

INSS 1996–1499

2010 №3



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

<http://www.sevin.ru/invasjour/>



Институт проблем экологии и эволюции
имени А.Н. Северцова
Российской Академии Наук

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|-----------|
| Базарова Б.Б., Пронин Н.М. <i>Elodea Canadensis</i> Michaux на границе мирового водораздела Ледовитого и Тихого океанов | 2 |
| <hr/> | |
| Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я., Думнич Н.В. Естественные и антропогенные факторы формирования популяций рыб-вселенцев в водных экосистемах Вологодской области | 13 |
| <hr/> | |
| Добрынина Т.И. Распространение <i>Leptestheria dahalacensis</i> (Rüppel, 1837) (Crustacea, Spinicaudata) в Восточной Европе | 33 |
| <hr/> | |
| Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (<i>Castor fiber</i> L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) | 39 |
| <hr/> | |
| Курашов Е.А., Барбашова М.А., Панов В.Е. Первое обнаружение понтоткаспийской инвазивной амфиподы <i>Chelicorophium curvispinum</i> (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) в Ладожском озере | 62 |
| <hr/> | |
| Хляп Л.А., Варшавский А.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие | 73 |
| <hr/> | |
| Яковлева А.В., Яковлев В.А., Мезикова Д.В. Первые обнаружения североамериканского брюхоногого моллюска <i>Physella Acuta</i> (Draparnaud, 1805) в Куйбышевском водохранилище | 92 |

ELODEA CANADENSIS MICHAUX НА ГРАНИЦЕ МИРОВОГО ВОДОРАЗДЕЛА ЛЕДОВИТОГО И ТИХОГО ОКЕАНОВ

© 2010 Базарова Б.Б.¹, Пронин Н.М.²

¹ Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,
г. Чита; balgit@mail.ru

² Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
г. Улан-Удэ; proninm@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.01.2010

В работе обобщены данные о векторах расселения *Elodea canadensis* в России и Байкальской Сибири, а так же о ее экологии на основе литературных и собственных материалов. Приведены результаты многолетних наблюдений за динамикой распределения и фитомассы элодеи канадской в Чивыркуйском заливе озера Байкал.

Ключевые слова: биоинвазии, *Elodea canadensis*, Байкал, акватории, очаг, инвазийный, Байкало-Ленский, Байкало-Амурский, водораздел, экологическая ниша, динамика.

Введение

Глобальный процесс биологических инвазий в прошедшем столетии стал мощным фактором дестабилизации экосистем и нарушения природного биоразнообразия. Вторая половина XX в., начиная с публикации этапной монографии Элтона [Elton, 1958], характеризуется все возрастающим вниманием биологов и экологов к проблеме биоинвазий и все большим увеличением количества публикаций, в том числе монографических. В начале XXI в. знаковую роль играют монографии с глобальным [Biological invasions..., 2002] или континентальным [Invasive aquatic..., 2002; Alimov, Bogutskaya, 2004] охватом территорий с мультидисциплинарным подходом изучения инвадиров от вируса иммунодефицита до млекопитающих. Не меньший интерес представляют сводки по таксономическим или экологическим группам чужеродных организмов. В числе последних материалы уже 16-й международной конференции по водным инвазийным видам (Монреаль, Канада, 19–29 апреля

2009 г.) [16th Internachinal ..., 2009]. Однако абсолютное большинство публикаций посвящено распространению, биологии и экологии отдельных чужеродных видов, имеющих наибольшее практическое и экологическое значение. Среди водных вселенцев к таким видам – «лидерам» относятся двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* и водное растение *Elodea canadensis* Michaux, 1791 (Hydrocharitaceae).

В Байкальском регионе экологический подход к процессам биологических инвазий водных организмов используется, начиная с анализа экологических последствий интродукционно-акклиматизационных работ [Пронин, 1982], после первых регистраций в водоемах бассейна двух непреднамеренных вселенцев – ротана *Perccotus gleni* Dybowski, 1877 и *Elodea canadensis*. В представленной работе обобщаются литературные и собственные данные об экологии элодеи канадской и направлениях ее расселения в России и, в частности, на территории Байкальской Сибири.

Материалы и методы

Попутные наблюдения по расселению *Elodea canadensis* проводятся авторами в процессе своих профессиональных гидробиологических исследований с 1981 г. Специальные же гидрботанические исследования по пространственному распределению и биологии вселенца начаты нами с 2004 г. в Чивыркуйском заливе [Базарова, Пронин, 2006 а, б].

Чивыркуйский залив (площадь 270 км², длина 27 км, ширина 13 км) – наиболее глубоко врезанный и изолированный залив Байкала, с наибольшим разнообразием биотопов. Описание растительности выполнялось при объезде водоемов вдоль береговой линии и по геоботаническим профилям, с регистрацией характера грунта, температуры воды, прозрачности воды по диску Секки. Для количественных характеристик отбирались укосы прибором количественного учета гаммарид (КУГ) с площадью захвата 0.25 м² и 0.1 м². Укосы сушили и взвешивали в воздушно-сухом состоянии, при пересчете на абсолютно-сухой вес использована общепринятая методика [Катанская, 1981]. Для озера Котокельское при пересчете значений фитомасс, приведенных в сыром весе, в воздушно-сухой вес, приняты допущения Л.Г. Мосеевой [1986], согласно которым воздушно-сухой вес составляет 11 % от сырого веса.

Мониторинговые наблюдения и исследование биологии элодеи в заливах Байкала продолжаются. В 2007–2008 гг. подобное исследование проведено в озерах Еравно-Харгинской группы (бассейн Витима – Лены), а в 2008–2009 гг. в оз. Котокельском (Прибайкалье). Основные термины и понятия инвазионной биологии авторы используют согласно Ю.Ю. Дгебуадзе [2002] и Leppakoski et al. [Invasive aquatic..., 2002].

Результаты и их обсуждение

Расселение в Европе. Этапам и скорости распространения *E. canadensis*

на территории Европы посвящено довольно большое количество публикаций [Horn, 1872; Sculthorpe, 1967; Simpson, 1984; Cook, Urmi-König, 1985; Barrat-Segretain, 2001]. Впервые элодея канадская была обнаружена в 1836 г. J. New в прудах близ г. Воингстаун, в Северной Ирландии [Moog, Moge, 1866]. Однако существуют и другие мнения, относительно первого появления элодеи. По одной версии, элодея канадская появилась ранее – в 1828 г. [Kirk, 1851] или в 1817 г. [Douglas, 1880]; по другой – позже – в 1842 г. в прудах системы Фохстон [Boedeltje, 2005; Simpson, 1984]. К 1847 г. элодея канадская была распространена во многих графствах Англии (Лестершир, Ноттингемшир, Хэмпшир) [Cook, Urmi-König, 1984]. При этом были завезены не только женские, но и мужские растения. Мужские растения были обнаружены в 1879 г. вблизи г. Эдинбург [Douglas, 1880] и, судя по гербарным материалам, сохранялись в этом регионе до 1903 г.

В 1852 г. Dr. E.T. Bennett привез элодею из Англии в Берлинский ботанический сад. В 1858 г. элодея канадская была завезена в Ледебергский и Потсдамский ботанические сады. В 1860 г. – в Гамбургский ботанический сад и в 1861 г. – в Лейпцигский ботанический сад [Douglas, 1880; Hegi, 1936].

Вне ботанических садов элодея канадская, по одним данным, появилась в 1877 г. на территории Польши в бассейне р. Вислы [Доброхотова, 1940]. По другим сведениям, впервые она зарегистрирована в 1859 г. в бассейне рек Одер и Эльба [Толмачев, 1974]. В 1884 г. элодея канадская отмечена в Южной Финляндии, а в 1905 г. – в р. Эмба (Эстония) [Стемнинский, 1909; Гусев, 1964].

Расселение в России. Первые сборы элодеи канадской на территории современной России проведены К. Мейнсгаузенем, датированы 1880–1881 гг. на р. Каменка (близ ст. Лахта) (приток Лахтинского залива в Приморском районе Санкт-Петербурга) [Гусев, 1964]. В 1882 г. элодею канадскую нашли в

р. Карповка (рукав Невы) в Петербурге, к 1884 г. она в большом количестве росла во всех Невках, в Малой Неве, Черной речке. По сведениям Р. Регеля [Regel, 1900], в Карповку и Лахтинский залив элодея канадская попала из аквариумов. Таким образом, сформировался первый в России Петербургский очаг (центр) элодеи канадской, из которого она распространилась в соседние регионы.

В 90-х гг. XIX в. элодея канадская расселилась по бассейну р. Днепр. В бассейне р. Волги по одним данным появилась в первом десятилетии XX в. [Стемнинский, 1909], по другим в 1885 г. в р. Ока близ Коломны [Кауфман, 1889]. В дальнейшем распространилась по бассейну р. Волга. В 1890 г. отмечена в бассейне р. Дон (Калужская губа, Нижегородская губа). В дельте Волги появилась в 1935 г. [Доброхотова, 1940].

На Урал она привезена в 1889 г. любителем аквариумов С.В. Логиновым, в 1892 г. элодея канадская была разбросана по прудам и ямам в окрестностях г. Екатеринбург [Дексбах, 1947; 1951; 1956; 1965]. Последующие годы можно назвать периодом распространения элодеи канадской из Уральского очага (центра) по водным экосистемам Среднего Урала, Зауралья и началом распространения по системе рек по направлению к Западной Сибири. В Западной Сибири по одним сведениям элодея канадская появилась в 1918 г. в р. Пышма и Шадринских прудах на территории современной Тюменской области [Доброхотова, 1940], по другим в 1927 г. в притоке р. Пышмы – Быструшке близ г. Тюмень [Крылов, 1927]. В 1946 г. – была обнаружена в бассейне р. Вагая (приток р. Иртыш) [Дексбах, 1951]. В 1962 г. она была интродуцирована в оз. Горелое близ г. Омск [Зенкевич, 1956].

В северных районах Европейской части СССР впервые элодея канадская собрана А.П. Шенниковым в 1932 г. (бассейн р. Ваймуга, Архангельская область, Плесецкий район). В 1940 г. ее отмечают в бассейне р. Северная Двина (Черевковский район, левый берег р. Сев. Двины). К 1964–1965 гг. она

распространилась по всему течению р. Сев. Двина [Постовалова, 1966].

На территории Северного Казахстана (Северо-Казахстанская и Кустанайская области) элодея канадская впервые обнаружена в 1982–1985 гг., вероятнее всего она занесена на орудиях рыболовства, такой способ расселения определяет успешное продвижение на юг, против направления стока поверхностных вод [Свириденко, 1986].

Таким образом, анализ механизмов расселения элодеи канадской по территории Европы и России показывает, что основной путь – это деятельность аквариумистов-любителей и непреднамеренный занос с водой.

Расселение в Байкальской Сибири и мониторинг развития.

Анализ литературных сведений показывает, что в Байкальской Сибири впервые элодея канадская появилась в 60-е гг. XX в. в Иркутском водохранилище и на участке р. Ангара непосредственно у городов Иркутск и Ангарск. При исследовании гидробиологического режима Иркутского водохранилища в 1956–1959 гг. элодеи канадской не было, а в 1974 г. численность ее была уже высокая [Кожова, Тимофеев, 1986; Kozhova, Ishboldina, 1993].

Из Иркутского водохранилища элодея канадская расселилась вниз по течению р. Ангары, захватив не только русло Ангары, но и ее притоки рек Китой, Белая, Ока, до бассейна рек Ия, Бирюса [Чепинога, Росбах, 2007]. Единичные побеги элодеи канадской зарегистрированы нами на сетях в затонах у села Мотыгино (Красноярский край) ниже плотины Богучанской ГЭС в июле 1991 г. Следует предполагать, что ареал элодеи здесь охватывает все пригодные для нее местообитания до впадения реки в Енисей. В р. Енисей густые заросли элодеи найдены в непроточной старице на острове Березовый (93 км ниже Красноярска) 4 августа 2000 г. и единичные растения в озере на острове против Стрелки (место слияния Ангары и Енисея) (8 августа 2000 г.) [Базарова, Пронин, 2006в].

В оз. Байкал элодея канадская, вероятно, проникла из Иркутско-Ангарского очага. Впервые ее зарегистрировали летом 1980 г. на Селенгинском мелководье напротив устья ряда протоков дельты р. Селенга. По опросным данным, растение появилось года три назад [Неронов, Майстренко, 1981; Майстренко, Неронов, 1998, 2001]. Наиболее вероятный срок ее появления здесь – это 1974–1977 гг., поскольку ранее в 1972–1973 гг. при исследованиях дельты и Селенгинского мелководья Лимнологическим институтом СО РАН элодея канадская не регистрировалась [Кожова и др., 1985].

Общая схема расселения элодеи в бассейне оз. Байкал и сопредельных

территорий представлена на рисунке. По сообщению М.Г. Азовского и др. [1982] сотрудник Лимнологического института СО РАН С. Каницкий наблюдал элодею канадскую в Чивыркуйском заливе недалеко от поселка Курбулик в проруби в марте 1978 г. Затем элодея канадская быстрыми темпами начала осваивать практически все бухты, заливы и соры Байкала. Быстрое распространение элодеи канадской в оз. Байкал связано с интенсивным судоходством. В последующие годы элодея канадская начала расселяться по водоемам и водотокам Забайкалья. В нижнем течении р. Хилок (район с. Зурган-Дэбэ) она найдена в 2006 г. [Чепинога, Росбах, 2007].

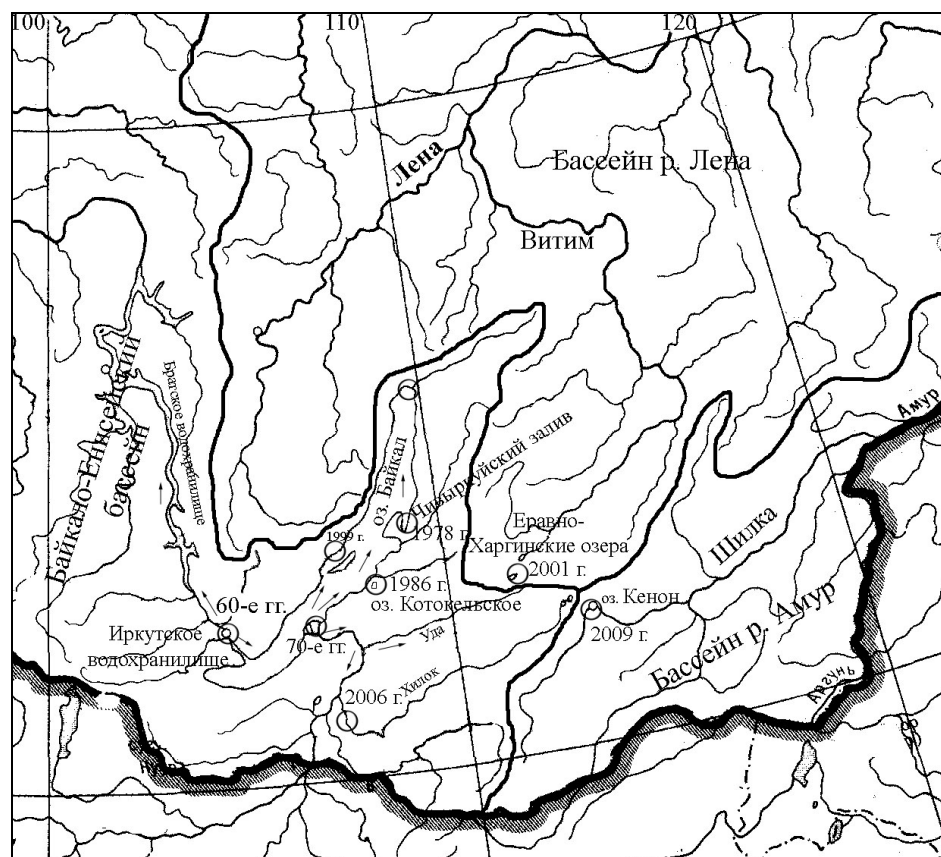


Рис. Схема распространения элодеи канадской в Байкальском регионе.

В оз. Котокельском она регистрировалась с 1986 г. [Кузьмич, 1988]. Ее развитие и отмирание привело к катастрофическим последствиям для кормовой базы рыб и рыбопродуктивности, которая снизилась с 418 т (1989 г.) до 19,5 т (2000–2005 гг.) [Матвеев и др., 2008].

В оз. Гусином, водоеме-охладителе Гусиноозерской ГРЭС, элодея канадская зарегистрирована в 2001 г. [Майстренко и др., 2004]. По наблюдениям авторов, в августе 2005 г. элодея в оз. Гусином имеет локальное распространение в районе сброса теплых вод ГРЭС, в конце дамбы, где нет течения.

Знаковым событием в расселении элодеи явилась регистрация ее (2001 г.) в Еравно-Харгинской озерной группе [Майстренко, Неронов, 2002], что означало преодоление «барьера» Байкало-Ленского водораздела и начало экспансии в водоемы и водотоки бассейна р. Лена [Пронин и др., 2008]. К 2007 г. элодея канадская освоила большинство озер Еравно-Харгинской системы. Наши экспедиционные исследования озер данной системы в 2008–2009 гг. показали, что элодея произрастает в озерах, где имеется сетной лов рыбы. В водоемах, закрытых на карантин (Исинга, Гунда), и в водоемах (Малая Харга), характеризующихся отсутствием сетного лова, элодея не обнаружена. Большинство озер Еравно-Харгинской системы относятся к бассейну р. Витим (притоку р. Лены), кроме оз. Щучье, относящегося к бассейну оз. Байкал. Изучение данного озера в 2007–2008 гг. позволило зафиксировать начальный период внедрения чужеродного вида в его биоту и установить существенные изменения видового разнообразия водной растительности в связи с многолетними изменениями водности и максимальных глубин [Базарова, Пронин, 2009].

Во флористических списках Дальнего Востока элодея канадская не указывается, а регистрируется другой вид – *Elodea densa* Casp. По сообщению М.В. Крюковой (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН), в ее исследованиях на территории Приамурья [Крюкова, 2005] и Приморья элодея канадская не отмечалась. В 2009 г. элодея впервые обнаружена в оз. Кенон (г. Чита), относящемся к бассейну р. Амур, куда она предположительно была занесена сетями рыбаков-любителей из Еравно-Харгинских озер. Оз. Кенон является водоемом-охладителем Читинской ТЭЦ-1 и испытывает большую тепловую нагрузку, что может спровоцировать более быстрые темпы развития элодеи канадской в озере. Появление элодеи в оз. Кенон означает, что она перешагнула

мировой водораздел бассейнов Ледовитого и Тихого океанов.

Анализ литературных и собственных данных об основных абиотических параметрах реализуемой экологической ниши элодеи канадской при освоении ее нового ареала [Базарова, Пронин, 2006в] позволяет резюмировать: элодея канадская – пелопсаммофит в широком диапазоне и пелофил – в оптимальном; эвритермофильный организм – в широком и термофил – в узком диапазоне по отношению к температуре в период вегетации, но переносит промерзание в лед; кальцеофил (оптимум 20–86 мг/л) и оксифил (оптимум O₂ 6–17 мг/л); элодея – лимнофил, не образует заросли в водотоках с быстрым течением, но в протоках с медленным водообменом получает хорошие условия для развития.

В заливах Байкала и дельты р. Селенги (слабоминерализованные воды гидрокарбонатного типа группы кальция) элодея произрастает на илистых грунтах при большом диапазоне температурных условий. Наиболее благоприятные условия для развития элодеи наблюдаются в кутовых частях заливов (закрытые участки бухт), которые защищены от ветрового перемешивания. В открытой части мелководных водоемов с глубинами до 2 м (такие как оз. Б. Арангатуй), постоянным ветровым взмучиванием мягких грунтов и низкой прозрачностью элодея не встречается, хотя прочие условия благоприятны.

В многолетней динамике развития элодеи канадской в замкнутых водоемах регистрируется определенная периодичность. Вслед за фазой первоначального бурного развития следует снижение количественных показателей, а затем наблюдается переход в относительно стабильное состояние [Зенкевич, 1956]. Такая ситуация наблюдалась в Посольском соре Байкала, где бурное зарастание элодеей в маловодный период (1981–1982 гг.) привело к невозможности зимнего подледного лова рыб [Кузьмич и др., 1985].

К сожалению, количественные наблюдения за динамикой развития элодеи в этом заливе не были проведены в связи со снижением численности вселенца и, соответственно, снятием проблемы подледного промысла рыбы.

Чивыркуйский залив Байкала, пожалуй, единственный водоем в Восточной Сибири, где ведутся исследования средообразующей роли элодеи канадской, в том числе, с оценкой количественных показателей зообентоса в ее зарослях [Матафонов и др., 2008]. Данные по многолетней динамике фитомассы элодеи канадской на постоянных станциях в заливе, начиная с 2004 г., приведены в таблице 1. С 2006 г. наблюдается общее снижение количественных характеристик фитомассы (табл. 1).

