA-A18-118012690102-9 and AAA-A18-118012690137-1 for Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences.

**Figure Captions**

Fig. 1. Commercial catches dynamics for common carp (1), catfish (2), asp (3), Aral barbel (4), silver carp (5), grass carp (6), sander (7), crucian carp (8), and bream (9) in the Khauzkhan Reservoir.

Fig. 2. Dynamics of the ratio of fish belonging to different faunal complexes (a) and to the ecological groups distinguished by the spawning substrate preference (b) in the commercial catches from the Khauzkhan Reservoir. a) 1 – ancient Late Tertiary or amphiboreal; 2 – Pontian fresh-water; 3 – boreal-lowland; 4 – Chinese lowland; b) 1 – phytophils; 2 – pelagophils; 3 – nest builders.

Fig. 3. Diversity dynamics (a) and phase portrait (b) of the species complex structure of fish caught in the Khauzkhan Reservoir. 1 – initial data; 2 – smoothed data; 3 – initial state of the system; 4 – direction of movement; 5 – system state in the year near the curve; 6 – steady state; 7 – critical point the fish population functioning.

Fig. 4. Dynamics of the index of dominance of fishes of the Khauzkhan Reservoir in the catches.

## References

1. Leppakoski E, S. Gollasch S. Olenin S. (Eds.) *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Acad. Publ., 2002. 583 p.
2. Dgebuadze Yu.Yu. National strategy, state, trends, studies, management and priorities concerning invasions of alien species on the Russian territory. *Proc. II Symposium on Invasions of Alien Species in Holartic*. Borok, IBIW RAS, 2003, pp. 324–331.
3. Alimov A.F., Bogutskaya N.G. (Eds.) *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* [Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems]. Moscow, Tov-vo. Nauchn. Izd. KMK, 2004. 436 p. (In Russian)
4. Nikol'skii G.V., Aliev D.S., Milanovskii Yu.E. *Ryby-melioratory* [Filter-Feeding Fish]. Moscow, Znanie, 1979. 64 p. (In Russian)
5. Kuderskii L.A. Acclimatization of fish in water bodies of Russia. *Vopr. Rybolov.*, 2001, vol. 2, no. 1, pp. 6–85. (In Russian)
6. Aliev D.S., Sukhanova A.I., Shakirova F.M., Malakhova T.V. *Rastitel'noyadnye griby v Turkmenistane* [Herbivorous Fishes in Turkmenistan]. Ashgabat, Ylym, 1994. 326 p. (In Russian)
7. Pavlov D.S., Aliev D.S., Shakirova F.M., Nezdolii V.K., Ostrovskii M.P. *Biologiya ryb Saryyazynskogo vodokhranilishcha* [Biology of Fishes of Saryyazynskoe Reservoir]. Moscow, 1994. 174 p. (In Russian)
8. Kuderskii L.A., Aleksandrov A.K., Stroganova N.V. Restoration of fish resources in Russian water bodies. *Vosproizvodstvo rybnyykh zapasov: Materialy soveshchaniya v g. Rostove na/D 28 sent. – 2 okt. 1998 g.* [Fish Resources Restoration: Proc. Conf. in Rostov-on-Don, Sept. 28 – Oct. 2, 1998]. Moscow, 2000, pp. 3–19. (In Russian)
9. Martino K.V. Natural reproduction of white amur (*Ctenopharyngodon idella*) in the reservoirs of the Lower Volga. *Hydrobiologia*, 1974, vol. 10, no. 1, pp. 91–93.
10. Nezdolii V.K., Mitrofanov V.P. On the natural reproduction of grass carp in the Il' River. *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 6, pp. 1039–1045. (In Russian)
11. Verigin B.V., Makeeva A.P., Zaki Muhammad M.I. Natural spawning of bighead and grass carps in the Syr Darya River. *Vopr. Ikhtiol.*, 1978, vol. 18, no. 1, pp. 160–163. (In Russian)
12. Abdusamadov A.S. Biology of white amur (*Ctenopharyngodon idella*), silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead (*Aristichthys nobilis*), acclimatized in the Terek region of the Caspian basin. *J. Ichthyol.*, 1986, vol. 26, no. 4, pp. 41–49.
13. Aliev D.S., Sukhanova A.I., Malakhova T.V., Shakirova F.M. The current state of natural restoration of Far Eastern pelagophil fish in water bodies of Turkmenistan. In: Kogan Sh.I. (Ed.) *Gidrobiologiya vodoemov Turkmenistana* [Hydrobiology of Water Bodies of Turkmenistan]. Ashgabat, Ylym, 1992, pp. 141–161. (In Russian)
14. Tereshchenko L.I., Tereshchenko V.G. On the accuracy of information characteristics of the species structure of ichthyocenosis. *J. Ichthyol.*, 1987, vol. 27, no. 6, pp. 919–923.
15. Isaev A.I., Karpova E.I. *Rybnoe khozyaistvo vodokhranilishch* [Fisheries of Reservoirs]. Moscow, Pishch. Prom-sti., 1989. 255 p. (In Russian)
16. Sal'nikov V.B., Reshetnikov Yu.S. Formation of the fish population in the artificial reservoirs of Turkmenistan. *J. Ichthyol.*, 1991, vol. 31, no. 4, pp. 565–575.
17. Aliev D.S., Verigina I.A., Svetovidova A.A. Species composition of fishes imported together with grass and silver carps from China. In: *Problemy rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya rastitel'noyadnykh ryb v vodoemakh SSSR* [Problems of Fishery of the Herbivorous Fishes in Reservoirs of the Soviet Union]. Ashgabat, Izd. Akad. Nauk TSSR, 1963, pp. 178–180. (In Russian)
18. Aliev D.S., Sukhanova A.I., Shakirova F.M. *Fishes of the Inland Waters of Turkmenistan*. Ashkhabad, Ylym, 1988. 142 p.
19. Aliev D.S. The role of herbivorous fishes in the biological amelioration of water bodies. *Vopr. Ikhtiol.*, 1976, vol. 16, no. 2, pp. 247–262. (In Russian)
20. Charyev R.O. Some consequences of the introduction and acclimatization of grass carp *Ctenopharyngodon idella* (Val.) (Cyprinidae) in the Karakum Canal. *J. Ichthyol.*, 1984, vol. 24, no. 3, pp. 1–8.