В бухте Змеевая в межгодовом плане наблюдаются изменения в пространственном распределении сообществ элодеи и снижение фитомассы на глубинах 1.0–2.0 м. Если, в 2004–2006

гг. *E. canadensis* равномерно покрывала дно от 0.5 м до 3.0 м, то в 2008 г. имело место равномерное снижение количественных характеристик по мере увеличения глубины. В 2009 г. на фоне снижения общей фитомассы элодеи канадской отмечен некоторый ее подъем на глубине 3.7 м. В районе открытой бухты Монахово, с наиболее динамичными гидрологическими условиями, наибольшей величина фитомассы элодеи была в 2006 г.

В бухте Котово, характеризующейся эвтрофными условиями, в 2006 г., в отличие от других районов залива, значения фитомассы были наименьшими (табл.1). В 2009 г. пространственное распространение элодеи канадской в бухте Котово неравномерное, наибольшая концентрация отмечается на восточном побережье, где она формирует сообщества с нитчатыми водорослями, образуя нижний ярус, а нитчатые – верхний.

Таблица 1. Годовые (2004–2009 гг.) и пространственные изменения фитомассы (г/м^2 абсолютно сухого вещества) элодеи канадской в бухтах Чивыркуйского залива

| Бухты, место или глубина | Координаты | | Годы | | | | |
|--------------------------|------------|------------|--------------|-----------|---------------|----------------|---------------|
| | С.ш. | В.д. | 2004 | 2005 | 2006 | 2008 | 2009 |
| Котово, западный берег | 53°38'10" | 108°58'2" | - | 252.9 | ед. | ед. | ед. |
| Котово, центр | 53°38'12" | 108°58'11" | 52.8 | 91.2 | един. | един. | 11.5 ± 9.9 |
| Котово, восточный берег | 53°38'07" | 108°58'11" | - | 335.9 | 68.5 | 88.8 ± 74.37 | 235.0 ± 157.6 |
| Монахово, ≈ 1.5 м | 53°39'55" | 109°00'24" | 10.3 ± 17 | - | - | 4.7 ± 3.95 | 4.2 ± 6.1 |
| Монахово, ≈ 2.0 м | 53°39'55" | 109°00'23" | 25.99 ± 20.9 | 4.6 ± 4.2 | 147.13 ± 8.7 | 45.2 ± 23.7 | 21.2 ± 34.9 |
| Монахово, ≈ 3.0 м | 53°39'53" | 109°00'17" | 20.98 ± 24.2 | 4.5 | 118.02 ± 97.1 | 32.9 ± 22.5 | 15.8 ± 18.4 |
| Змеевая, 0.7–1.0 м | 53°46'13" | 109°00'35" | - | 367.9 | 365.2 | 223.2 ± 87.6 | 164.3 ± 117.7 |
| Змеевая, 1.4–1.8 м | 53°46'11" | 109°00'37" | 315.5* | - | - | 188.34 ± 113.2 | 164.6 ± 58.8 |
| Змеевая, 2.7–3.0 м | 53°46'07" | 109°00'50" | - | 49.1 | 208.7 | 40.92 ± 23.8 | 24.5 ± 2.9 |
| Змеевая, 3.35–3.7 м | 53°45'59" | 109°01'3" | - | - | 22.0 | - | 74.7 ± 42.58 |

Примечание: «-» – нет данных; * – глубина 2.2 м.

В районе протоки Исток, соединяющей Чивыркуйский залив с оз. Арангатуй, в 2005 г. зарегистрированы наиболее плотные заросли элодеи за весь период наших наблюдений, когда ее фитомасса достигала более 600 г/м² и наблюдалось массовое цветение растений. В 2009 г. здесь формируются изреженные пятна с фитомассой в пятнах 25 г/м². Возможно, это связано с проведенной по нашим рекомендациям расчисткой участка в предшествующие годы для подледного лова рыбы.

Анализ развития элодеи канадской в оз. Котокельское показывает, что, появившись в данном водоеме в 1986 г., она достигла пика развития в 1992 г. (табл. 2), при этом площадь покрытия составляла 10% акватории. Затем ареал и плотность зарослей постепенно сокращаются, и в 2000–2002 гг. элодея не регистрировалась. В 2004 г. появляются единичные фрагменты, и к 2009 г. она вновь формирует небольшие укоренившиеся пятна сообществ, в районе впадения ручья.

Таблица 2. Динамика средней фитомассы элодеи канадской в озере Котокельское (г/м²)

| Годы | 1991 г. [Оценка..., 1997] | 1992 г. [Оценка..., 1997] | 1993 г. [Оценка..., 1997] | 1994 г. [Оценка..., 1997] | 2009 г. |
|------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------|
| г/м ² | 304.47 – 356.0 | 946.13 | 716.1 | 245.52 | 67.3 ± 54.6 |

Заключение

Основными механизмами расселения чужеродного вида *E. canadensis* в акваториях Евразии были непреднамеренный завоз (преимущественно аквариумистами) и саморасселение. При этом, главными направлениями трансгранично-трансбассейнового распространения явилась перевозка растений аквариумистами с формированием очагов, географически удаленных друг от друга, а внутрибассейновое – случайное, в основном, водотоками или орудиями лова рыб. Иркутско-Ангарский антропогенный очаг расселения *E. canadensis*, чужеродного водного растения, стал центром расселения его в Восточной Сибири, а Ангаро-Байкало-Селенгинский бассейн – трансграничным инвазийным коридором. По этому коридору элодея канадская широко расселилась в бассейне р. Енисей (вниз по р. Ангара), и он стал донором для инвазии ее в оз. Байкал и его бассейн и бассейны великих рек Лены и Амур (бассейн Тихого океана).

Пространственное распределение в прибрежно-соровой зоне оз. Байкал,

а также в водоемах и водотоках Байкальской Сибири определяется рядом экологических факторов: температурные условия, мягкие илистые грунты, химический состав вод, прозрачность, отсутствие волноприбойного перемешивания до дна. При этом определяющим может быть один фактор в минимуме (правило Либеха). Многолетняя динамика развития в отдельных водоемах Байкальской Сибири, так же как и в других регионах, имеет циклический ритм, который вероятно, определяется уровнем воды в зависимости от внутривековых колебаний общей обводненности территории Восточной Сибири.

Благодарности

Благодарим к.б.н. Д.В. Матафонова (ИОЭБ СО РАН) за помощь в полевых исследованиях; Ю.В. Неронова (Востсибрыбцентр) за дополнительную информацию по его публикациям.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие» (проект Р23.10) и грантом РФФИ, _р_Сибирь_а № 08-04-98034.

Литература

- Азовский М.Г., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. К распространению *Elodea canadensis* Mich. в оз. Байкал // В сб.: Проблемы экологии Прибайкалья. Отв. ред. О.М. Кожова. Иркутск: Изд-во Иркутского Ун-та, 1982. Т.2. С. 63–64.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Динамика и современное состояние водной растительности Чивыркуйского залива оз. Байкал // Сиб. экол. журн. 2006а. № 6. С. 767–772.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Экспансия и реализуемая экологическая ниша элодеи канадской или «водяной чумы» (*Elodea canadensis*) в водных экосистемах северной Евразии // Использование и охрана природных ресурсов России. 2006в. № 4. С. 88–92.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Элодея канадская в Чивыркуйском заливе озера Байкал // География и природные ресурсы. 2006б. № 1. С. 59–62.
- Базарова Б.Б., Пронин Н.М. Многолетние изменения водной растительности озера Щучье (Еравно-Харгинская озерная группа, Забайкалье) // Вестник КрасГАУ. 2009. № 4. С. 121–125.
- Гусев Г.В. Натурализация американских растений в бассейне Финского залива // Ботанический журнал. 1964. Т.49. № 9. С. 1262–1271.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // В сб.: Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Мат-лы круглого стола Всеросс. конф. по экологической безопасности (4–5 мая 2002 г.). М.: ИПЭЭ им А.Н. Северцова, IUCN (МСОП), 2002. С. 11–14.
- Дексбах Н.К. Экология Среднеуральской и Зауральской элодеи (*Elodea canadensis* Rich.) и элодейные водоемы // Доклады АН СССР. 1947. Т. IV. № 4. С. 359–362.
- Дексбах Н.К. Элодея канадская в водоемах Среднего Урала // Тр. Всесоюз. Гидробиол-го об-ва. 1951. Т. III. С. 204–215.
- Дексбах Н.К. Шестидесятилетие акклиматизации элодеи канадской на Среднем Урале и в Зауралье // Тр. Томского ун-та. 1956. Т. 142. С. 77–82.
- Дексбах Н.К. Распространение элодеи канадской (*Elodea canadensis* Rich. et Michx.) на Урале и в Западной Сибири и ее хозяйственное значение // Тр. института биологии АН СССР. Уральский филиал. 1965. Вып. 42. С. 107–112.
- Доброхотова К.В. О распространении элодеи – *Elodea canadensis* (L.) С. Rich. и ее появление в дельте Волги // Научно-метод. записки. М.: Изд-во Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам, зоосадам, 1940. Вып. 7. С. 263–265.
- Зенкевич Л.А. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиздат, 1956. 424 с.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: Методы изучения / Отв. ред. И.М. Распопов. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Кауфман Н.Н. Московская флора, или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской губернии / Под ред. П.Ф. Маевского. 2-е изд., испр. и дополн. М.: Типография Елизавета Гербек. 1889. 762 с.
- Кожова О.М., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. Элодея канадская в оз. Байкал // Гидробиологический журнал. 1985. Т. 20. № 1. С. 82.
- Кожова О.М., Тимофеева С.С. Роль и место элодеи канадской в экосистеме Байкала // Водные ресурсы. 1986. №1. С. 177–178.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западносибирских растений. Томск: Изд-во Томского отд. Русск. ботан. общ-ва, 1927. Вып.1. 138 с.
- Крюкова М. В. Флора водоемов Нижнего Амура / Отв. ред. С.Д. Шлотгауэр. Владивосток: Дальнаука, 2005. 156 с.
- Кузьмич В.Н. Эколого-продукционная характеристика озер Иркана и Котокель // В сб.: Биопродуктивность евтрофных озер Иркана и Котокель бассейна озера Байкал / Отв. ред. В.Н. Кузьмич. Улан-

- Удэ: ГосНИОРХ. 1988. Вып. 279. С. 131–146.
- Кузьмич В.Н., Моисеева Л.Г., Быстрова А.Н., Шипилова И.Г. Продуктивность элодеи канадской в Посольском соре оз. Байкал // В сб.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. Тез. докладов к VI Всесоюз. лимн. совещ. / Ред. Г.И. Галазий. Иркутск, 1985. Вып. II. С. 52–54.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В. Распространение элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michaux) в бассейне озера Байкал (18 лет наблюдений) // В сб.: Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования Мат. научн. чтений, посвященных памяти проф. Б.Т. Иоганзена. Томск, 1998. С. 331–333.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В. Элодея канадская в бассейне оз. Байкал: распространение и последствия вселения // В сб.: Американско-российский симпозиум по инвазионным видам. 27–30 августа. Борок, Россия. Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 127–132.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В. Североамериканское водное растение элодея канадская (*Elodea canadensis* Michaux) в бассейне озера Байкал // В сб.: Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира. Материалы второго международ. симпозиума / Отв. ред. Н.М. Пронин. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2002. С. 82–83.
- Майстренко С.Г., Неронов Ю.В., Бобков А.И. Незваная гостья Байкала // Мир Байкала. 2004. № 3–4. С. 80–81.
- Матафонов Д.В., Базова Н.В., Левашкевич А.М., Пронин Н.М. Оценка влияния элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.) на макрозообентос Чивыркуйского залива // Вестник Бурят. гос. ун-та. Серия Биология. География. 2008. Вып. 4. С. 117–123.
- Матвеев А.Н., Пронин Н.М., Самусенок В.П., Соколов А.В., Бобков А.И. Фауна: Атлас-определитель и ресурсы рыб озера Байкал. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2008. 125 с.
- Моисеева Л.Г. Продукция водной растительности в оз. Щучьем // В кн.: Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья / Ред. А.Ф. Алимова. Л.: Наука, 1986. С. 29–39.
- Неронов Ю.В., Майстренко С.Г. Элодея канадская проникла в Байкал // Природа. 1981. № 4. С. 114–115.
- Оценка экологического состояния озера Котокель в 1997 г. – в рамках мониторинга. Отчет Востсибрыбцентра / Рук. В.Ф. Соколов. Улан-Удэ, 1997. 37 с.
- Постовалова Г.Г. О нахождении *Elodea canadensis* Mich. в Архангельской области // Бот. журнал. 1966. Т. 51. № 3. С. 408–409.
- Пронин Н.М. Об экологических последствиях акклиматизационных работ в бассейне озера Байкал // В сб.: Биологические ресурсы Забайкалья и их охрана. Улан-Удэ: Бурятск. фил. СО АН СССР. 1982. С. 3–18.
- Пронин Н.М., Базарова Б.Б., Матафонов Д.В. Биологические инвазии в акваториях Байкальской Сибири и Ангаро-Байкало-Селенгинский трансграничный инвазионный коридор // В сб. Приоритеты Байкальского региона в азиатской геополитике России: Материалы междунар. науч.-практ. конф. (31 июля – 2 авг. 2008 г., Улан-Удэ, 2008). Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2008. С. 178–180.
- Свириденко Б.Ф. Находки *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) в Северном Казахстане // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1686–1688.
- Стемнинский Л. История распространения *Elodea canadensis* Mich. в России // Тр. бот. сада Юрьевского ун-та, 1909. Т. 10, вып. 5. С. 214–229.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Чепинога В.В., Росбах С.А. «Водяная чума» (*Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae) в Байкальской Сибири // В сб. Синантропизация растений и животных. Мат. Всеросс. конф. Иркутск:

- Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2007. С. 240–243.
- Alimov A.F., Bogutskaya N.G. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. Moscow-S.-Petersburg: KMC Scientific Press Ltd., 2004. 436 p. (in Ruscha)
- Barrat-Segretain M. Invasive species in the Rhône river floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michx. by *E. nuttallii* St. John in two former river channels // Archiv für Hydrobiologia, 2001. V. 152. P. 237–251.
- Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animals and microbe species / Ed. D. Pimentel. CRC Press LLC. 2002. 370 p.
- Boedeltje G. The role of dispersal, propagule banks and abiotic conditions in the establish of aquatic vegetation. Ph.D. Thesis, Radboud University: Nijmegen. 2005. 224 p.
- Cook C.D.K., Urmi-König K. A revision *Egeria* (Hydrocharitaceae) // Aquatic Botany. 1984. 19. P. 73–96.
- Cook C.D.K., Urmi-König K. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). // Aquatic Botany. 1985. 21. P. 11–156.
- Douglas D. Notes on the water thyme (*Anacharis alsinastrum*, Bab.). Hardwicke's Science Gossip, 1880. 17. P. 227–229.
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. 1958. 181 p.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel Europa, ed. 2 (Suessenguth, K.). München: Hahsen Verlag, 1936. Vol. 1. 228 p.
- Horn P. Ueber die sogenannte «Wasserpest» (*Elodea Canadensis* Casp.). Arch. Pharmac., 199, (2/ Reihe 149): 1872 Ser. 3 Bot., 51-68.
- 16th International Conference of Aquatic Invasive Species (April 19 to 23, 2009). Monreal, Qvebeco, Canada. 2009. 304 p.
- Invasive aquatic species in Europe. Distribution, impacts and management / Eds. E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers. 2002. 583 p.
- Kirk T.T. *Anacharis alsinastrum* of Babington at Watford Locks // Phytologist. 1851. 3. P. 989–990.
- Kozhova O.M., Ishboldina L.A. Spread of *Elodea canadensis* in Lake Baikal // Hydrobiologia. 1993. 259. P. 203–211.
- Moore D., More A.G. Contributions towards a *Cybele Hibernica*. Dublin, 1866.
- Regel P. *Elodea canadensis* (Rich.) Casp. // Delectus plant exiccat. quae permit offert Hort. Bot. Utiv. Jurjevensis., 1900.
- Sculthorpe C.D. The Biology of Aquatic Vascular Plant. London.: Arnold. 1967. 610 p.
- Simpson D.A. A short history of the introduction and spread of *Elodea Michx.* in the British Isles // *Watsonia*. 1984. 15. P. 1–9.

***ELODEA CANADENSIS* MICHAUX
ON THE BORDER OF WORLD WATERSHED
OF ARCTIC AND PACIFIC OCEANS**

© 2010 Bazarova B.B.¹, Pronin N.M.²

¹ Institute for Natural Resources, Ecology and Cryology of the Siberian Branch of the RAS, Chita;
balgit@mail.ru

² Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the RAS, Ulan-Ude;
proninm@yandex.ru

The paper generalizes the data about the vectors of moving of the *Elodea canadensis* in Russia and Baikal Siberia and also the data on its ecology on the basis of literary and home materials. The results of long-term observations over the dynamics of distribution and a biomass of the *Elodea canadensis* in Chivyrkui Bay of Baikal Lake are given.

Key words: bioinvasion, *Elodea canadensis*, Baikal, area of water, center, invasive, Baikalo-Lenckiy, Baikalo-Amurskiy, watershed, ecological niche, dynamics.

ЕСТЕСТВЕННЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ-ВСЕЛЕНЦЕВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2010 Болотова Н.Л.¹, Коновалов А.Ф.², Борисов М.Я.², Думнич Н.В.²

¹ Вологодский государственный педагогический университет, Вологда, Россия;

bolotova@vologda.ru

² Вологодская лаборатория ФГНУ «ГосНИОРХ», Вологда, Россия;

gosiorch@vologda.ru

Поступила в редакцию 26.02.2010

Территория Вологодской области имеет ряд особенностей, которые создают благоприятные условия для миграции водных организмов. Это густая гидрографическая сеть, большая протяженность рек, а также расположение области на водоразделе трех морей (Белого, Балтийского, Каспийского), бассейны которых соединены Волго-Балтийской и Северо-Двинской транспортными системами. В настоящее время основными факторами изменения ихтиофауны служат различные последствия хозяйственной деятельности человека. Анализ исторических и современных причин появления новых видов в водоемах Вологодской области позволил выделить три категории рыб-вселенцев. Это виды, расширяющие свой ареал за счет естественного расселения, а также преднамеренно и случайно интродуцируемые формы. Обсуждаются последствия появления новых видов рыб для водных сообществ северных экосистем.

Ключевые слова: рыбы-вселенцы, саморасселение, интродукция, акклиматизация, Вологодская область.

Введение

Проникновение в экосистемы чужеродных видов стало глобальной экологической проблемой [Биологические инвазии., 2004; и др.]. Процесс вселения видов рыб и его результаты зависят от особенностей природных зон, специфики водных экосистем и стадий сукцессии, а также степени их антропогенной трансформации. В различных регионах нарастает разнообразие чужеродных видов, и этот процесс охватывает все большее число разных типов экосистем.

Исследования, учитывающие специфичность территорий разных регионов, позволяют детализировать пути проникновения, а также значение исторических, природных и антропогенных факторов для расселения и расширения ареалов видов. В этом

плане особый интерес представляют территории с развитой гидрологической сетью, создающей миграционные пути, а также процессы вселения рыб, способных к активному проникновению в другие водные экосистемы и наиболее часто выступающих как объекты интродукции. Отметим важность исследования этой проблемы для эволюционно молодых северных водных экосистем с невысоким биоразнообразием. Появление в них новых видов рыб (особенно хищников-регуляторов) может вызвать быстрый и выраженный ответ сообществ, чему также способствует уязвимость северных экосистем к антропогенному воздействию.

Целью настоящей работы служит анализ причин появления новых видов рыб в водных экосистемах Вологодской области, специфика природных условий

которой позволяет рассматривать ее как ключевую территорию для региональных исследований биологических инвазий в северные регионы.

В круг анализируемых вопросов входит обсуждение естественных и антропогенных факторов, способствующих проникновению вселенцев на территорию Вологодской области. Рассматриваются особенности экологии видов, позволяющие прогнозировать развитие инвазий. Под естественными факторами подразумевается комплекс исторически сложившихся природных условий, связанных с географическим положением рассматриваемой территории. Подчеркнем, что сложный генезис территории в зоне последних оледенений, возникновение приледниковых водоемов определил их мелководность, формирование обширных водосборов, и соответственно их уязвимость к гидрологическим и климатическим флуктуациям.