21. Shakirova F.M. Present-day condition of ichthyofauna in reservoirs of Turkmenistan. In: Zonn I., Kostianoy A. (Eds.) *The Turkmen Lake Altyn Asyr and Water Resources in Turkmenistan. The Handbook of Environmental Chemistry*. Vol. 28. Berlin, Heidelberg, Springer, 2013, pp. 233–259.
22. Aliev D.S. Breeding of grass carp, silver carp, and bighead carp introduced in the Amu Darya River basin. *Vopr. Ikhtiol.*, 1965, vol. 5, no. 4, pp. 593–599. (In Russian)
23. Aliev D.S., Sukhanova A.I. Hydrological conditions and spawning of herbivorous fishes in the Karakum Canal. In: *Biologicheskie osnovy rybnogo khozyaistva respublik Srednei Azii i Kazakhstana* [The Biological Bases of Fisheries in the Central Asian republics and Kazakhstan]. Book 1. Ashgabat, 1974, pp. 27–29. (In Russian)
24. Sal'nikov V.B., Busheva T.N. Biology and commercial fishing of sander in the Khauzkhan Reservoir. In: *Dinamika chislennosti promyslovykh ryb* [Dynamics of Commercial Fish Abundance]. Moscow, Nauka, 1986, pp. 204–215. (In Russian)
25. Nikol'skii G.V. *Struktura vida i zakonmernosti izmenchivosti ryb* [Structure of Species and Patterns of Fish Variation]. Moscow, Pishch. Prom-st., 1980. 184 p. (In Russian)
26. Reshetnikov Yu.S., Shakirova F.M. A zoogeographical analysis of the ichthyofauna of Central Asia including a list of freshwater fishes. *J. Ichthyol.*, 1993, vol. 33, no. 4, pp. 99–110.
27. Sychevskaya E.K. *Ryby Mongol'skoi narodnoi respubliki. Usloviya obitaniya, sistematika, morfologiya, zoogeografiya* [Fish of Mongolian People's Republic. Habitat Conditions, Taxonomy, Morphology, and Zoogeography]. Moscow, Nauka, 1983. 277 p. (In Russian)
28. Pielou E.C. *Mathematical Ecology*. New York, John Wiley & Sons, 1977. 385 p.
29. Tereshchenko V.G., Tereshchenko L.I., Smetanin M.M. Assessing different biological diversity indices of communities. In: *Bioraznoobrazie: Stepen' taksonomicheskoi izuchennosti* [Biodiversity: Available Data on Taxonomy]. Moscow, IPEE Ross. Akad. Nauk, 1994, pp. 86–98. (In Russian)
30. Tereshchenko V.G. The dynamics of fish community diversity in lakes and reservoirs of Russia and adjacent countries. *Extended Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss.* St. Petersburg, 2005. 49 p. (In Russian)
31. Kuderskii L.A., Pechnikov A.S. Fish community dynamics in the lake. In: *Ladozhskoe ozero. Proshloe, nastoyashchee, budushchee* [Lake Ladoga. Past, Present, Future]. St. Petersburg, Nauka, 2002, pp. 224–237. (In Russian)
32. Tereshchenko V.G., Verbitskii V.B. The method of phase portraits for analysis of the structural dynamics of hydrobiont communities. *Biol. Vnutr. Vod*, 1997, no. 1, pp. 23–31. (In Russian)
33. Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G. Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions. *Hydrobiologia*, 1996, vol. 322, pp. 277–282.
34. Tereshchenko V.G., Strelnikov A.S. Analysis of long-term changes in the fish community in Rybinsk. *J. Ichthyol.*, 1997, vol. 37, no. 8, pp. 590–598.
35. Tereshchenko V.G., Nadirov S.N. Formation of the structure of a fish population from piedmont reservoir. *J. Ichthyol.*, 1996, vol. 36, no. 2, pp. 146–155.
36. Popova O.A., Reshetnikov Yu.S., Tereshchenko V.G. New approaches to the monitoring of biodiversity of aquatic ecosystems. In: *Monitoring bioraznoobraziya* [Biodiversity Monitoring]. Moscow, IPEE Ross. Akad. Nauk, 1997, pp. 269–277. (In Russian)
37. Karpevich A.F. *Teoriya i praktika akklimatizatsii vodnykh organizmov* [Theory and Practice of Aquatic Organisms Acclimatization]. Moscow, Pishch. Prom-st., 1975. 432 p. (In Russian)
38. Reshetnikov Yu.S., Bogutskaya N.G., Vasil'eva E.D., Dorofeeva E.A., Naseka A.M., Popova O.A., Savvaitova K.A., Sideleva V.G., Sokolov L.I. An annotated check-list of the freshwater fishes of Russia. *J. Ichthyol.*, 1997, vol. 37, no. 9, pp. 687–736. (In Russian)
39. Reshetnikov Yu.S., Popova O.A., Sokolov L.I., Tsepkin E.A., Sidelova V.G., Dorofeeva E.A., Chereshev I.A., Moskal'kova K.I., Dgebuadze Yu.Yu., Ruban G.I., Korolev V.V. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of Freshwater Fishes of Russia]. Moscow, Nauka, 2002. Vol. 1, 379 p. Vol. 2, 253 p. (In Russian)
40. Reshetnikov Yu.S. (Ed.) *Ryby v zapovednikakh Rossii* [Fish in Russian Nature Reserves]. Vol. 1. Moscow, Tov-vo. Nauchn. Izd., 2010. 627 p. (In Russian)
41. Atayew K., Salnikow W., Saparmyradow J., Sammakow S. *Turkmenistanyn onurgaly haywanlary (sistematikasy, turkmence, rusca we latynca atlary)* [Vertebrate Animals of Turkmenistan (Taxonomy, Turkmenian, Russian, Latin Names)]. Ashgabat, 2010, pp. 5–12. (In Turkmen)