Сложившаяся уникальная структура территории с бассейнами стока трех морей (Белого, Балтийского и Каспийского), с изменявшимися связями между ними и высоким ландшафтным разнообразием, определила разнообразие водных биотопов как потенциальный спектр местообитаний для заселения разными видами рыб. Благоприятным обстоятельством для распространения рыб служит густая гидрологическая сеть и особенности ее конфигурации. Это, в свою очередь, предопределило прокладку транспортных путей, начиная с древних волоков и каналов до создания магистральных систем (Волго-Балтийской и Северо-Двинской), нарушивших географические барьеры между водными экосистемами трех морей и создавших инвазионные коридоры. Изменение структуры биотопов и абиотических условий, вследствие расширения направлений и интенсификации хозяйственной деятельности, сделало их более пригодными для вселенцев. Перестройка структуры сообществ и биотических

отношений, сопровождающаяся снижением биоразнообразия, облегчает проникновение мигрантов из многовидовых сообществ низких широт в сообщества высоких широт с небольшим видовым разнообразием.

На фоне глобального потепления климата сложившееся сочетание природных и антропогенных факторов, благоприятствующих распространению южных видов, а также разнообразие способов их проникновения, может вызвать резкое прогрессирование инвазионного процесса. Усиление миграций вселенцев на территории Вологодской области, которая является переходной от умеренных широт к широтам Крайнего Севера, будет стимулировать развитие инвазий на Европейском Севере.

Материал и методика

Обзорный характер работы определил необходимость обобщения имеющихся материалов для обсуждения специфики природных особенностей территории Вологодской области, сведений об антропогенной трансформации водных экосистем, данных по динамике рыбного населения и появлению новых видов. Для анализа естественных предпосылок миграционных процессов (включая природные условия региона, особенности лимногенеза и ландшафтной структуры территории, наличие гидрографических путей расселения фауны и др.) использованы литературные источники по гидрографии Северо-Запада, результаты многолетних исследований кафедр географии и зоологии Вологодского пединститута, материалы коллективной монографии «Природа Вологодской области» [2007], в подготовке которой участвовали авторы.

Для оценки косвенного и прямого влияния хозяйственной деятельности на процесс проникновения чужеродных видов, в том числе значения выявленных антропогенных сукцессий, использован анализ результатов мониторинга качества водной среды в крупных озерах, кадастровые исследования малых озер и

рек, а также диссертационные работы авторов [Болотова, 1999; Коновалов, 2004; Борисов, 2006].

В основу анализа инвазионного процесса на рассматриваемой территории положены результаты многолетних исследований, связанных с выявлением особенностей распространения новых для ихтиофауны Вологодской области видов рыб и изменению структуры рыбного населения. Ретроспективный обзор работ по изменению ареала некоторых видов рыб, а также по вселению ценных промысловых объектов в водоемы региона выполнен с использованием литературных материалов, которые можно разделить на две категории. К первой из них относятся работы, посвященные водным объектам, расположенным на сопредельных с Вологодской областью территориях. Вторая категория включает публикации по результатам исследований водоемов, расположенных в пределах Вологодской области. При написании работы использовались ежегодные данные официальной рыбопромысловой статистики, ведущейся с 1937 г., а также материалы, полученные в ходе полевых исследований Вологодской лаборатории ФГНУ «ГосНИОРХ» на водных объектах региона за период с 1970-х годов по настоящее время [Думнич и др., 2008].

Результаты и обсуждение

Факторы, способствующие инвазиям на территории Вологодской области. Вологодская область расположена в подзонах средней и южной тайги на Северо-Западе Европейской части России (61°36' – 58°27' с. ш., 34°42' – 47°10' в.д.). Она занимает территорию в 145.7 тыс. км², имеет протяженность с севера на юг 250–380 км и с запада на восток – 650 км [Природа Вологодской..., 2007]. Географическое положение, размеры и конфигурация области делает ее переходной зоной от умеренных широт к широтам Крайнего Севера. В историческом прошлом это определяло формирование разнообразия региональной биоты за счет

представителей разных фаунистических комплексов. В настоящее время эти особенности способствуют проникновению мигрантов с соседних территорий. Исходными историческими предпосылками формирования водных сообществ являлись условия четвертичного периода с оледенениями, резкими изменениями климата и гидрографической сети. Заселение водоемов рыбами происходило из рефугиев в направлении с юга на север по приледниковым водоемам и рекам субмеридионального направления [Николаев, 1974; Кудерский, 1975; Жаков, 1984]. Главным фактором распространения рыб служило попеременное соединение озер с бассейнами разных морей в период отступления Валдайского ледника. Это приводило к смене ихтиофауны, изоляции популяций многих видов и появлению местных (жилых) форм. Рыбное население сформировалось за счет трех основных фаунистических комплексов: арктического, бореального и понтокаспийского.

Территория расположена на стыке двух крупнейших геологических структур (Балтийского кристаллического щита и Русской плиты), что обусловило разнообразие генезиса водных экосистем: от глубоководного Онежского оз. и карстовых озер Прионежья – до мелководных равнинных водоемов [Природа Вологодской..., 2007]. Разнообразие биотопов разнотипных водных объектов создает спектр потенциальных возможностей для заселения территории видами с различной экологической валентностью. В условиях избыточного увлажнения в гумидной зоне образовалась густая гидрологическая сеть, как ключевой компонент данной территории, определяющий специфику ее функционирования и значимость миграционных процессов для формирования ихтиофауны и соответственно ее изменения в настоящем. Водный фонд области включает крупные озера Белое,

Кубенское, Воже, юго-восточную часть Онежского озера, крупные водохранилища (Шекснинское и часть Рыбинского), более 4 тыс. малых озер и свыше 1.5 тыс. рек, включенных в рыбохозяйственный фонд. К крупным рекам относятся Сухона, Юг, Кубена, Вологда, Вытегра, Ковжа, Суда, Молога, значительная протяженность которых и обширность бассейнов служит благоприятной предпосылкой для развития миграционных процессов на территории региона [Болотова, Шабунов, 2007].

На территории Вологодской области сложились уникальные природные предпосылки для миграции водных организмов, так как здесь проходит водораздел Евразии между бассейнами стока Северного Ледовитого океана (Белого моря – рек Северной Двины и Онеги), Атлантического океана (Онежского озера) и бассейна внутреннего стока (Каспийского моря – реки Волги). Миграционные пути также создаются за счет особенностей расположения русел крупных рек, «коридорной» конфигурации гидрологической сети. Особенно большой протяженностью отличается река Сухона. Ее бассейн занимает 2/3 территории области и включает шесть региональных бассейнов с разнообразно ориентированным поверхностным стоком. Большинство рек имеет субмеридиональное направление течения, что на востоке области способствует расширению ареалов и проникновению с юга на север. Возможности саморасселения рыб увеличиваются при наличии магистральных водных путей, включая Волго-Балтийскую и Северо-Двинскую водные системы, которые соединили бассейны трех морей. Преломление последствий хозяйственной деятельности через специфику природных условий, которые определены историческими причинами, делает достаточно условным разделение естественных и антропогенных факторов для анализа инвазионных процессов.

С одной стороны, развитая гидрографическая сеть обеспечивает разнообразие биотопов и миграционных путей для рыб, чему также способствует и создание судоходных каналов. С другой стороны, изменение биотопов вследствие прямого или косвенного антропогенного воздействия предоставляет мигрантам возможность проникновения или формирования устойчивых популяций в экосистемах-реципиентах. Ориентация экономики Вологодской области на богатые водные и лесные ресурсы определила крупномасштабную трансформацию водосборов и водных экосистем [Болотова, 1999, 2001a; 2009; Болотова, Борисов, 2004; Болотова и др., 2004; Борисов, 2006; Антропогенные сукцессии ..., 2007]. Многофакторное воздействие на экосистемы было связано с изменением твердого стока и гидрологических параметров при сведении лесов, осушении болот, зарегулировании стока, создании плотин, водохранилищ, строительстве крупнейших транспортных водных систем, каналов, водозаборов. Техногенные преобразования водных экосистем, изменение связей между бассейнами, органическое и токсическое загрязнение привели к выраженным антропогенным сукцессиям. Ухудшение качества водной среды является результатом комплексного воздействия, включая лесосплав, судоходство, рыболовство, добычу песчано-гравийных смесей, водоснабжение, сброс сточных вод и т. д. Ускоряются процессы эвтрофирования, зарастания, заиления, ухудшается газовый режим, усиливается токсификация, повышается мутность воды, происходят другие негативные сдвиги в абиотических условиях. Эти факторы создают конкурентное преимущество эврибионтным видам. Смена абиотических условий, селективный промысел повлекли за собой изменения в структуре рыбного населения и биотических отношений [Болотова, 1999, 2005, 2006b, 2009; Болотова, Коновалов, 2002, 2008]. Все это облегчило освоение мигрантами

новых местообитаний, и стало для некоторых видов предпосылкой для встраивания в сложившиеся сообщества за счет вытеснения из экологических ниш аборигенных видов.

Рыбы-вселенцы в водных экосистемах Вологодской области. В настоящее время к рыбам-вселенцам в водных экосистемах Вологодской области можно отнести 28 видов, что заметно влияет как на динамику видового богатства рыбного населения региона в целом, так и отдельных экосистем. Значительная доля вселенцев в структуре ихтиофауны, насчитывающей свыше 60 видов, свидетельствует об интенсивности инвазионного процесса. Этому способствует разнообразие способов появления разных видов рыб в составе сообществ, вследствие разноплановой хозяйственной деятельности, быстрого изменения условий обитания и воспроизводства в водных объектах, а также за счет экологической пластичности вселенцев.

Ввиду сложности и неоднозначности инвазионного процесса существуют разные подходы к его анализу, включая способы проникновения чужеродных видов, результаты вселения, изменение их ареала [Биологические инвазии..., 2004]. В нашей работе, где внимание акцентировано на специфичности территории Вологодской области, правомерно будет рассмотрение распространения вселенцев с точки зрения их ареала. Поэтому всех рыб-вселенцев по отношению к рассматриваемой территории можно разделить на 2 группы. К первой из них относятся неаборигенные виды, которые попали теми или иными способами в водные экосистемы Вологодской области с других территорий (например, ротан, каспийская тюлька и др.). Вторую группу составляют популяции аборигенных видов, ареал которых расширился за счет инвазии в другие водные бассейны в пределах рассматриваемой территории (например, судак, белоглазка и др.). Следовательно, инвазионный процесс на региональном уровне имеет

иерархический характер и включает видовую и популяционную составляющие. Это необходимо учитывать для прогностического анализа последствий инвазий.

Так, расселению аборигенного вида на рассматриваемой территории и формированию новых популяций в сходных условиях других водоемов могло препятствовать только отсутствие путей проникновения. Это подтверждает успех акклиматизации судака из Белого озера, входящего в его естественный ареал, в озера Кубенское и Воже [Титенков, 1953; Кудерский, 1982; Болотова и др., 1995; Коновалов, 2004]. Появление же новых для территории видов в целом может свидетельствовать о значительных изменениях условий в водных экосистемах (например, распространение бычка-цуцика и других южных вселенцев). Отметим также неоднозначность результатов расселения от не натурализовавшихся видов (муksун, угорь речной и др.) до формирования локальных популяций (судак, бычок-кругляк) и широко натурализовавшихся (головешка-ротан).

Для оценки угроз появления чужеродных видов на территории Вологодской области более детально проанализируем способы их проникновения и результаты инвазии. С этой точки зрения рыб-вселенцев можно объединить в три категории: виды, проникшие на рассматриваемую территорию в результате саморасселения, случайные интродуценты и преднамеренно вселявшиеся виды [Болотова и др., 2005].

Следует подчеркнуть условность данной классификации, так как на процесс самостоятельного расширения или случайного расселения в той или иной степени влияло косвенное или прямое воздействие человека. Кроме того, возможно сочетание способов проникновения, например, самостоятельное расширение ареала видами после случайной (ротан) или преднамеренной (судак) интродукции. Или проникновение одного вида

(стерлядь) в различные водоемы разными способами (самостоятельно или за счет интродукции). Тем не менее, в основе развития инвазионного процесса лежат виды, самостоятельно расширяющие свой ареал. Поэтому выделим наиболее многочисленную категорию вселенцев, которую составляют **самопроизвольно расселяющиеся** виды.

К этой группе на территории Вологодской области могут быть отнесены 13 видов рыб. Часть из них являются неаборигенными видами: стерлядь *Acipenser ruthenus*, черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, игла черноморская *Syngnathus nigrolineatus*, бычок-кругляк *Neogobius melanostomus*, бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus*, головешка-ротан *Perccottus glenii*, колюшка малая южная *Pungitius platygaster*. К аборигенным видам, расширяющим свой ареал на территории Вологодской области и за ее пределами, относятся: белоглазка *Abramis sapa*, жерех обыкновенный *Aspius aspius*, колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*, ряпушка сибирская *Coregonus sardinella*, корюшка европейская (снеток) *Osmerus eperlanus*, судак обыкновенный *Sander lucioperca*.

Главной причиной расселения большинства отмеченных видов являются гидротехнические работы, в результате которых соединились прежде разделенные водные бассейны или существенно улучшились условия обитания за пределами естественного ареала рыб. Примером освоения созданных человеком миграционных коридоров служит стерлядь. Ее проникновение из Волжского бассейна на северо-запад и северо-восток по территории Вологодской губернии осуществлялось двумя путями. Первый путь включал миграцию в первой половине XIX в. через Северо-Екатерининский канал и формирование популяций стерляди в сходных для ее естественного ареала условиях в бассейне рек Сухоны и Северной Двины [Кичин, 1847]. Во второй половине XIX в.

в бассейнах этих рек стерлядь стала важным промысловым объектом. Однако в XX в. ее численность постепенно снижалась вследствие ухудшения условий обитания и воспроизводства, чрезмерного вылова при интенсивной многофакторной антропогенной нагрузке, включая последствия лесосплава, судоходства, загрязнения. [Болотова, Думнич, 2000а].

В настоящее время популяция сухонской стерляди находится под угрозой исчезновения и внесена в Красную книгу Вологодской области [Болотова, 2006а]. Другой путь проникновения волжской стерляди из Белого оз. в Онежское был связан с постройкой в XIX в. Мариинской водной системы [Кудерский, 1983]. В пределах Вологодской области стерлядь в основном вылавливали в устьях рек Вытегра, Мерга и Ошта, в которых обитало нерестовое стадо. В настоящее время этот вид редок и включен в Красную книгу Карелии [2007].

По Мариинской системе в XIX в. через р. Вытегра, принадлежащую к бассейну Онежского оз., также распространились представители понтокаспийского комплекса белоглазка и жерех, обитавшие в Белом оз. на северной границе ареала и соответственно характеризовавшиеся естественной редкостью. В настоящее время эти виды зарегистрированы в бассейне р. Вытегры в Белоусовском, Новинкинском и Вытегорском водохранилищах. Следует подчеркнуть, что наличие миграционных коридоров является только предпосылкой инвазий, а ее развитие и результат зависят от состояния экосистем-реципиентов, включая абиотическую и биотическую составляющие. Это подтверждает дальнейшее развитие инвазионного сценария в отношении данных видов. Так, белоглазка и жерех при наличии миграционного пути в бассейн Северной Двины (канал Принца Вюртембергского, преобразованный в Северо-Двинскую систему) только почти через столетие в конце 1990-х гг. проникли в Кубенское

озеро, а затем в бассейн р. Сухоны. В настоящее время жерех регулярно встречается в уловах в Кубенском озере и р. Сухоне, а белоглазка – в исследовательских уловах в нижнем течении р. Юг и в Малой Северной Двине. Вселение этих видов в другие экосистемы Вологодской области послужило этапом освоения и бассейна Северной Двины вплоть до ее устья, то есть распространения в высокие широты до Белого моря [Новоселов, 2000, 2003; Новоселов, Студенов, 2002]. Для этих фитофильных видов благоприятным обстоятельством является усиление количества зарослевых биотопов как следствие антропогенного эвтрофирования, охватившего и экосистемы высоких широт.

В XIX в. после строительства Северо-Двинской водной системы из оз. Белого в Кубенское оз. проник снеток [Данилевский, 1862]. Эта озерная форма корюшки, как представитель арктического комплекса, не образовала многочисленной популяции в худших условиях прогреваемого и интенсивно зарастающего более мелководного водоема. Так, озеро имеет среднюю глубину около 2.5 м, и характеризуется резким падением уровня воды в зимнюю межень при ее спуске через плотину в истоке р. Сухоны после навигации. Очевидно, немаловажной причиной сокращения численности популяции снетка явилась интродукция в 1936 г. в Кубенское озеро судака, для которого снеток служит наиболее подходящим кормовым объектом при переходе на хищное питание [Кудерский, 1982]. Дополнительное негативное влияние на популяцию снетка через ухудшение качества водной среды связано с интенсивным загрязнением озера при трансформации водосбора в период начавшейся химизации сельского хозяйства с 1960-х гг. Несмотря на воздействие целого комплекса угнетающих популяцию факторов, снеток отмечался в составе ихтиофауны оз. Кубенского вплоть до конца 1970-х гг. [Лебедев, 1977]. В неблагоприятных

абиотических условиях среды и при высоком прессе хищников поддержание популяции обеспечивалось r-стратегией ее выживания за счет короткого жизненного цикла.

Еще одним из немногочисленных примеров расширения ареала рыбами арктического комплекса служит девятиглая колюшка, которая из Онежского оз. через Волго-Балтийскую систему распространилась в бассейн Белого оз. Ее немногочисленная популяция обнаружена в устье р. Кемы [Яковлев и др., 2001]. При наличии миграционного пути распространение холодноводных рыб в более южные водоемы ограничивает температурный фактор. Из них только виды с коротким жизненным циклом, способные быстро восстанавливать численность после неблагоприятных условий, могли проникнуть в новые биотопы водохранилищ. Так, снеток и ряпушка из Белого оз. по р. Шексне попали в 1940-е гг. в созданное тогда Рыбинское водохранилище [Васильев, 1950]. В дальнейшем эти северные виды расселились вниз по Волге вплоть до Саратовского водохранилища [Коскова, 1977; Атлас пресноводных..., 2003]. Учитывая особенности экологии рыб арктического комплекса и трудности встраивания вселенцев в систему пищевых взаимоотношений в многовидовых ихтиоценозах низких широт, можно прогнозировать естественную редкость этих видов и, очевидно, дальнейшее угнетение и выпадение из состава ихтиофауны техногенных экосистем. Таким образом, проникновение видов высоких широт в водоемы низких широт затруднено их меньшей эврибионтностью по отношению к температурному фактору, кислородному режиму, требовательностью к нерестовому субстрату, поэтому ограничивается рыбами мелких размеров с r-стратегией выживания популяций.

В XX в. масштабные техногенные преобразования водных экосистем в связи с гидростроительством и созданием

каскада волжских водохранилищ привели к коренному преобразованию связей между бассейнами Каспийского и Балтийского морей. Волго-Балтийская магистральная транспортная система создала миграционный путь в основном для южных вселенцев на территорию Вологодской области, а также их дальнейшего распространения в высокие широты через Онежское оз. и Северо-Двинскую водную систему. Это связано с антропогенными сукцессиями северных экосистем, которые изменили абиотические условия и вызвали перестройку биотических отношений в сообществах, что наглядно проявилось в мелководных водоемах [Bolotova et al., 1996; Bolotova, 2002b]. С одной стороны, их зарастание вследствие эвтрофирования, наряду с обмелением расширило жилую зону и увеличило площадь нерестилищ для тепловодных фиитофилов. С другой стороны, ухудшение кислородного режима, качества воды при органическом и

токсическом загрязнении, неблагоприятное для псаммофилов заиление грунтов, вызвало угнетение рыб арктического фаунистического комплекса, чувствительных к неблагоприятным условиям. Конкурентное преимущество получили виды с высокой толерантностью, результатом которой явилась перестройка рыбной части сообществ с увеличением доли рыб понтоткаспийского фаунистического комплекса [Болотова, Коновалов 2005]. Немаловажное значение для сдвига рыбной части сообществ водоемов Вологодской области в сторону угнетения видов арктического комплекса имел селективный промысел, подорвавший запасы этих ценных рыб. В настоящее время фактором, благоприятствующим расселению южных видов, становится потепление климата, о чем свидетельствует зарегистрированное повышение среднегодовых температур на территории Европейской части России (рис. 1).

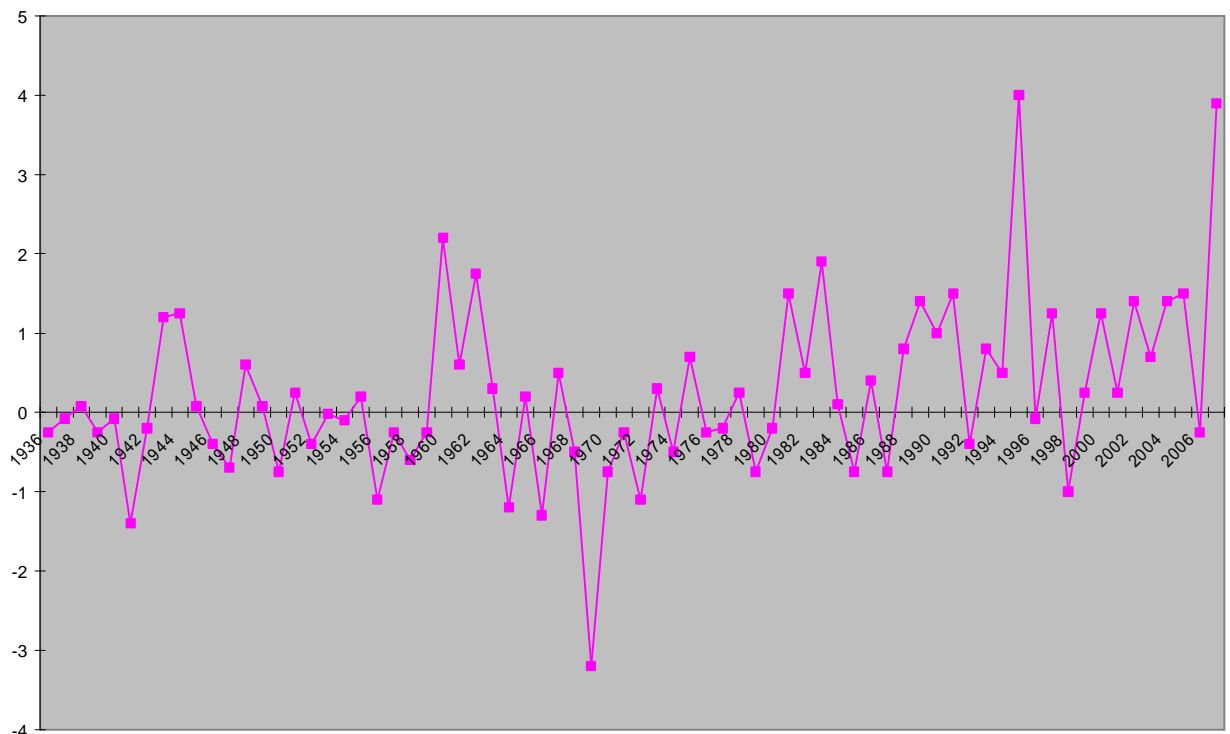


Рис. 1. График изменения среднегодовой температуры Европейской части России за период с 1936 по 2007 г. [приводится по: Изменения климата..., 2009].

Среднегодовые температуры представлены в виде отклонений от среднего за период наблюдений.

Активному распространению на север других южных вселенцев способствуют особенности водохранилищ с замедленным водообменом, обширными мелководьями, где некоторые виды оказались в условиях более благоприятных, чем исходные. Так, в последние годы в Рыбинском водохранилище зарегистрированы черноморская игла, малая южная колюшка и два вида бычковых рыб – бычок-кругляк и бычок-цуцик [Яковлев и др., 2001; Атлас пресноводных..., 2003]. Это связано с особенностями экологии тепловодных видов, особенно фитофилов, которые могут быть реализованы в новых биотопах при интенсивном зарастании мелководных водоемов вследствие антропогенного эвтрофирования и обмеления. В частности, бычок-цуцик может высоко подниматься по рекам и предпочитает заросли мягких макрофитов в мелководных прибрежных зонах [Биологические инвазии..., 2004]. В притоках он может осваивать небольшие заросшие заливчики, поэтому можно прогнозировать его дальнейшее распространение в бассейнах северных водоемов, благодаря густой гидрографической сети, большому количеству зарастающих малых речек, с небольшой скоростью течения. Стенотопность цуцика, определяющая его небольшую численность во всех частях ареала, является фактором, ограничивающим его успешную инвазию.

Успех инвазии бычка-кругляка можно объяснить его способностью обитать в разнообразных условиях среды и в разных местообитаниях, многократным нерестом, агрессивным поведением, эффективной заботой о потомстве и широким пищевым спектром, включающим дрейссенид [Биологические инвазии..., 2004]. Предпочтение кругляком дрейссены в питании определяет развитие сопряженной инвазии. Это позволяет прогнозировать дальнейшее распространение бычка-кругляка в водоемах Вологодской области, в которых происходит колонизация дрейссены *Dreissena*

polymorpha и отмечается резкое нарастание ее численности [Болотова, 2003].

Отмечается развитие инвазионного процесса, связанное с распространением черноморско-каспийской тюльки по системе волжских водохранилищ через Рыбинское водохранилище в речную часть Шекснинского водохранилища в конце 1990-х – начале 2000-х гг. В настоящее время существует вероятность проникновения данного вида в Белое озеро. Учитывая продолжительную депрессию популяции белозерского снетка, тюлька, занимающая сходную экологическую нишу, в ближайшие годы может сформировать многочисленную популяцию в Белом оз.

Особенно опасным моментом для развития инвазий может быть попадание объектов аквариумного содержания в естественные водоемы, в которых есть подходящие условия обитания, кормовые объекты и не функционирует механизм регуляции в системе отношений «хищник – жертва» благодаря экзотичности последних. Примером является известный инвазийный вид ротан-головешка. Появление данного вида в Вологодской области, вероятно, связано с его проникновением из более южных областей Европейской части России, где он широко расселяется после выпуска аквариумистами в естественные водоемы [Атлас пресноводных..., 2003]. Головешка-ротан был впервые обнаружен в 1990-е гг. в прудах и некоторых естественных водотоках города Вологды. Возможно, эти популяции сформировались в результате выпуска ротана аквариумистами. В 2001 г. ротан был впервые пойман в Онежском озере [Атлас пресноводных..., 2003]. В конце 2000-х гг. этот вид также отмечен в некоторых водотоках верхневолжского бассейна на территории Вологодской области.

Другой причиной, способствующей саморасселению чужеродных видов рыб, являются последствия их успешной акклиматизации, создающие благоприятные условия для распространения

рыб в водные системы, связанные с водоемом-реципиентом. Так, акклиматизация судака в озерах Кубенском и Воже явилась причиной его самостоятельного расселения в бассейне Белого моря [Коновалов, 2004]. Из Кубенского озера судак по реке Сухоне проник в Северную Двину, где стал промысловым видом [Новоселов, 2000]. Из оз. Воже судак распространился в бассейне р. Онеги, где встречается как в самой реке, так и в оз. Лача.

К группе **случайных интродуцентов** принадлежат виды рыб, появившиеся в результате случайного их привнесения человеком в водные объекты, расположенные за пределами ареала постоянного обитания. К этой категории вселенцев могут быть отнесены 6 видов рыб: стерлядь *Acipenser ruthenus*, радужная форель *Parasalmo mykiss*, карп обыкновенный *Cyprinus carpio*, верховка *Leucaspius delineatus*, сом обыкновенный *Silurus glanis*.

Отдельного рассмотрения требует нельма *Stenodus leucichthys*, сформировавшая в пределах естественного ареала жилую форму в Кубенском озере за счет случайного разделения мигрантов нерестового стада. Это было связано со строительством в 1834 г. плотины в 7 км от истока реки Сухоны и изоляцией зашедшей на нерест в озеро северодвинской нельмы [Данилевский, 1862]. Вплоть до середины 1960-х гг. нельма составляла заметную долю в составе уловов, а в настоящее время ее популяция находится на грани исчезновения [Болотова, Коновалов, 2008; Bolotova, 2002a].

Примерами случайного вселения хозяйственно ценных южных видов в северные озерные экосистемы является проникновение стерляди и сома в Онежское оз. с живорыбных судов при перевозке в Петрозаводск и Санкт-Петербург рыбы, добытой в волжском бассейне [Кесслер, 1868; Данилевский, 1875]. После включения в ихтиоценоз водоема популяции данных видов могли дополнительно пополняться мигрантами из верхневолжских водоемов по системе

каналов. Они также не заняли заметного места в многовидовом сообществе Онежского оз. и входят в категорию редких видов [Красная книга..., 2007].

Другим результатом случайной интродукции является формирование популяций верховки в озерах Лозско-Азатской группы (Белозерский муниципальный район) в 1980-е гг., вследствие случайного занесения ее икры при работах с сиговыми рыбами [Бионормативы по выращиванию..., 1987]. Это можно рассматривать как бракеражную акклиматизацию, то есть случайный занос в ходе планомерной акклиматизации. В первые годы после вселения отмечалось резкое увеличение численности верховки, она проникла в Белое оз., а к настоящему времени этот вид редко встречается в составе уловов.

Расширением области распространения теплолюбивых интродуцентов без их естественного воспроизводства служит выращивание товарной рыбы в индустриальных условиях в садках с использованием подогретых вод. Так, примерами случайной интродукции может быть проникновение в 1980–1990-е гг. в бассейн р. Суды карпа и радужной форели из садков Кадуйского рыбоводного хозяйства. По всей вероятности данные виды не способны к естественному воспроизводству и отмечаются в составе ихтиофауны за счет систематического ската их молоди из пруда хозяйства. Регулярные случаи поимки радужной форели, убегающей из садков форелевых хозяйств, отмечаются и в Онежском оз. [Лукин, Ивантер, 2008]. Однако данный вид вряд ли способен сформировать устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию.

К категории **преднамеренно вселявшихся видов** относятся хозяйственно ценные виды рыб, которые интродуцировались в водоемы с целью обогащения состава ихтиофауны. К этой группе относятся 9 видов рыб: ряпушка европейская (килец и рипус) *Coregonus albula*, омуль *Coregonus autumnalis*, сиг обыкновенный *Coregonus lavaretus* (сиги чудской, лудога), муксун *Coregonus*

muksun, пелядь *Coregonus peled*, нельма *Stenodus leucichthys*, угорь речной *Anguilla anguilla*, сазан (каrp обыкновенный) *Cyprinus carpio*, судак обыкновенный *Sander lucioperca*, а также гибрид пеляди и чира.

Масштабные эксперименты по зарыблению крупных и малых озер Вологодской области ценными видами рыб начались в 1920–1930-е гг. [Тихий, 1941]. Первые опыты по акклиматизации проводились на Белом озере, а также малых озерах Белозерского и Кирилловского районов. Эти работы включали посадку икры, молоди и производителей обыкновенного сига (чудской сиг и сиг-лудога), корюшки, судака, а также леща, карася и уклеи. Причем, новыми для ихтиоценозов водоемов являлись только первые три вида. Остальные рыбы вселялись для пополнения популяций аборигенных видов. Из этих мероприятий кратковременным успехом увенчалось лишь вселение чудского сига в Лозско-Азатское оз., в котором данная форма в течение нескольких лет размножалась и отмечалась в уловах [Тихий, 1941].

Неудачей закончились и попытки акклиматизации кубенской нельмы и сига-нельмушки в оз. Воже, которые проводились в 1950-е гг. [Титенков, 1961]. Тем не менее, в 1990-е гг. с целью создания маточного стада кубенской нельмы, этот вид вселялся в один из наиболее крупных по площади малых водоемов Вологодской области – оз. Ковжское Вытегорского муниципального района. В 2000-е гг. в данном озере нельма отмечалась в составе уловов. Однако формирование и поддержание маточного стада нельмы в малом озере невозможно без комплекса регулярно осуществляемых рыбоводных и генетико-селекционных мероприятий, которые не проводятся. Столь же неудачным оказалось вселение в Рыбинское водохранилище четырех видов сиговых рыб (нельма, пелядь, сиг, ряпушка), а также карпа и угря [Ильина, 1972; Терещенко, Стрельников, 1997; Яковлев и др., 2001]. Результаты неоднократно

предпринимавшихся в XX в. попыток вселения в Онежское оз. пеляди и байкальского омуля после прекращения рыбоводных работ до сих пор не проявились [Лукин, Ивантер, 2008]. Все это свидетельствует о бесперспективности преднамеренной интродукции, если абиотические условия водоемов-реципиентов не соответствуют экологической валентности вселяемых рыб и видовая насыщенность сообществ более конкурентоспособными аборигенными видами препятствует занятию новыми видами экологических ниш.

Другим способом осуществления преднамеренной интродукции новых видов в озера Вологодской области являлась организация товарного выращивания ценных рыб на базе Лозско-Азатского озерного рыбоводного хозяйства в 1970–1980-е гг. Рыбоводные работы охватывали 13 преимущественно малых водоемов Лозско-Азатской группы, включая озера Лозско-Азатское, Буозеро-1, Обручевское, Моткозеро и др. В эти водоемы вселялись карп и сиговые рыбы (пелядь, муксун, килец, сиг обыкновенный, гибрид пеляди и чира), которые так и не сформировали самовоспроизводящиеся популяции [Болотова и др., 1990, 2005]. Одновременное вселение нескольких видов представляет собой путь интенсивного рыбоводства, который требует принципиально иного использования озер. Такой путь предусматривает выращивание ценных рыб в поликультуре, то есть вселение нескольких видов, в том числе и со сходным типом питания, но при условии коренной перестройки существующего состава ихтиофауны при первоначальном уничтожении местных видов рыб (химическая обработка озер, тотальные обловы). Последующее выращивание вселенной молоди разных видов возможно только через искусственное поддержание высокого уровня развития кормовой базы на основе внесения дополнительного количества биогенов в форме удобрений. Далее необходима пересадка молоди в высококормные

нагульные озера (желательно без хищников), в которых их популяции также поддерживаются ежегодной подсадкой. Без такого интенсивного и дорогостоящего хозяйственного давления получение дополнительной продукции невозможно. В противном случае вселенцы будут не способны сформировать свои популяции и вытесняются аборигенами [Болотова Думнич, 2000б].

Негативным следствием подобного пути использования озер является резкое ускорение их эвтрофирования (с переходом в дистрофное состояние), сопровождающееся зарастанием, заилением, дефицитом кислорода, изменением других гидрохимических показателей, приводящих к снижению качества воды и ухудшению абиотических условий. Подобный путь повышения биопродуктивности малых озер в Псковской области, начавшийся в 1960-е гг. через 10 лет привел к выводу о неблагоприятных последствиях искусственного эвтрофирования водоемов. Тем не менее, эти методы широко практиковались в последующие десятилетия в разных регионах страны, в том числе, в Вологодской области. В результате в озерах, используемых под питомники, резко ускорились темпы эвтрофирования и значительно ухудшились абиотические условия для рыб. Популяции вселенцев (пелядь, сиг, муксун, пелчир, карп) после прекращения рыбоводных мероприятий были полностью вытеснены местными рыбами, более толерантными к данным условиям.

Неудача натурализации сиговых рыб в мелководных озерах определяется совокупностью неблагоприятных абиотических и биотических факторов [Болотова и др., 2003]. Прогреваемость всей водной толщи, высокая биогенная нагрузка стимулируют эвтрофирование. Цветение воды и развитие макрофитов являются предпосылками к возникновению заморных явлений в жаркие летние месяцы (июль – август). Спад уровня воды в зимне-весеннюю межень (февраль – март) на фоне

глубокого промерзания водоемов ограничивает распространение рыб и создает предпосылки для зимних заморы сиговых рыб, чувствительных к кислородному режиму. Неблагоприятной биотической составляющей является высокая численность во всех озерах популяций хищных рыб (щука, окунь, в некоторых озерах – судак), для которых молодь вселяемых сиговых рыб является излюбленным кормовым объектом.

В 1990-е – начале 2000-х гг. продолжились опыты по зарыблению разнотипных малых озер Вологодской области карпом. В этот период карп вселялся в озера Белозерского, Кирилловского, Чагодощенского и ряда других муниципальных районов области. В пяти озерах Белозерского, Вашкинского и Кирилловского районов отмечены высокие показатели ежегодного прироста массы тела и зарегистрированы случаи естественного нереста у вселенного карпа [Доклад о состоянии..., 2009]. Однако успех натурализации карпа в долгосрочной перспективе вызывает сомнение, поскольку водоемы расположены за пределами естественного ареала данного вида.

Единственным примером вида, который успешно натурализовался за счет преднамеренной интродукции в двух крупных озерах беломорского бассейна, является аборигенный для Вологодской области судак. Северная граница естественного ареала данного вида в пределах региона включает крупные озера Онежское и Белое, в которых обитают его жилые озерные формы. Кроме того, в границах области озерный судак отмечен в Рыбинском водохранилище и некоторых малых озерах Лозско-Азатской, Ковжской, Сиверской, Кемской, Мегорской и Великоозерской групп [Озерные ресурсы..., 1981]. Речная форма судака встречается в реках Шексне, Мологе, Суде и ряде других.

Вселение судака в оз. Кубенское из Белого оз. в 1934–1936 гг. с целью улучшения состава ихтиофауны было

одной из первых попыток акклиматизации данного вида в бассейне Белого моря, осуществленной на территории бывшего СССР [Титенков, 1953]. Вселение судака в Кубенское оз. завершилось формированием немногочисленной промысловой популяции, что отвечало изначальным целям акклиматизации. В то же время, результативность интродукции данного вида не может высоко оцениваться с позиций биоманипулирования, поскольку вселенец не смог эффективно включиться в систему пищевых связей и приобрести значимую роль в сообществе по регуляции численности доминирующих в водоеме мелкочастиковых видов рыб [Коновалов, 2004]. В оз. Воже судак вселялся из Кубенского озера в 1987 г. [Зуянова, 1989]. Интродукция судака и его натурализация в сообществе оз. Воже сопровождались «эффектом акклиматизации» – резким увеличением количественных и улучшением качественных характеристик популяции. Судак быстро стал основным промысловым видом и начал эффективно сокращать численность преобладающих в рыбном населении местных мелкочастиковых рыб (плотва, окунь) и тугорослого леща [Болотова и др., 1995; Bolotova, 1996]. В настоящее время происходит снижение и стабилизация уловов судака, а также количественных показателей его акклиматизированной популяции [Коновалов, 2004].

При интродукции судака в озера Кубенское и Воже Вологодской области не были учтены два обстоятельства, которые в полной мере не окупаются успехом акклиматизационных мероприятий с позиций эффективности биоманипулирования и рыбохозяйственной пользы вселенца. Во-первых, была проигнорирована опасность вселения хищных рыб в озера с ценной ихтиофауной, проблема которой неоднократно отмечалась исследователями [Попова, 1977; Решетников и др., 1982; и др.]. Этот вопрос становится особенно принципиальным в плане сохранения уникальных жилых форм и

краснокнижных видов, то есть проблемы ставшей наиболее актуальной в последние несколько десятилетий [Болотова и др., 2004, 2006, 2008]. Так, вселение судака в озера Кубенское и Воже создало серьезную угрозу биоразнообразию водоемов, в которых он переключился на преимущественное потребление ценных исчезающих сиговых и корюшковых рыб. В Кубенском оз., несмотря на обилие в водоеме мелкочастиковых рыб, в питании судака доминировала молодь жилых форм нельмы и сига-нельмушки. В настоящее время нельма занесена в Красные книги России [2001] и Вологодской области, а сиг-нельмушка включен в перечень таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде. В оз. Воже за двадцатилетний период, прошедший со времени акклиматизации судака, на грани полного исчезновения оказались популяции снетка, ряпушки и сига. Две последних популяции в настоящее время внесены в Красную книгу Вологодской области [Болотова, 2006а].

Вторым нежелательным последствием акклиматизационных мероприятий стало спонтанное расширение ареала судака после его натурализации в озерах Кубенском и Воже. Так, при планировании акклиматизации не было учтено, что нормальное формирование нерестовых стад судака на северной границе ареала и хорошая приспособляемость к условиям нереста свидетельствуют о потенциальных возможностях продвижения этого вида на север. Благодаря акклиматизационным мероприятиям в озера Кубенское и Воже, судак появился в водоемах бассейна Белого моря, в которых начал самостоятельно расселяться [Козьмин, Шатова, 2001; Новоселов, 2003]. Так, после акклиматизации в Кубенском оз., судак спустился вниз по р. Сухоне и проник в р. Северную Двину, где стал промысловым видом [Козьмин, Шатова, 2001]. После акклиматизации в 1987 г. в оз. Воже, судак распространился по р. Свидь в оз. Лача, близкое к оз. Воже

по своим лимнологическим и гидробиологическим характеристикам. С одной стороны, появление судака в оз. Лача привело к ослаблению конкуренции в питании между малоценными мелкочастиковыми видами рыб и ценным промысловым видом лещом [Козьмин, Шатова, 2001]. С другой стороны, из оз. Лача судак спустился вниз по течению р. Онеги, появился в местах нагула семги и, питаясь ее молодью, начал наносить существенный ущерб запасам атлантического лосося. Таким образом, успех первых этапов акклиматизации судака может нивелироваться мало предсказуемыми и неоднозначными результатами внедрения этого крупного активного южного хищника в северные экосистемы.

В целом анализ долгосрочных результатов акклиматизации показал, что за исключением судака озера Кубенского и Воже, устойчивые самовоспроизводящиеся популяции ценных видов рыб в водоемах Вологодской области созданы не были. При попытке вселения карпа и сиговых рыб в некоторых озерах данные виды непродолжительное время отмечались в составе уловов. Причем, несмотря на вероятность появления в некоторых водоемах поколений карпа и сиговых, в результате естественного нереста, успешная их натурализация маловероятна. Последнее связано с неблагоприятными условиями обитания и воспроизводства в мелководных водоемах, расположенных за пределами северной границы ареала карпа и на южной границе естественного ареала сиговых рыб [Болотова, 2001б].