42. Rustamov A.K., Shakirova F.M. An outline of current ichthyofauna of Turkmenistan. In: Sopyev O.S., Kherremov Sh.R. (Eds.) *Izuchenie bioraznoobraziya Turkmenistana (pozvonochnye zhivotnye)* [Study of Biodiversity in Turkmenistan (Vertebrate Animals)]. Moscow, Ashgabat, 2013, pp. 78–89. (In Russian)
43. Mikheev P.V., Prokhorova K.P. *Rybnoe naselenie vodokhranilishch i ego formirovanie* [Fish Population of Reservoirs and Its Development]. Moscow, Pishchepromizdat, 1952. 86 p. (In Russian)
44. Dryagin P.A. Development of fish stocks in Soviet reservoirs. *Izv. GosNIORKh*, 1961, vol. 50, pp. 382–394. (In Russian)
45. Kuznetsov V.A. Change of the ecosystem of the Kuibyshev Reservoir in the process of its formation. *Water Res.*, 1997, vol. 24, no. 2, pp. 228–233.
46. Sal'nikov V.B. On the biology of the carp, *Cyprinus carpio* L., in the Khauzkhhan Reservoir. *Izv. Akad. Nauk TSSR. Ser. Biol. Nauk*, 1989, no. 6, pp. 50–56. (In Russian)
47. Mukhamedieva F.D., Sal'nikov V.B. Materials on the morphology and ecology of the wels catfish *Silurus glanis* L. in the Khauzkhhan Reservoir. *Izv. Akad. Nauk TSSR. Ser. Biol. Nauk*, 1980, no. 2, pp. 34–39. (In Russian)
48. Mukhamedieva F.D., Sal'nikov V.B. On the biology of Aral asp in the Kopet Dag Reservoir. *Izv. Akad. Nauk TSSR. Ser. Biol. Nauk*, 1985, no. 1, pp. 17–26. (In Russian)
49. Sal'nikov V.B., Busheva T.N. The biology of the bream, *Abramis brama orientalis* Berg, in the Khauzkhhan Reservoir. *Izv. Akad. Nauk TSSR. Ser. Biol. Nauk*, 1990, no. 1, pp. 39–46. (In Russian)
50. Nikol'skii G.V. *Ryby Aral'skogo morya* [Fishes of the Aral Sea]. Moscow, Izd. Mosk. O-va. Ispyt. Prir., 1940. 216 p. (In Russian)
51. Salnikov V.B. Formation of the fish population in the artificial hydrographic network of Turkmenistan (the Amudarya River basin). In: Fet V., Atamuradov K.I. (Eds.) *Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Monographiae Biologicae*. Vol. 72. Dordrecht, Springer, 1994, pp. 365–387.
52. Salnikov V.B. Possible changes in the composition of the ichthyofauna after completion of the Karakum Canal in Turkmenistan. *J. Ichthyol.*, 1995, vol. 35, no. 7, pp. 108–121.
53. Treshchenko V.G., Kuznetsov V.A., Kozlovskii S.V., Shakirova F.M. Assessment of the state of ecosystems of inland waters on the basis of analysis of the structural phase portrait of fish assemblage. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2006, vol. 148, no. 1, pp. 35–44. (In Russian)
54. Tereshchenko V.G. Functional bases of the formation and maintaining the stable levels of fish community diversity in lakes and reservoirs. In: *Izuchenie i okhrana raznoobraziya fauny, flory i osnovnykh ekosistem Evrazii* [Investigation and Protection of the Diversity of Fauna, Flora, and Major Ecosystems of Eurasia]. Moscow, IPEE Ross. Akad. Nauk, 2000, pp. 314–316. (In Russian)
55. Tereshchenko V.G., Trifonova O.V., Tereshchenko L.I. Formation of the structure of fish population in the reservoir with the introduction of new species of fish from the first years of its existence. *J. Ichthyol.*, 2004, vol. 44, no. 5, pp. 619–634.
56. Salnikov V.B. Anthropogenic migration of fish in Turkmenistan. *J. Ichthyol.*, 1998, vol. 38, no. 8, pp. 591–602. (In Russian)

**Для цитирования:** Терещенко В.Г., Шакирова Ф.М., Латыпова В.З., Степанова Н.Ю. Влияние вселения растительноядных рыб на формирование рыбного населения водоемов (на примере Хаузханского водохранилища, Туркменистан) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 1. – С. 172–194. – doi: 10.26907/2542-064X.2019.1.172-194.

**For citation:** Tereshchenko V.G., Shakirova F.M., Latypova V.Z., Stepanova N.Yu. The impact of herbivorous fish introduction on the formation of fish communities in water bodies (based on the Khauzkhhan Reservoir, Turkmenistan). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 1, pp. 172–194. doi: 10.26907/2542-064X.2019.1.172-194. (In Russian)