Заключение

Географическое положение Вологодской области определяет своеобразие условий для распространения инвазий, которым способствует «пограничность» территории (между умеренными широтами и широтами Крайнего Севера в двух подзонах тайги, в бореальных и суббореальных ландшафтах, на водоразделе трех морей, где проходит

граница двух крупнейших геологических структур). Специфика рельефа, развитая гидрологическая сеть создают высокий уровень контактности экосистем для проникновения чужеродных видов в другие сообщества. Особенно важным фактором создания «инвазионных коридоров» стало строительство магистральных транспортных систем (Волго-Балтийская и Северо-Двинская), которые связали бассейны Белого, Балтийского и Каспийского морей.

В настоящее время в водных экосистемах Вологодской области наибольшее число мигрантов появляется из Понто-Каспийского бассейна, что соответствует истории заселения водоемов на данной территории в периоды потепления. Проникновению тепловодных видов в дальнейшем будет способствовать и глобальное потепление климата, чему соответствует наблюдающееся повышение среднегодовых температур на территории Северо-Запада России. Природные особенности мелководных водоемов, связанные с их прогреваемостью, также способствуют развитию тепловодных комплексов, наряду с неблагоприятностью для представителей холодноводных рыб в северных экосистемах. Последние, например, сиговые рыбы переходят в разряд редких видов, уменьшая видовую насыщенность сообществ и освобождая экологические ниши [Болотова, 2001б; Bolotova, 2004]. Данный процесс особенно усугубляется на территории области в связи с ускорением эвтрофирования водоемов [Болотова, 1999, 2009]. Сформировавшиеся на большей части территории в условиях равнины бассейны рек большой протяженности могут служить удобными миграционными путями. Причем реки часто дренируют болотистую местность, что способствует их эвтрофированию, зарастанию и созданию благоприятных биотопов для распространения чужеродных рыб-фитофилов.

Развитая гидрографическая сеть не только обеспечивает миграционные пути для организмов, но и создает

разнообразие биотопов, с чем связано потенциальное увеличение биоразнообразия. Это может иметь неоднозначные последствия для увеличения доли редких видов в сообществах. С одной стороны, массовое развитие инвазивных видов через перестройку структуры сообществ может вызвать вытеснение других видов, и их переход в разряд редких [Болотова, 2003]. С другой стороны, проникающие виды могут сформировать немногочисленные популяции, то есть увеличить долю видов с естественной редкостью на границе ареала. Наибольшие последствия для экосистемы имеет вселение крупного хищника, способного быть эффективным регулятором сообщества. На примере акклиматизации судака для улучшения состава уловов в Кубенском озере и с целью биоманипулирования – в озере Воже было показано, что зарыбление водоемов этим хищником вызывает быстрое развитие инвазионного процесса [Болотова и др., 1995; Коновалов, 2003, 2004; и др.]. Судак не только сформировал устойчивые промысловые популяции, но начал самостоятельно расширять свой ареал при наличии водных путей. Угроза сокращения биоразнообразия арктического комплекса создалась за счет перестройки системы пищевых отношений (через отношения «хищник – жертва» и конкуренцию с крупными хищниками).

Целенаправленная интродукция в форме развития озерного нагульного рыбоводства не привела в Вологодской области к натурализации чужеродных видов, так как они не обладали необходимым уровнем эврибионтности для освоения ниш, занятых аборигенными видами. В целом процесс инвазий сопровождается наращиванием численности эврибионтных видов при саморасселении, наряду со случайной и преднамеренной интродукцией, а результат зависит от реализации экологической ниши.

Таким образом, на перестройку структуры рыбной части сообщества в значительной мере влияют изменение

биотопов, появление связей между ранее изолированными бассейнами. В основе инвазий на территории Вологодской области лежит прямая и опосредованная хозяйственная деятельность. Наряду с видоспецифичностью миграционных способностей рыб, механизмом развития инвазионного процесса служит изменение экологических ниш, их взаимодействия при разной конкурентоспособности видов в системе биотических отношений в изменившихся биотопах.

Опасность инвазионного процесса определяется его интенсивностью, так как почти треть ихтиофауны области представлена или новыми для рассматриваемой территории видами или аборигенными, которые вселились в другие водоемы в пределах области. Нежелательным последствием инвазии является снижение разнообразия рыб холодноводного комплекса в результате как опосредованного влияния через большую конкурентоспособность в изменившихся биотопах, так и непосредственного воздействия через выедание и усиления конкуренции по линии питания. Наконец, сама территория Вологодской области становится «вторичным очагом» инвазий для других регионов из-за соединения транспортными путями бассейнов трех морей, а также благодаря географическому положению, служит переходной зоной для усиления экспансии южных видов в высокие широты.

Литература

- Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг // Сборник статей / Ред. Н.Л. Болотова. Вологда. 2007. 145с.
- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. // Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с. (1 т.). 253 с. (2 т.).
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.

- Бионормативы по выращиванию посадочного материала и товарной рыбы в озерах Лозско-Азатской группы. Отчет. Фонды Вологодской лаборатории ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда, 1987. 207 с.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях (на примере водоемов Вологодской области). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Болотова Н.Л. Антропогенная трансформация мелководных северных озерных экосистем // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск, 2001а. С. 18–25.
- Болотова Н.Л. Особенности популяций сиговых рыб на южной границе ареала // Матер. 8 Всероссийского совещания «Биология, биотехника разведения сиговых рыб». Тюмень, 2001б. С. 10–14.
- Болотова Н.Л. Последствия инвазии дрейссены для трофических связей экосистемы Кубенского озера // Матер. межд. конфер. «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 10–11.
- Болотова Н.Л. Влияние антропогенных факторов на рыбное население крупных озер Вологодской области // Сб.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар, 2005. С. 6–24.
- Болотова Н.Л. Опыт Международного сотрудничества по созданию Красной книги животных Вологодской области // *Varents journal*. Баренц-журнал № 1 (4). Архангельск, 2006а. С. 111–119.
- Болотова Н.Л. Развитие экосистем мелководных озер на территории Вологодской области: природные и антропогенные факторы // Экологическое состояние континентальных водоемов северных территорий. СПб.: Наука, 2006б. С. 105–112.
- Болотова Н.Л. Эвтрофирование крупных озер Вологодской области в условиях антропогенной трансформации их водосборов // Теоретические и прикладные аспекты современной лимнологии. Минск, 2009. С. 123–129.
- Болотова Н.Л., Борисов М.Я. Влияние антропогенной трансформации водосборов на крупные озера Вологодской области // Экологические проблемы северных водоемов и пути их решения. Матер. Междун. конф. Апатиты, 2004. Ч. 1. С. 35–37.
- Болотова Н.Л., Борисов М.Я., Думнич Н.В., Коновалов А.Ф., Сергеева И.С., Шабунов А.А. Состояние водоемов Вологодской области и проблема сохранения редких видов // Материалы Международного контактного форума по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. Сыктывкар. 2006. С. 38–46.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В. Антропогенная трансформация речной экосистемы на примере реки Сухоны (Вологодская область) // Тез. докл. Межд. конф. «Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура». Архангельск, 2000а. С. 38.
- Болотова Н.Л., Думнич Н.В. О рыбохозяйственном использовании малых озер Вологодской области // Современные средства воспроизводства и использования биоресурсов. Сб. докл. симпозиума 7 Межд. выставки Инрыбпром-2000. СПб., 2000б. С. 95–97.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В. Проблемы мониторинга и сохранения исчезающих популяций рыб в водоемах Вологодской области // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 301–306.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Решетников Ю.С. Сиговые рыбы Вологодской области // Материалы 5-го Всерос. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. СПб., 1994. С. 24–28.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Шитова С.В. Акклиматизация судака *Stizostedion lucioperca* и включение его в систему пищевых отношений озера Воже // Вопросы ихтиологии. 1995. Том 35. № 3. С. 373–387.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Рыбное население Шекснинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль, 2002. С. 211–279.

- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Перестройки рыбной части сообществ крупных мелководных озер Вологодской области // В сб.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: сборник материалов IV (XXVII) Международной конференции. Часть 1. Вологда, 2005. С. 71–75.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф. Формирование жилой формы нельмы в Кубенском озере и многолетняя динамика ее популяционных показателей // В сб.: Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия. Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 251–254.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Думнич Н.В. О проблеме искусственного воспроизводства исчезающих сиговых рыб Вологодской области // В сб.: Современное состояние рыбоводства на Урале и перспективы его развития. Екатеринбург, 2003. С. 23–26.
- Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Думнич Н.В., Борисов М.Я., Сергеева И.С. Рыбы – вселенцы в водоемах Вологодской области // Тезисы докладов 2-го международного симпозиума по изучению инвазионных видов «Чужеродные виды в Голарктике (Борок – 2). Рыбинск; Борок, 2005. С. 138–139.
- Болотова Н.Л., Максимова Н.К., Суслова Т.А., Скупинова Е.А. Биологическое и ландшафтное разнообразие таежных геосистем Вологодской области // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Петрозаводск, 2004. С. 29–40.
- Болотова Н.Л., Максимова Н.К., Шабунов А.А. Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области. Вологда. 2008. 252 с.
- Болотова Н.Л., Нагаева Т.Н., Литвин А.И. Основные итоги и результаты выращивания сиговых в малых озерах Вологодской области // Тез. докл. 4-го Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Л., 1990. С. 130–131.
- Болотова Н.Л., Шабунов А.А. Формирование фауны Вологодской области // Природа Вологодской области. Вологда. 2007. С. 246–250.
- Болотова Н.Л., Шабунов А.А., Коновалов А.Ф. К вопросу об охране редких позвоночных Вологодской области // Проблемы особо охраняемых природных территорий Европейского Севера. Материалы научно-практической конференции. Сыктывкар, 2004. С. 48–50.
- Борисов М.Я. Особенности функционирования системы «водосбор – озеро Воже» и ее влияние на рыбное население. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2006. 27 с.
- Васильев Л.И. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Труды биологической станции «Борок». М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 236–275.
- Данилевский Н.Я. Кубенское озеро // В кн.: Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1862. Т. VI. С. 75–83.
- Данилевский Н.Я. Описание рыболовства в северо-западных озерах // Исследования о состоянии рыболовства в России. СПб., 1875. Т. IX. 151 с.
- Доклад о состоянии и охране окружающей среды Вологодской области в 2008 году. Вологда, 2009. 232 с.
- Думнич Н.В., Болотова Н.Л., Коновалов А.Ф., Борисов М.Я. Основные направления рыбохозяйственных исследований в Вологодской области // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 10–14.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М., 1984. 144 с.

- Зуянова О.В. Результаты пробной интродукции судака в озеро Воже // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 293. С. 80–82.
- Изменения климата 2009. Зима (декабрь 2008 – февраль 2009). Обзор состояния и тенденций изменения климата России. М., 2009. 30 с.
- Ильина Л.К. Список видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Рыбы // В сб.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 335–338.
- Кесслер К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. СПб, 1868. 144 с.
- Кичин Е. Тотемские стерляди // Вологодские губернские ведомости. 1847. № 37. С. 365–366.
- Козьмин А.К., Шатова В.В. Акклиматизация судака в водоемах Архангельской области // VIII съезд гидробиологического общества РАН. Тезисы докладов. Калининград, 2001. Т. II. С. 40–41.
- Коновалов А.Ф. Биоманипуляционный аспект акклиматизации судака в крупные озера Вологодской области // Тезисы докладов Международной конференции «Трофические связи в водных сообществах и экосистемах». Борок, 2003. С. 55–56.
- Коновалов А.Ф. Роль судака (*Stizostedion luciperca* [L.]) в экосистемах крупных озер Вологодской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 27 с.
- Коскова Л.А. Белозерская ряпушка *Coregonus sardinella vesticus* Drjagin в Саратовском водохранилище // Вопросы ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 3. С. 545–548.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). Балашиха: Астрель, 2001. 860 с.
- Кудерский Л.А. О саморасселении рыб во внутренних водоемах // Известия ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 58–64.
- Кудерский Л.А. Результаты акклиматизации судака в Кубенском озере // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1982. № 182. С. 70–83.
- Кудерский Л.А. Осетровые рыбы в бассейнах Онежского и Ладожского озер // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1983. Вып. 205. С. 128–149.
- Лебедев В.Г. Ихтиоценоз оз. Кубенского, его состояние и возможные изменения при зарегулировании стока // В кн.: Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977. Ч. 3. С. 127–145.
- Лукин А. А., Ивантер Д.Э. Рыбное сообщество и роль отдельных видов в его формировании // В кн.: Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 92–98.
- Николаев И.И. О факторах и направлениях неконтролируемого антропогенного расселения // Изв. Всес. геогр. о-ва, 1974. Т. 1. С. 42–49.
- Новоселов А.П. Современное состояние рыбной части сообщества в водоемах Европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Новоселов А.П. К вопросу о появлении чужеродных видов рыб в бассейне Белого моря // III (XXVI) Международная конференция «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера». Тезисы докладов. Сыктывкар, 2003. С. 61.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. О появлении белоглазки *Abramis sara* и жереха *Aspius aspius* в бассейне Северной Двины // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42. № 5. С. 639–645.
- Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981. 150 с.
- Попова О.А. Роль хищных рыб в экосистемах при акклиматизации // Труды Симпозиума по реакции водных экосистем на вселение новых видов (Таллинн, 24–28 октября 1977 г.). М.: ВНИРО, 1977. С. 92–94.

Природа Вологодской области / Под ред. Г.А. Воробьева. Вологда: Издательский дом Вологжанин, 2007. 440 с.

Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.

Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Многолетние изменения в структуре рыбного населения Рыбинского водохранилища // В кн.: Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль, 1997. С. 21–37.

Титенков И.С. Успешная акклиматизация судака в Кубенском озере // Рыбное хозяйство. 1953. № 2. С. 33.

Титенков И.С. Кубенская нельма. М.: Рыбное хозяйство, 1961. 52 с.

Тихий М.И. Разведение рыб в Ленинградской и Вологодской областях // Известия ВНИОРХ. М.; Л.: Пищепромиздат, 1941. Т. XXIV. С. 32–53.

Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Аннотированный каталог

круглоротых и рыб бассейна Верхней Волги // В кн.: Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 53–69.

Bolotova N.L. et. al. Change of fish community in eutrophication of large north lake // Journal of Ichthyology. 1996. Т. 36(8). P. 153–162.

Bolotova N.L. Anthropogenic impacts on the landlocked coregonids of Kubenskoe Lake: *Coregonus lavaretus nelmuschka* (Pravdin) and *Stenodus leucichthys nelma* (Pallas) // Arh. Hydrobiol. Spes. Issues Advanc. Limnol. 2002a. 57. P. 321–333.

Bolotova N.L. The regulation and changes of the communities of large shallow lakes in north-western European Russia // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 28. Stuttgart, 2002b. P. 1602–1608.

Bolotova N.L. Endangered populations of whitefish species in the Vologda region waterbodies // The proceeding of 3-th Meeting of the International Contact Forum on Habitat Conservation in the Barents Region. Helsinki, Finland. 2004. P. 64–65.

NATURAL AND ANTHROPOGENIC FACTORS OF THE APPEARANCE OF NON-NATIVE FISHES IN AQUATIC ECOSYSTEMS OF VOLOGDA REGION

© 2010 Bolotova N.L.¹, Konovalov A.F.², Borisov M.Ya.², Dumnich N.V.²

¹ Department of zoology and ecology, Vologda State Pedagogical University, Russia;

bolotova@vologda.ru

² Vologda laboratory of State Research Institute on Lake and River Fisheries;

gosniorch@vologda.ru

The specificity of the territory of the Vologda Region creates favourable conditions for migration of organisms due to a dense hydrographical network, greater length of rivers, and also the location on the watershed of three seas (the White, Baltic, and Caspian), which are connected through the Volga-Baltic and Northern Dvina transport systems. Currently, the main factors of changing of ichthyofauna are different effects of human activities. Analysis of historical and contemporary reasons for the emergence of new species in the aquatic ecosystems of Vologda Region has revealed three categories of non-native fishes. There are species broadening their range thanks to natural expansion, and also deliberately or accidentally introduced forms. The implications of the emergence of new fish species for aquatic communities of northern ecosystems are discussed.

Key words: non-native fishes, range expansion, introduction, acclimatization, Vologda Region.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *LEPTESTHERIA DAHALACENSIS* (RÜPPEL, 1837) (CRUSTACEA, SPINICAUDATA) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

© 2010 Добрынина Т.И.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок, Ярославская обл., Россия;
ad@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 30.10.2009

Leptestheria dahalacensis (Rüppel, 1837) обитает во временных и мелких постоянных водоемах Евразии. В первой половине XX столетия этот вид считался редким в Восточной Европе. Были известны только два местонахождения *L. dahalacensis* – в окрестностях городов Саратов и Одесса. В 1970–1980-е гг. автором исследованы небольшие постоянные и временные водоемы, рыбоводные пруды и рисовые чеки южной и центральной частей России и сопредельных территорий. Обнаружены новые местонахождения вида в Краснодарском крае, Астраханской, Ростовской, Волгоградской, Самарской и Рязанской областях России, а также в Херсонской области Украины и Дубоссарском районе Молдавии. Распространение *L. dahalacensis* в Восточной Европе во второй половине XX столетия связано с интенсивным разведением рыбы в прудовых хозяйствах этих областей, куда вид был интродуцирован вместе с личинками рыб.

Ключевые слова: конхостраки, *Leptestheria dahalacensis*, новые местонахождения, Восточная Европа.

Введение

Leptestheria dahalacensis (Rüppel, 1837) – единственный представитель рода *Leptestheria* на территории России и сопредельных стран [Добрынина, 1995]. Вид обитает в пустынных, степных и лесных районах Евразии. Наиболее широко *L. dahalacensis* распространена в южной и центральных частях Западной Европы. Отмечена в Испании на о-ве Мальорка [Mayol, 1975], Италии [Scanabissi, Tommasini, 1990], Югославии [Daday, 1923], Австрии [Pesta, 1937; Höld, Eder, 1996], Венгрии [Daday, 1923], Румынии [Daday, 1923; Botnariuc, Orghidan, 1953], Чехии и Словакии [Daday, 1923; Štraskraba, 1966]. В 1928 г. Гашотт [Gashott, 1928] обнаружил *L. dahalacensis* на юге Германии (48°30' с. ш.) и долгое время это местонахождение считалось самым северным для вида. В 1989 г. лептестерия была зарегистрирована в Бельгии около г. Брюсселя [Brendonck, Goddeeris, Martens,

1989], что позволило расширить северную границу ее ареала до 50°50' с. ш.

В Восточной Европе до второй половины XX столетия *L. dahalacensis* относилась к редким видам, были известны ее местонахождения в окрестностях городов Одесса [Okul, 1937] и Саратов [Daday, 1923]. В 1960–1970 гг. отмечено появление вида в прудах рыбоводных заводов юга России и сопредельных стран [Аскеров, Сидоров, 1964; Алексеев, 1965; Мирошниченко, 1971; Добрынина, Братчик, 1989].

В настоящей работе приводятся сведения о новых местонахождениях *L. dahalacensis* в Восточной Европе за последние 40 лет.

Материал и методика

Полевые сборы *L. dahalacensis* проведены автором в 1970–1980-е гг. во временных водоемах, рыбоводных прудах и рисовых чеках Краснодарского

края, Ростовской и Астраханской областей, а также в рыбоводных прудах Молдавии. Рачков собирали гидробиологическим сачком. Пробы из прудов рыбхоза «Пара» Рязанской обл. отобраны Л.П. Теличко и Н.В. Веховым, рыбхоза «Сускан» Самарской обл. – А.И. Козловым, временных водоемов Астраханского государственного заповедника – Г.И. Маркевичем. Используются также коллекционные материалы автора, присланные коллегами, и литературные сведения.

Полученные результаты и их обсуждение

За последние 40 лет на территории Восточной Европы зарегистрированы следующие новые местонахождения *L. dahalacensis*:

Рязанская обл., д. Назарьево, пруды рыбхоза «Пара»; 5.06.1976 г., 23.06.1976 г., июнь 1987 г., 19.06.1988 г.

Самарская обл., пруды рыбхоза «Сускан»; 23.06.1978 г., 9.06.1981 г.

Волгоградская обл., пруды Волгоградского осетрового рыбоводного завода [Мирошниченко, 1971].

Ростовская обл.: пруды рыбопитомника «Бессергеновский» на берегу р. Аксай, 15.06.1979; пруды рыбозавода «Взморье» около д. Кагальник, 13.06.1979 г.; выростной пруд рыбхоза «Грачики» около д. Потапов, 15.06.1979 г.; рисовые чеки около д. Манычская, 15.06.1979 г.

Астраханская обл.: пруды Александровского осетрового рыбозавода, 3–14.05.1978 г.; рыбоводный пруд около пос. Труд-фронт, 20.05.1977 г.; зимовальный пруд Волжского экспериментального рыбоводного завода, 8–23.07.1987 г.; пруд Сергиевского осетрового завода, 16.05.1978 г.; временный водоем в средней зоне дельты р. Волги, 5.06.1975 г.; поймой в нижней зоне дельты р. Волги, 25.05.1968 г.; Бэровский поймой дельты р. Волги, 22.06.1987 г.; Зверевский поймой дельты р. Волги, 30.06.1987 г.; Астраханский государственный заповедник, поймой около с. Обжорово, 11.06.1977 г.; лужа

у поля на участке «Дамчик» в заповеднике, июнь 1984 г.; лужа на солончаках около гостиницы заповедника, июнь 1984 г.

Краснодарский край: пруды Ахтарского рыбхоза в окрестностях г. Приморск-Ахтарск, 12.06.1979 г.; рисовые чеки в окрестностях пос. Красногвардейское, 9.06.1979 г.; рисовые чеки около г. Краснодара, 7.06.1979 г.; пруд Краснодарского зонального рыбопитомника около г. Краснодара, 8.07.1986 г.; пруды Читукского рыбхоза около с. Читук, 11.06.1979 г.; пруды рыбхоза «Горячий ключ», 6.06.1979 г.

Украина, Херсонская обл., пруды Украинского осетрового рыбозавода, 4.06.1981 г.

Молдавия, Дубоссарский район, с. Оксентия, пруд Приднестровского рыбхоза, 29.06.1989 г.

Из представленного материала видно, что теплолюбивая *L. dahalacensis* наиболее часто встречается в водоемах дельты р. Волги (Астраханская обл.) и Северного Кавказа (Краснодарский край), несколько реже – в Ростовской обл. Единичные местонахождения вида зафиксированы в Молдавии, Украине, Волгоградской, Самарской и Рязанской областях России. Пруды рыбхоза «Пара» в Рязанской обл. (54°40' с. ш.) – самое северное местонахождение вида в Европе.

Анализ показал, что *L. dahalacensis*, ранее единично отмечавшаяся в Восточной Европе, во второй половине XX столетия распространяется в аридной, степной и лесной зонах России, Украины и Молдавии. Расширение ареала лептестерии на этой территории носит мозаичный характер и связано с интенсивным разведением рыбы в прудовых хозяйствах в 1960–1970-е гг. и случайной интродукцией вида в эти пруды вместе с личинками рыб из рыбопитомников Кавказа и Астраханской обл., а в южных районах – еще и с рисоводческой деятельностью. Об этом свидетельствует факт, что из 26 новых местонахождений лептестерии 19 (73%) приходятся на водоемы искусственного происхождения, в основном, рыбоводные

пруды. В водоемах естественного происхождения она отмечена лишь в дельте р. Волги (Астраханская обл.).

Поскольку конхостраки встречаются очень редко и нерегулярно, можно предположить, что ранее (в первой половине XX столетия) вид не отмечался из-за отсутствия широкомасштабных сборов материала в этих регионах. Однако при неоднократном обследовании автором временных водоемов (более 350) Ставропольского и Краснодарского краев, Ростовской и Рязанской областей, Молдавии и юго-запада Украины ни в одном из них лептестерия не была обнаружена. Об успешном расселении вида через пруды рыбоводных хозяйств свидетельствуют также данные Акимова, Овинниковой и Тагировой [1973]. Из 18 обследованных ими рыбхозов Краснодарского и Ставропольского краев, Ростовской обл. и Грузии в 11 лептестерия была зарегистрирована.

Аналогичные примеры расселения *L. dahalacensis* на территориях, где ее ранее не отмечали, известны и для Западной Европы. В Бельгии этот вид был найден впервые для страны в 1988 г. в рыбоводных прудах около г. Брюсселя, куда его интродуцировали в 1984 г. с культурой карпа из рыбного хозяйства около оз. Балатон в Венгрии [Brendonck, Goddeeris, Martens, 1989]. В 1990 г. Сканабисси и Томмасини [Scanabissi, Tommasini, 1990] обнаружили *L. dahalacensis* на рисовых полях одной из северных провинций Италии, до этого она была зафиксирована в стране только на о-ве Сицилия.

Известно, что успешность колонизации беспозвоночными временных водоемов в основном зависит от синхронности развития видов и гидрологического цикла конкретного водоема [Spencer, Blaustein, Schwartz et al., 1999]. В отличие от короткоциклового гидробионтов, конхостракам для достижения половозрелости требуется около двух недель. В маловодные годы рачки в лучшем случае успевают продуцировать только несколько порций яиц и часто погибают из-за

преждевременного (до того, как самки начали откладывать яйца) высыхания водоема. Иногда маловодность наблюдается в течение ряда лет и каждый год рачки погибают, не достигнув половозрелости.

Неоднократное преждевременное высыхание водоема приводит к истощению запаса покоящихся («резервных») яиц и исчезновению популяции. По сравнению с водоемами естественного происхождения, в рыбоводных прудах поддерживается стабильный уровень воды, а продолжительность водного периода (около двух месяцев) позволяет популяциям конхострак в полной мере реализовать себя.

L. dahalacensis живет в эфемерных и мелких постоянных водоемах, которые характеризуются неустойчивым режимом по ряду параметров (уровню воды, температуре, кислороду, солености). Вид моноциклический. Выклев рачков из яиц начинается весной при температуре воды выше 10°C. Наиболее оптимальный диапазон для дальнейшего развития 20–30°C. Минимальные размеры половозрелых особей из проб составляли около 4 мм, максимальные – 10.4 мм, причем на раковине крупных экземпляров насчитывалось более 20 полос роста. Колебания размеров рачков более чем в 2 раза объясняются не только разнообразными условиями их жизни, но и тем, что линьки и соматический рост животных не прекращается после достижения половозрелости. Темпы соматического роста самцов в генеративный период несколько выше, чем у самок, поэтому самцы, как правило, крупнее. В зависимости от температурного режима и времени существования водоема активная фаза жизненного цикла длится от 3 недель до 2 месяцев. Все остальное время популяции *L. dahalacensis* представлены покоящимися яйцами, для которых характерен ангидробиоз.

В мальковых прудах рыбоводов *L. dahalacensis* может развиваться в больших количествах (несколько тыс. экз./м³). Появление ее там крайне

нежелательно для рыбоводов. В начале развития (на науплиальных и первых преимагинальных стадиях) лептестерия охотно потребляется молодью рыб, однако вскоре рачки из-за больших размеров в результате интенсивного роста становятся недоступны малькам. К моменту достижения половозрелости рачки опускаются в придонный слой воды и взмучивают мелкие фракции грунта [Добрынина, Братчик, 1988]. Прозрачность воды существенно снижается, ухудшается кормовая база рыб, засоряется их жаберный аппарат, уменьшается содержание кислорода в воде, иногда наблюдаются заморные явления, кроме того, затрудняется вылов мальков. Все это негативно сказывается на выращивании молоди рыб [Аскеров, Сидоров, 1964; Алексеев, 1965; Акимов, Овинникова, Тагирова, 1973].

Выводы

За последние 40 лет зафиксировано распространение *L. dahalacensis*, ранее единично отмечавшейся в Восточной Европе, в аридной, степной и лесной зонах России, Украины и Молдавии. Расширение ареала на этой территории связано, главным образом, с интенсивным разведением рыбы в прудовых хозяйствах и случайной интродукцией вида вместе с рыбопосадочным материалом. Рязанская обл. (54°40' с. ш.) – самое северное местонахождение *L. dahalacensis* в Европе.

Литература

- Акимов В.А., Овинникова В.В., Тагирова Н.А. Распространение *Leptestheria* sp. и влияние на нее солености и аммиачной воды // Формирование и регулирование естественной кормовой базы искусственных водоемов: Матер. Всесоюзн. совещ. М., 1973. С. 233–235.
- Алексеев Н.К. Биоценотическое значение листоногих ракообразных в рыбоводных прудах // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5, вып. 1(34). С. 173–177.
- Аскеров М.К., Сидоров П.А. Биология листоногих раков в прудах осетровых рыбоводных заводов и борьба с ними // Тр. Азерб. науч.-иссл. рыбовод. лаборатории. 1964. Т. 4, вып. 1. С. 83–97.
- Добрынина Т.И. Подотряд Conchostraca // В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Зоологический ин-т РАН, 1995. С. 30–32, 222–231.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Распределение листоногих раков в водоеме в процессе онтогенеза // В сб.: Экология и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1988. С. 54–76. Рук деп. в ВИНТИ 2.10.1988 г., № 7151-В88.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Листоногие раки (Conchostraca) рыбоводных хозяйств СССР // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1989. 3. С. 48–51.
- Мирошниченко М.П. Листоногие раки в прудах Волгоградского рыбоводного завода // Тр. Волгогр. отд. науч.-иссл. ин-та оз. и речн. рыбн. х-ва. 1971. Вып. 5. С. 210–225.
- Botnariuc N., Orghidan T. Phyllopoda // Fauna Republici Populare Romane. Bucuresti, 1953. 4, fasc. 2. 98 p.
- Brendonck L., Goddeeris B., Martens K. *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel, 1837), a conchostracan new for the Belgian fauna // Bull. Inst. sci. natur. Belg. Biol. 1989. 59. P. 59–62.
- Daday E. Monographia Systematigue des Phyllopedes Conchostraces. II. // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. 1923. Ser. 10. T. 6. P. 255–386.
- Gashott O. Beobachtungen und Versuche an *Triops cancriformis* // Zool. Anz. 1928. 75. S. 267–280.
- Höld W., Eder E. Rediscovery of *Leptestheria dahalacensis* and *Eoleptestheria ticinensis* (Crustacea: Branchiopoda: Spinicaudata): An overview on presence and conservation of clam shrimps in Austria // Hydrobiologia. 1996. 318, 3. P. 203–206.
- Mayol J. Hallazgo de *Triops cancriformis* (Bosc, 1801) y *Leptestheria dahalacensis*

(Rüppel, 1837) en la isla de Mallorca (Crustacea. Notostraca, Conchostraca) // Graellsia. 1975. 31. P. 231–233.

Okul A.W. Copepoden und Phyllopoden Fauna der Umgebund von Odessa // Int. Rev. Hydrobiol. 1937. 34. S. 87–101.

Pesta O. Tierwelt (Entomostrakenfauna) des Zicklachgebietes am Ostufer des Neusiedlersees in Burgenland, Österreich // Zool. Anz. 1937. 118. S. 177–192.

Scanabissi S.F., Tommasini S. Occurence of *Leptestheria dahalacensis* Rüppel, 1837 and *Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859) (Crustacea, Leptestheriidae) in

Emilia-Romagna, Italy: New morphological data // Crustaceana. 1990. 59, 3. P. 259–264.

Spenser M., Blaustein L., Schwarts S., Cohen J.E. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary pools: relationships with habitat size and permanence // Ecol. Lett. 1999. 2, 3. P. 157–166.

Štraskraba M. Taxonomical studies on Czechoslovak Conchostraca. III, family Leptestheriidae; with some remarks on the variability and distribution of Conchostraca and a key to the Middle-European species // Hydrobiologia. 1966. 27. P. 571–589.

DISTRIBUTION OF *LEPTESTHERIA DAHALACENSIS* (RÜPPEL, 1837) (CRUSTACEA, SPINICAUDATA) IN EASTERN EUROPE

© 2010 Dobrynina T.I.

I.D. Papanin Institute of Inland Waters of the RAS, Borok, Yaroslavl oblast, Russia;
ad@ibiw.yaroslavl.ru

Leptestheria dahalacensis is an inhabitant of ephemeral and small permanent water bodies in Eurasia. In the first half of the 20th century this species was considered a rare in Eastern Europe. There were known only 2 localities of *L. dahalacensis* – environs of the city of Saratov (Russia) and the city of Odessa (Ukraine). During the 1970–1980s the author investigated small permanent and ephemeral water bodies, fishery ponds and rice fields in the south and central parts of Russia and contiguous territories. The new localities of the species were discovered in Krasnodar Territory, Astrakhan, Rostov, Volgograd, Samara, Ryazan regions (Russia), Kherson Region (Ukraine), Dubosari District (Moldavia). Distribution of *L. dahalacensis* in Eastern Europe in the second half of the 20th century was due to intensive fish-farming on the pond farms of this region, where the species was introduced together with fish larvae.

Key words: Spinicaudata, *Leptestheria dahalacensis*, new localities, Eastern Europe.

ИНВАЗИЯ СРЕДООБРАЗОВАТЕЛЯ – РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) В БАССЕЙНЕ Р. ТАДЕНКИ (ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

© 2010 Завьялов Н.А.¹, Альбов С.А.², Петросян В.Г.³, Хляп Л.А.³,
Горайнова З.И.³

¹ Государственный природный заповедник «Рдейский», ул. Челпанова, 27, г. Холм, Новгородской области, 175270; zavyalov_n@mail.ru

² Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник, Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Поступила в редакцию 02.06.2010

Представлены результаты анализа динамики численности речного бобра (*Castor fiber*) в Приокско-Террасном заповеднике и его поселений в бассейне реки Таденки в 1948–2009 гг. Показано, что через 50 лет после реинтродукции бобров количество их поселений стабилизировалось в диапазоне от 9 до 12. Выявлено, что длительный рост количества поселений главным образом связан с изначально неблагоприятными условиями обитания бобров на р. Таденке и последующим увеличением емкости местообитаний в результате строительной деятельности и использования удаленных кормовых ресурсов. Проведенный комплексный анализ размещения поселений, размеров занятых участков, количества плотин в поселениях, особенностей кормодобывания, запасов кормовых ресурсов, а также математическая обработка данных временных рядов и построение модели позволяют утверждать, что население бобров Таденки достигло климаксной стадии своего развития. Дальнейшее развитие бобровой популяции в основном будет зависеть от функциональных факторов (геоморфологических особенностей местности, скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях), оказывающих влияния на динамику бобровой популяции в заповеднике.

Ключевые слова: инвазия, речной бобр, численность, математическая модель, прогноз.

Введение

Реинтродукция речного бобра (*Castor fiber*) во многих странах, в том числе и в России – это грандиозный эксперимент, осуществленный в масштабах огромной и разнообразной по природным условиям территории. Судя по восстановлению ареала и увеличению численности речного бобра, этот эксперимент был удачным, но исчерпывающий анализ его результатов до сих пор не проведен. Несмотря на то, что бобр – аборигенный вид, его реинтродукцию столетия спустя после почти полного повсеместного исчезновения скорее «следует

рассматривать как внедрение в сложившийся биоценоз нового для него вида» [Жарков, 1968]. Это положение усиливается и современными условиями, особенно с учетом больших масштабов преобразований экосистем, происходящих в результате климатических и антропогенных воздействий, а также того, что многие из этих преобразований необратимы. «Старый» вид является чужеродным в ранее родной, но измененной экосистеме [Дгебуадзе, 2000]. В Северной Америке восстановление численности канадского бобра (*Castor canadensis*) происходило на фоне

сохранения остаточных популяций. В Южной Америке и Европе, где бобр – инвазивный вид, его экологическая роль, возможно, будет отличаться от той, которую он играет в Северной Америке [Baker, Hill, 2003].

Влияние инвазивных видов на уровне экосистемы может проявиться в изменении доступности и направлений потоков питательных веществ через изменение биогеохимических циклов; потоков энергии – через изменение пищевых сетей; доступности или качества физических ресурсов в экосистеме. Инвазия средообразователей, судя по всему, отличается, так как вызывает изменения существовавших режимов нарушений или появление новых нарушений. Изменения физических характеристик экосистем обычно имеют каскадный эффект, но биотические последствия таких изменений менее изучены, поскольку значительно легче измерить изменения физических особенностей экосистем, чем оценить разнообразные и изменчивые реакции биоты на эти изменения [Crooks, 2002].

Работы по реинтродукции бобров в Европейской части России начались еще в 1930-х гг., но были особенно интенсивны в 1950–1960 гг. Места выпуска, количество выпущенных животных, успешность образования новых популяций подробно описаны [Жарков, 1969]. Однако выпуски бобров на территории заповедников имеют особую ценность потому, что в заповедниках не только хорошо охраняли бобров, но и квалифицированно проводили их учеты, а существующая система долговременного мониторинга позволяет регистрировать многие изменения среды, в том числе и те, которые произошли в результате жизнедеятельности бобров.

К числу заповедников, где популяция бобров имеет долгую историю существования и мониторинга, принадлежит Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ). В годы его образования бобров в нем и ближайших

окрестностях не было. Основание популяции дали 2 пары бобров, выпущенных на р. Таденке и на р. Пониковке в 1948 и 1955 гг. соответственно. В последующем поселения бобров стали отмечать практически во всех водотоках заповедника и за его пределами [Заблоцкая, 1979]. В заповеднике большинство бобров сосредоточено в бассейне р. Таденки. По нашим наблюдениям в 2007–2009 гг. там обитало 70–80% общего поголовья бобров заповедника. Анализ развития бобровой популяции на этой речке и посвящена наша работа.

Основные задачи исследования: проследить долговременное развитие бобровой популяции от вселения до наших дней, охарактеризовать современное состояние популяции и оценить его соответствие климаксовой стадии, и дать прогноз возможных дальнейших путей развития.

Материалы и методы

Использованы результаты наших полевых работ 2007–2009 гг. по обследованию 13.4 км водотоков бассейна р. Таденки, во время которого отмечали все бобровые сооружения: плотины, норы, хатки, – и другие результаты их деятельности: тропы, места заготовки корма, элементы биологического сигнального поля. Координаты всех найденных объектов определяли с помощью GPS. Для картографирования и анализа пространственного размещения следов деятельности бобра использована программа OziExplorer. Карты участия черной ольхи в древостое составлены по данным лесоустройств разных лет в среде ArcGIS 9.3.

Учет бобров на территории всего заповедника проведен по методу Л.С. Лаврова [1952] в сентябре 2007 г., октябре 2008 г. и ноябре 2009 г. Для определения «мощности» поселений мы приняли следующую шкалу: поселение слабое – 1–2 бобра; поселение среднее – 4 бобра; поселение сильное – 6–8 бобров.

Такие оценки являются умеренными для юга таежной зоны [Борисов, 1986].

Многолетние данные по динамике бобров заповедника и количеству поселений в бассейне р. Таденки получены в результате анализа всех доступных нам источников: опубликованных статей, Летописей природы Приокско-Террасного заповедника с 1948 по 2006 г. и неопубликованных отчетов из архива заповедника.

Для выявления основных закономерностей динамики количества поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров ПТЗ использовали методы временного анализа. Анализ полученных временных рядов заключался в кратком описании характерных особенностей рядов количества поселений и численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении предварительного прогноза, то есть предсказание будущих значений численности и количества поселений бобров на основе прошлых наблюдений. В работе также особое внимание уделено выделению закономерных составляющих временного ряда, зависящих от времени: тренда, сезонных и циклических составляющих, и построению математической модели для описания случайной составляющей. При анализе временных рядов отсутствующие данные о численности и поселениях бобров восстанавливали с помощью специального алгоритма сглаживания, включающего от 3 до 15 точек наблюдений.

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного продукта Statgraphics Centurion XV.

Район исследований

Приокско-Террасный заповедник образован в 1945 г. Он расположен на левом берегу р. Оки в Серпуховском районе Московской области. Площадь заповедника – 4945 га. Заповедник расположен в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной

равнины. Территория заповедника входит в атлантико-континентальную климатическую область. Среднегодовая температура равна 3.9°C, средняя температура января составляет –10.6°C, июля – +17.7°C. Средняя годовая сумма осадков колеблется в пределах 500–550 мм. Снежный покров устанавливается в начале декабря, сходит в середине апреля. Глубина снежного покрова – 50–55 см.

По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне теневых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе [Атлас..., 2005]. Заповедник занимает пологий южный склон окской долины высотой от 120 до 180 м над уровнем моря. На территории выделяют три основных типа ландшафта: нижних террас, верхних террас (центральная часть заповедника) и плакорной водораздельной территории на северной окраине заповедника. Для первого типа характерен бугристо-дюнный рельеф. Ландшафт верхних террас отличается слегка волнистым рельефом и неглубокой овражной сетью. Значительные площади верхних террас заболочены. Водораздельная территория имеет сглаженный рельеф и местами также заболочена [Заблоцкая, 1989]. Почти вся территория занята лесами, преимущественно средневозрастными. Преобладают сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и черная ольха. Луга составляют только 1.5% территории заповедника, но с юга (охранная зона) примыкают пойменные приокские луга. Имеется верховое болото и низинные болота. До организации заповедника его территория подвергалась интенсивному антропогенному воздействию (рубки, пастьба скота и др.). Это вместе с высокой экотопической неоднородностью территории определяет высокую мозаичность современного растительного покрова заповедника [Атлас..., 2005].

В северо-западном углу заповедника небольшой участок его границы (около 1 км) проходит по реке Сушке. В нее уже в охранной зоне впадает начинающийся в заповеднике и протекающей по его территории в западном направлении Павлов ручей. Но главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониковка – не доходит до Оки, впадая в карстовую воронку. Другая – Таденка – полого спускается от водораздела к Оке и имеет протяженность 8.7 км, из которых 6.5 км она протекает по заповеднику. Площадь бассейна – 27.2 км². Уклон русла – 8 м/км. В нижнем течении реки, в квартале № 40, имеется пруд длиной 350–400 и шириной до 100 м. Он образовался в результате строительства в 1975–1977 гг. дамбы через Таденку. Питается река как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками. В засуху река заметно мелеет, а на некоторых участках поверхностный сток прекращается полностью. Наиболее крупные притоки Таденки – ручьи Ниговец (1.85 км) и Жидовина (1.3 км) (правые притоки верховий), и Соколов ручей (1.54 км) (левый приток, впадающий в пруд 40 квартала).

Результаты

История и многолетняя динамика численности. В 1948 г. на р. Таденку выпущены 2 пары бобров. Ширина русла реки в местах выпуска была 2–3 м, глубина – 8–12 см. Пойма реки хорошо выражена, заросла осинником, ивняком, развиты пойменные травы. Перед выпуском были вырыты две норы-приемника и в русле поднят уровень воды искусственными плотинами на 1–1.2 м. Одна пара бобров осталась жить, тогда как другая ушла из заповедника. Бобры на Таденке в первый же год свалили 90 осин диаметром 6–16 см. Первоначально поселение занимало 700 м русла, затем увеличилось до 1200 м. Начиная с 1949 г., у этой пары бобров регулярно был приплод [Заблоцкая, 1955].

Многолетняя динамика количества поселений бобра в бассейне р. Таденки и численности бобров на всей территории заповедника показаны на рис. 1.

Первые 15 лет количество поселений увеличивалось медленно, несмотря на регулярное размножение бобров (рис. 1А). Этот период характеризуется единичными поселениями бобров на Таденке (не более 4) и свободной сменой участков обитания через 3–5 лет. В этот период стабильно существовало одно крупное поселение, а новые поселения быстро образовывались и также быстро исчезали. Второй период, начавшийся с 1962–1963 гг., отмечен образованием новых семей и увеличением количества поселений. В 1970-е гг. в долине Таденки обитает 6–9 семей [Заблоцкая, 1979]. Третий период длится с 1980 г. по конец столетия: рост количества поселений замедлился, но все еще продолжается, в бассейне Таденки существует 8–10 поселений. Отсутствие наблюдений за бобрами заповедника с 1993 по 2004 г. не позволяют нам датировать начало четвертого периода, отличающегося прекращением роста количества поселений. Судя по всему, годы наших наблюдений, когда в бассейне Таденки насчитывается 9–12 поселений, характеризуют такой период стабилизации.

Мы проанализировали и многолетнюю динамику численности бобров, выраженную в количестве особей. В Летописях этот показатель приведен, как правило, для всего заповедника в целом. Однако, учитывая, что большая часть бобрового населения сосредоточена именно в бассейне Таденки, он отражает и динамику численности бобров в бассейне Таденки. В динамике численности бобров заповедника выделяются три периода (рис. 1Б). Первый – с момента выпуска и до конца 1960-х гг. – характеризуется устойчивым ростом численности. С 1968 по 1992 г. численность флуктуирует на высоком уровне – от 27 до 46, в среднем – 38.4 ± 5 . Почти 10-летний перерыв наблюдений, как и в предыдущем случае, не позволяет датировать начало третьего периода, но в

последние годы наметилась тенденция снижения численности. Дальнейшие наблюдения покажут насколько устойчиво современное снижение численности. Действительно ли начался

новый период развития бобрового населения или же это эпизод в долговременной динамике численности, подобный спаду 1980–1984 гг.

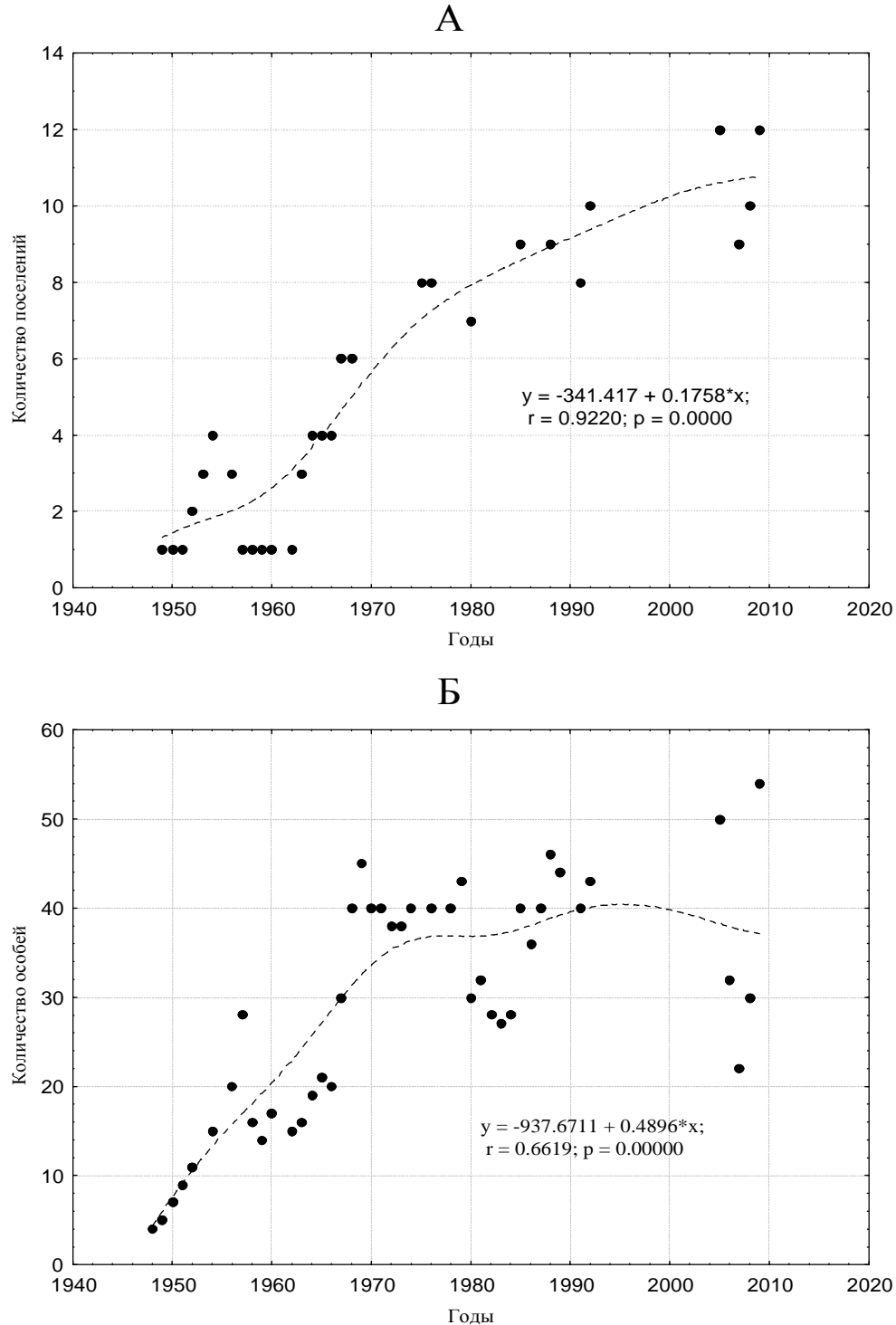


Рис. 1. Динамика количества поселений в бассейне р. Таденки (А) и численности бобров Приокско-Террасного заповедника (Б) за 1948–2009 гг. Точки – фактические данные, пунктиром показана линия тренда, рассчитанная методом наименьших квадратов.

Изменения размещения поселений.

После интродукции бобры долго жили на одном месте, переместившись всего на 500 м выше по течению в 1950 г. В этом районе они прожили до 1959 г., когда бобры не стали восстанавливать плотину, разрушенную весенним паводком. С 1952 г. начинают возникать новые поселения. Сначала это происходит ежегодно (1952–1954 гг.), но возникшие поселения недолговременны. Вторая волна начинается с 1963 г. Возникающие поселения относительно устойчивы.

До начала 1980-х гг. новые и перемещающиеся поселения бобров чаще

занимали не использованный ранее участок. Шло освоение не только долины Таденки, но и впадающих в нее ручьев. В квартале 9а, где в Таденку впадают Жидовина и Ниговец, бобры впервые поселились в 1963 г. Заселение Соколова ручья произошло между 1976 и 1983 гг. К 1984 г. все участки были хотя бы однажды заселены, и бобры начали повторно заселять ранее оставленные места. Данные за годы, когда расположение поселений в бассейне Таденки было закартировано, приведены на рис. 2.

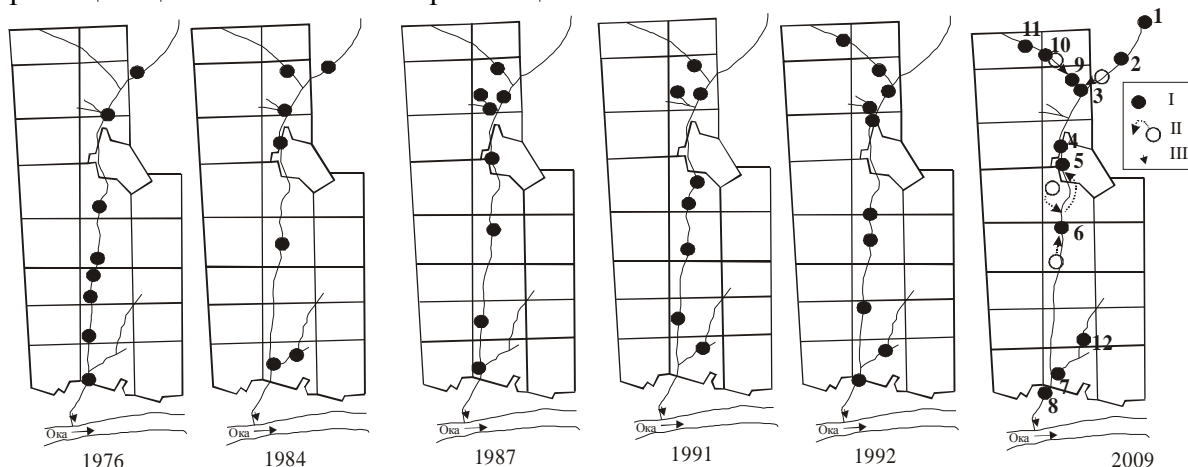


Рис. 2. Размещение поселений бобра в бассейне Таденки с 1976 по 2009 г. Показаны водотоки и квартальная сеть. 1–12 номера поселений соответственно табл. 1. I – места зимовок осенью 2009; II – перемещение некоторых семей от мест зимовок в 2008/2009 гг.; III – направление течения.

Современное состояние популяции.

Краткая характеристика современного бобрового населения бассейна р. Таденки приведена в табл. 1.

Плотность населения составляет 0.9 поселений/км русла или 0.44 поселения/км². Среди 11 поселений, численность которых была оценена, 4 относятся к сильным, 4 – к средним и 3 – к слабым поселениям. Плотины со следами свежего ремонта составляют 40% от всех плотин в поселениях.

Подвижность поселений в бассейне Таденки обусловлена сильным истощением древесно-кустарниковых и бедностью травянистых кормов. Наблюдения только за последние два года показывают, что в той или иной мере перемещались 6 из 11 поселений (рис. 2). Например, бобры поселения № 9

в 2008–2009 гг. зимовали в среднем течении ручья Ниговец. К осени они сместились ближе к устью ручья. Сюда же переместились и бобры поселения № 3, которые в 2008 г. обитали на Таденке в 200 м выше устья Ниговца. Между поселениями не было буферного участка, и точное расположение границы удалось установить только весной 2010 г. по интенсивной маркировке. В поселении № 2 бобры в 2009 г. остались на зимовку на новом месте на 200 м выше места прошлогодней зимовки. Поселение № 4 появилось только поздней осенью, весной и летом этот участок пустовал. В поселении № 5 в 2009 г. бобры летом спустились вниз по течению от места предыдущей зимовки на 1 км, а поздней осенью вновь вернулись в район, где обитали ранее, но зимовать устроились в

норах на 500 м выше прошлогоднего жилища. Бобры поселения № 6 в 2009 г.

сменили место зимовки, переселившись на 1.2 км выше по течению (рис. 2).

Таблица 1. Характеристика поселений в бассейне р. Таденки на ноябрь 2009 г.

| № поселения | Водоток | Размер занятого участка, м | Количество плотин в поселении (со следами свежего ремонта) | Жилище* | Основные корма | Запасы корма, м ³ | Особенности кормодобывания | Мощность/ Возраст |
|-------------|----------------------------------|----------------------------|--|---------|---|------------------------------|---------------------------------|---|
| 1 | Таденка, исток реки | 300 | 2(2) | н/о | | | | |
| 2 | Таденка, охранный зона | 300 | 6 (6) | п/х | Крупные осины, береза | 8.75 | Дальние переходы | Сильное |
| 3 | Таденка – устье Ниговца | 500 | 12 (7) | х | Крупные осины, береза, ива | 4+1 | Дальние переходы | Сильное/ Сеголетки, годовики, 2-летки, взрослые |
| 4 | Таденка, кв. 20а | 300 | 5 (3) | н | Черемуха, ива, липа | | Дальние переходы | Слабое, одиночка |
| 5 | Таденка, окр. д. Родники | 1200 | 4 (4) | н | Ива порослевая, черемуха | 10 | Дальние переходы | Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые |
| 6 | Таденка, среднее течение, кв. 31 | 600 | 4 (4) | н | Крупные осины и дубы, береза, ива | 7.5 | Дальние переходы | Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые |
| 7 | Таденка, пруд кв. 40 | 400 | нет | н | Ива, черемуха, ольха, береза, липа, макрофиты | 8 | | Среднее/ Сеголетки, взрослые |
| 8 | Таденка ниже 40-го кордона | 400 | 3 крупных и множество мелких | п/х | Крупные ивовые деревья, поросль ивы | Есть | Система троп и каналов | Среднее/ Сеголетки, взрослые |
| 9 | Ниговец, нижнее течение | 400 | 6 (3) | п/х | Крупные осины, березы | 4 | Дальние переходы, длинный канал | Среднее/ Годовики, двухлетки, взрослые |
| 10 | Ниговец, кв. 9 | | Много старых | н/о | Ива, береза, липа | Нет | | Слабое, одиночка |
| 11 | Ниговец, верховья | 550 | 10 (3) | х | Крупные осины, ивы, молодые дубы | Нет | | Слабое/ Взрослые |
| 12 | Соколов ручей | 500 | 7 (7) | х | Осина, ива | Есть | Дальние переходы | Среднее/ Годовики, взрослые |

*Жилище: н – нора, х – хатка, п/х – полухатка, н/о – не обнаружено

Строительная деятельность. Выжить на такой мелкой речке, как Таденка, бобры могли, только постоянно сооружая плотины. В сочетании с подвижностью поселений это приводит к увеличению количества плотин по мере увеличения продолжительности обитания бобров (рис. 3). В 1953 г. в бассейне Таденки было всего 3 плотины, а в 1984 г. было обнаружено уже 146 плотин разного состояния, от новых до заброшенных. Средняя длина этих плотин составила 10.57 ± 0.91 м, самая маленькая плотина была длиной 0.75 м., самая большая – 50 м [Сергеева и др., 1984].

Постепенно в бассейне Таденки накопилось большое количество

«памятников» деятельности бобров разных поселений и за разное время. В конце 2009 г. нами было обнаружено 179 плотин разной степени сохранности, от старых валов давно разрушенных плотин, до недавно сооруженных (рис. 3). Из них в русле Таденки – 87 плотин, Ниговце – 41 плотина, Соколовом ручье – 22 плотины, Жидовине – 29 плотин. Из общего количества найденных плотин 100 удалось измерить. Средняя длина плотины составила 26.0 ± 2.8 м, минимальная – 1 м, максимальная – 103 м. В среднем на 1 км течения на Таденке насчитывали 10 плотин разной степени сохранности, на Ниговце – 22 плотины, на Соколовом ручье – 14 плотин.



Рис. 3. Размещение бобровых плотин в заповедной части бассейна р. Таденки. 1976 и 1980 гг. – по: *Летописям Природы*; 1984 г. – по: [Сергеева и др., 1984]; 2005 – по: [Мамонтов, 2005]; 2007–2009 гг. – наши данные (зафиксированы все плотины различные визуально: от действующих до остатков старых разрушенных плотин). 8–40 – номера кварталов заповедника.

Часть плотин разрушается быстро и бесследно, другая часть остается в виде валов в пойме. В бассейне Таденки большинство плотин имеют следы многократных разновозрастных подновлений, то есть после возведения плотина несколько лет эксплуатировалась, затем бобры уходили и на несколько лет забрасывали плотину. Использование валов от старых плотин позволяет бобрам при повторном заселении участка быстро и с

минимальными затратами восстановить длинные плотины (рис. 4).

Плотины расположены на расстоянии 10–50 м одна от другой, и они в большинстве своем высокие. Размеры образовавшихся прудов относительно небольшие. Пруды чаще всего неправильной формы: их длина меньше ширины, то есть они вытянуты не по длине водотока, а поперек поймы. В результате создается четко выраженный ступенчатый профиль водотока.

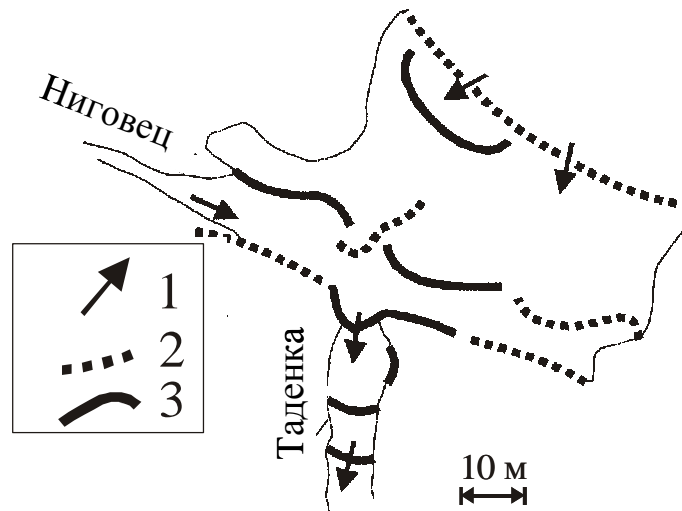


Рис. 4. Использование валов старых плотин помогает бобрам быстро создать новые обширные пруды. Пример в месте слияния р. Таденки и ручья Ниговец. 1 – направление течения, 2 – валы старых плотин, 3 – отремонтированные участки и новые плотины.

Особенности кормодобывания. В питании бобров Приокско-Террасного заповедника намного выше удельный вес древесных кормов и значительно ниже роль водных растений, чем в других бобровых популяциях. Эта закономерность объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповедника [Заблоцкая, 1979]. Кормовая база бобров на р. Таденке изначально была небогатой. Поэтому в первые годы после выпуска проводили посадки черенков ив и тополей, выкладывали молодые осины для подкормки бобров. Так в 1950–1952 гг. было высажено 5000 черенков ивы. В 1953 г. проведены посадки бальзамического тополя, в 1954 высажено 350 ивовых кольев, 250 отпрысков осины и 1330 черенков тополя. В 1958 и 1961 гг. проведены последние посадки черенков ивы в бобровых поселениях. Однако все проведенные биотехнические мероприятия не смогли как-то заметно улучшить кормовую базу. Уже через 4 года после выпуска бобры использовали всю легкодоступную осину и начали кормиться березой. С 1989 г. отмечены первые дальние наземные переходы бобров для заготовки древесных кормов. С 1991 г. наземные переходы бобров увеличились до 50–100 м. В 1962–1963 гг. бобры начали активно строить высокие плотины, создавать обширные пруды, но корма быстро

истощались, и с 1970 г. происходит увеличение размеров занятых участков, продолжается активное строительство плотин, увеличивается захламленность берегов.

В русле Таденки отсутствуют кубышка, кувшинка, рогоз, составляющие значительную часть рациона бобров как в летнее, так и в зимнее время. Заросли рогоза имеются только в пруду 40 квартала и в низовье реки (поселения № 7 и 8), а заросли тростника – в верховье и низовье реки (поселения № 1 и 8) и в среднем течении Ниговца (поселение № 9).

Обширные заросли ивовых кустарников есть только в поселениях № 5 и 8. В первом случае это – заросли на левом берегу реки на участке с многочисленными родниками, а во втором случае – в пойменном болотце, прорезанном многочисленными руслами. Во всех остальных поселениях бобры не имеют достаточного количества древесных кормов в прибрежной полосе и вынуждены совершать дальние наземные переходы для их заготовки (табл. 1). В 2009 г. средняя длина бобровых троп составила 39.6 ± 23.9 м (\pm SD, $n=28$). 25% троп были длиннее 49 м, а две самых длинных были протяженностью 100 и 109 м. Бобры, удаляясь на столь большое расстояние, не только подгрызали и обгладывали

деревья, но и уносили в водоем все ветви и стволы диаметром менее 15 см. На всем протяжении реки по обоим берегам встречаются многочисленные пни от давно сгрызенных бобрами деревьев. Ширина этой полосы со старыми погрызами составляет 40–50 м, поэтому для заготовки необходимого количества корма бобрам нужно пройти большее расстояние. Даже бобры поселения № 5, основу зимних кормов у которых составляет ива, вынуждены были ходить за ней по 2 тропам длиной 49 и 50 м. Но все же самые дальние тропы были проложены к осинам. Необходимо отметить, что длинных троп в одном поселении не бывает много. Обычно их 1–2.

В поселении № 9 бобры в зарослях тростника прокопали канал длиной 170 м. Этот канал расположен перпендикулярно руслу ручья. От канала бобры проложили еще и тропу длиной 23 м до крупных осиновых деревьев. Таким образом, перемещаясь по каналу и далее по тропе, бобры смогли удалиться от русла примерно на 200 м. Это – самый дальний выход на заготовку кормов. Несмотря на такие дальние переходы, бобры все же смогли создать зимние запасы корма. Из 11 поселений, обследованных осенью 2009 г., запасы были в 8, но размер запасов был относительно небольшой, от 1 до 10 м³.

Хищники. Первое упоминание об обитании крупных хищников на территории заповедника (волчий вой в 14 квартале) приходится на 1946 г. Летом 1948 г. в лесах заповедника держалось 2 волчьих выводка, и с этого же года начали проводить отстрел волков. В результате с начала 1960-х гг. стали отмечать лишь единичные заходы волков в заповедник, которые с интервалами в несколько лет происходят до настоящего времени. Последний раз крупные следы волка встречены в 2008 г.

На территории заповедника свежие следы рыси впервые отмечены в 1954 г., а затем только в 2003 г. С 2006 г. по настоящее время следы рыси отмечают

ежегодно. Предположительно в заповеднике обитают 2 особи.

С 1962 г. на территории заповедника стали появляться бродячие собаки, заходящие в него из близлежащих селений. Несмотря на постоянную борьбу с ними, численность их не снижается. Так в 2008 г. в заповеднике было уничтожено 10 бродячих собак, и примерно такое же количество продолжает в нем обитать.

В заповеднике отмечено нападение всех трех перечисленных видов хищников на косуль и пятнистых оленей. Добычу бобров не наблюдали. Не отмечены какие-либо антагонистические отношения между бобром и выдрой, периодически заходящей на Таденку, или между бобром и норкой, также обитающей на этой речке.

Изменения местообитаний. За десятилетия обитания бобры заметно преобразовали долину Таденки. По описаниям начала 1950-х гг. средняя глубина русла р. Таденки – 15–20 см, средняя ширина – 2–3 м. Дно русла большей частью каменистое, берега песчаные. Водная растительность почти отсутствует. Пойма довольно узкая, на значительной части русла вплотную к урезу воды подступают ельники [Заблоцкая, 1955]. В 1958–1959 гг. река имела следующие характеристики: течение – 0.1–0.3 м/сек, дно каменистое или илисто-песчаное, глубина везде меньше метра, а чаще меньше полуметра, ширина водного потока не превышает 2 м. Ольха, липа, осина, ель тянулись вдоль русла в виде низкорослой чаши, закрывая водное зеркало (сомкнутость крон – 0.8–1.0) [Перешкольник, Леонтьева, 1989]. А.Г. Назаров с соавторами [1979], обследовавшие Таденку в 1969–1970 гг., пишут, что ширина этой реки – 4 м, а глубина – до 1 м.

Л.В. Заблоцкая [1979] так резюмирует наблюдавшийся в те годы итог средообразующей деятельности бобра в ПТЗ: изменение гидрологического и температурного режимов речек и ручьев, осветление речных долин в результате усыхания древостоя на затопленных участках и вырубки бобрами осинников,

накопление аллювия и органических веществ в мелководных бобровых прудах, развитие луговой растительности на месте уничтоженного леса и водной растительности в прудах, изменение контуров коренных берегов, создание микрорельефа на выровненной поверхности пойм лесных рек, захламление рек выпавшим древостоем и остатками бобровых рубок. Все это привело к преобразованию общего облика речных долин заповедника.

По нашим наблюдениям 2007–2009 гг. в пойме Таденки почти на всем ее протяжении встречаются редкие, в большинстве своем молодые или средневозрастные черноольшаники с полнотой 0.1–0.4. Другие типы леса в

пойме представлены лишь отдельными фрагментами. Пойма открытая, хорошо освещаемая. Черноольшаники редкие, сомкнутость крон небольшая, образование коблов только началось, они еще совсем небольшие. Нельзя утверждать, что современная пойма сильно захламлена выпавшими от подтопления деревьями. Скорее наоборот, участки засохшего леса встречались только дважды. Видимо, все погибшие от затопления древостои уже давно выпали, и прошел процесс их фрагментации. Увеличение площадей с участием черной ольхи в древостое хорошо видно и при сравнении материалов лесоустройства 1981 и 1999 гг. [Атлас..., 2005; рис. 5].

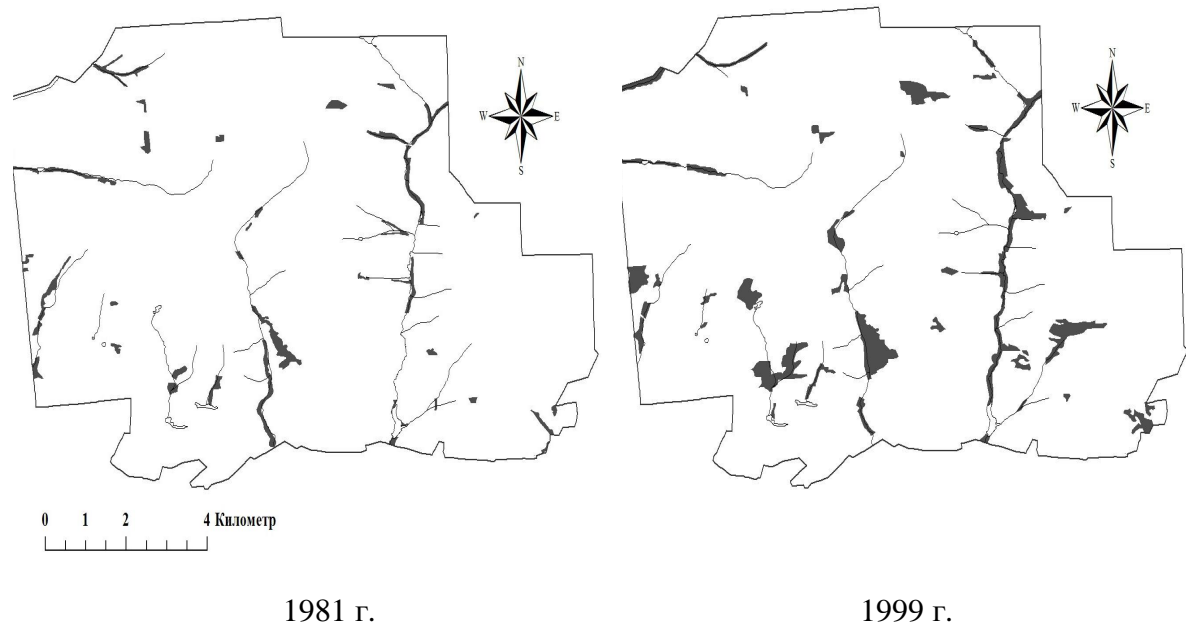


Рис. 5. Участие черной ольхи в древостое на территории Приокско-Террасного заповедника (по данным лесной таксации).

Наличие черной ольхи в древостое показано темно-серым цветом.

Анализ временных рядов и прогноз. Один из важных вопросов, которые возникают при анализе данных временных рядов: является ли последовательность числовых данных временного ряда случайной? Гипотеза о случайном характере изменений во времени числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров в заповеднике была проверена с помощью медианного критерия. В нем

определяется число наблюдений ряда, которые выше и ниже медианы, и сравнивается с ожидаемым значением, вычисленным для случайно распределенной величины. Так как в данном случае фактическое число наблюдений статистически достоверно отличалось от ожидаемого (для количества поселений бобров – $P = 6.4 \cdot 10^{-11}$, для численности бобра по заповеднику – $P = 9.4 \cdot 10^{-10}$), то

гипотеза о случайном распределении во времени данных по бобровым поселениям и численности бобров не подтвердилась. О неслучайном характере временной динамики данных свидетельствуют также результаты анализа автокорреляционных функций. Оценки показали, что существует значимая зависимость между показателями числа бобровых поселений на р. Таденке в соседние моменты времени длительностью до 5 лет. Например, коэффициенты автокорреляции для лагов 1–5 равны 0.9, 0.78, 0.71, 0.67 и 0.65 соответственно. Достаточно высокие оценки автокорреляции первых четырех порядков также выявлены для численности животных по заповеднику (0.89, 0.77, 0.68, 0.60). Постепенное уменьшение коэффициентов автокорреляции от первого порядка до 4 и 5 для двух анализируемых рядов соответственно позволяет говорить о наличии временного тренда для обеих выборок. Дополнительный анализ временных рядов с использованием частных коэффициентов автокорреляции показал, что для адекватного описания динамики изучаемых показателей могут быть использованы авторегрессионные модели первого порядка. Для обеих выборок статистически достоверными (доверительная вероятность 0.95) оказались коэффициенты частной автокорреляции первого порядка – 0.95 (бобровые поселения) и 0.89 (численность бобров в заповеднике).

Для выявления возможной периодичности в характере изменения данных во времени был проведен спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда. Поведение периодограммы с максимальным значением ординаты на частоте $1/62$ года и затем резким снижением значений ординат на последующих частотах позволяет утверждать, что во временной динамике числа бобровых поселений на р. Таденке и бобровой популяции в заповеднике отсутствует циклическая составляющая. Не вызывает сомнений, что значительные

коэффициенты по частоте $1/62$ связаны с высокими значениями частных коэффициентов автокорреляции первого порядка.

Анализ взаимного влияния числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки на численность популяции бобра в заповеднике во времени был реализован с использованием коэффициентов кросс-корреляции. В качестве ведущего фактора выбраны данные по числу бобровых поселений. Анализ показал, что существует положительная высокая кросс-корреляция между показателями числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численностью бобров в заповеднике. Эти показатели говорят о том, что значения численности бобров в заповеднике могут быть использованы для построения прогнозов по количеству поселений в бассейне р. Таденки на период не более 9 лет. В то же время численность бобров в заповеднике положительно связана с количеством бобровых поселений Таденки тремя годами ранее.

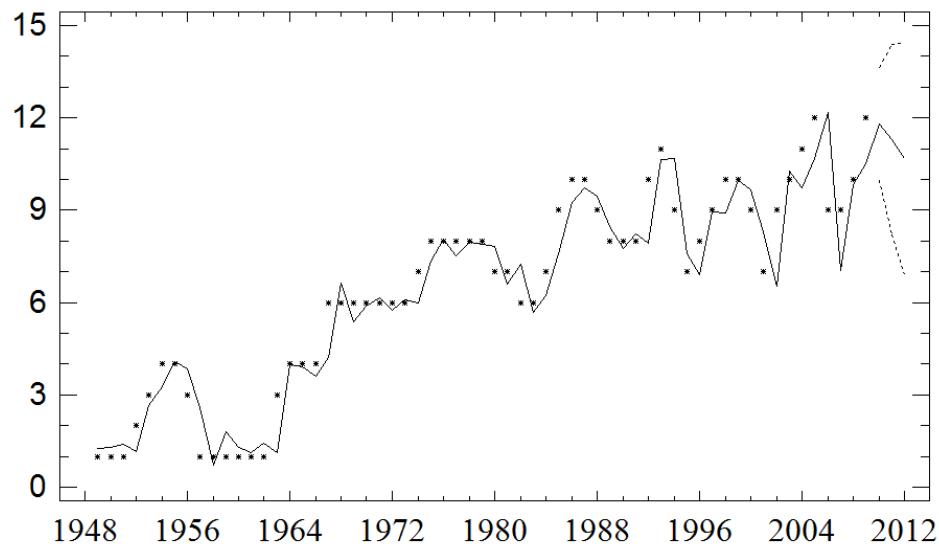
С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику бобровых поселений и динамику численности бобров в заповеднике, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей с использованием метода наименьших квадратов была выбрана комплексная модель авторегрессии (AR) и скользящего-среднего (MA). Графики комплексной модели авторегрессии-скользящего среднего (ARMA) представлены на рисунке 6.

Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, то есть разность фактических и модельных данных можно рассматривать как гауссовский белый шум. На рисунке 7 (А, Б) представлены коэффициенты автокорреляции остатков для двух временных рядов. Из рисунка видно, что все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, то есть случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков

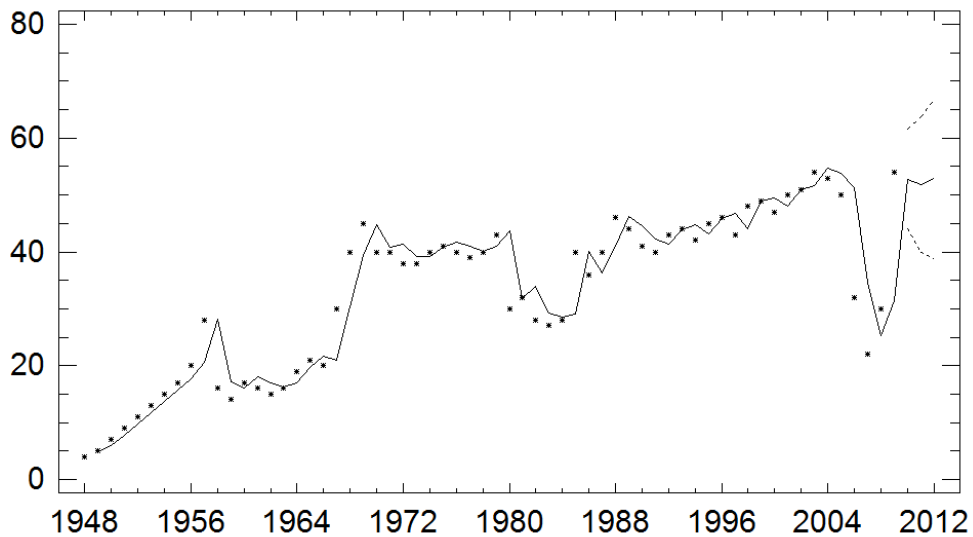
в обоих случаях для выбранных моделей достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания исследуемых временных рядов.

В обоих случаях прогноз был составлен на пятилетний период с 2010 по 2014 г. Согласно ARMA-модели предполагается дальнейшее уменьшение числа бобровых поселений на р. Таденке до 11.2 в 2011 г., и затем медленное снижение до 10.6 поселений в 2014 г.

Хотя такой прогноз может быть не реализован из-за широкого доверительного интервала, который предполагает возможность либо увеличения числа поселений до 14.6, либо снижения их числа до 6 к концу прогнозного периода. Широкий доверительный интервал означает, что случайная составляющая временной динамики имеет существенное влияние на количество бобровых поселений (табл. 2).



А



Б

Рис. 6. Динамика количества бобровых поселений в бассейне р. Таденки (А) и численности бобров в заповеднике (Б). По оси X – годы мониторинга, по оси Y – А – количество поселений; Б – количество бобров шт.; точки – фактические данные и отсутствующие значения, которые определялись с помощью специального алгоритма сглаживания (см. раздел «Материалы и методы»), линия – комплексная модель авторегрессии-скользящего среднего А – ARMA(1,3); Б – ARMA(1,2), пунктирные линии – 95% доверительная трубка [Тюрин, Макаров, 1998].

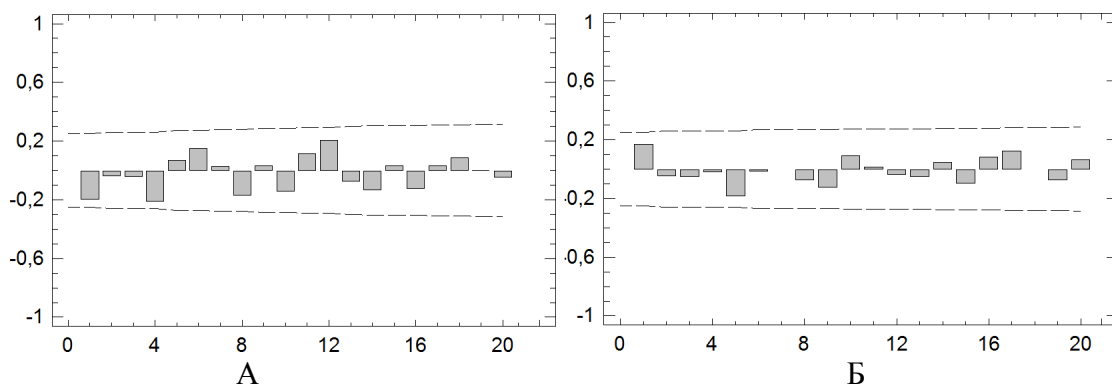


Рис. 7. Остатки автокорреляционных функций временных рядов числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки (А) и количества бобров в заповеднике (Б). По оси X – порядок автокорреляции, по оси Y – значения коэффициентов автокорреляции.

Таблица 2. Прогнозные значения количества поселений в бассейне р. Таденки в период 2010–2014 гг.

| Годы прогноза | Количество поселений | Нижняя граница 95% доверительного интервала | Верхняя граница 95% доверительного интервала |
|---------------|----------------------|---|--|
| 2010 | 11.7 | 9.95 | 13.6 |
| 2011 | 11.2 | 8.18 | 14.3 |
| 2012 | 10.6 | 6.9 | 14.4 |
| 2013 | 10.5 | 6.4 | 14.5 |
| 2014 | 10.3 | 6.0 | 14.6 |

Прогнозные оценки численности бобров в заповеднике на основе ARMA-модели представлены в таблице 3. Они указывают на то, что, несмотря на уменьшение числа поселений бобров в бассейне р. Таденки, ожидается незначительное увеличение численности

бобров по заповеднику в целом. Модель для динамики численности бобров в заповеднике демонстрирует незначительное увеличение численности популяции на весь прогнозный период до 54.6 особей в 2014 г.

Таблица 3. Прогнозные значения количество бобров в заповеднике в период 2010–2014 гг.

| Годы прогноза | Количество бобров | Нижняя граница 95% доверительного интервала | Верхняя граница 95% доверительного интервала |
|---------------|-------------------|---|--|
| 2010 | 52.8 | 44.1 | 61.5 |
| 2011 | 51.9 | 40 | 63.8 |
| 2012 | 52.8 | 38.9 | 66.9 |
| 2013 | 53.72 | 37.9 | 69.6 |
| 2014 | 54.6 | 37.1 | 72.1 |

Обсуждение

В развитии любой бобровой популяции четко выделяются три периода: а) формирование популяции (невысокий прирост, иногда непродолжителен), б) бурный рост популяции, в) стабилизация прироста и

его снижение [Жарков, 1968]. Через 20–25 лет после реинтродукции наблюдается значительное снижение численности и плотности населения [Hartman, 1994; 2003], численность стабилизируется на уровне 17–23% от максимальной [Дворникова, 1987; Busher, 2001].

При выпуске малых групп бобров период нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет [Zurowski, Kasperzyk, 1988; Кораблев, 2005]. Если рассматривать динамику количества поселений в бассейне Таденки, то в этом случае период роста был длинным и растянулся до начала 2000-х гг., примерно на 50 лет. Такой длительный период нарастания количества поселений заметно отличает бобров Таденки от описанного ранее эруптивного типа динамики численности [Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001].

Мнения о событиях, которые разворачиваются после того, когда пройден первый пик численности, противоречивы. М. Новак считает, что нет доказательств цикличности бобровых популяций. Изменения численности происходят только через изменение количества бобров в поселении, тогда как количество поселений в развитых популяциях относительно стабильно [Novak, 1987]. Однако немногочисленные примеры долговременных прямых наблюдений показывают иную картину. Например, на р. Саджхен-Крик (Калифорния, США) бобры были выпущены в 1945 г. За 54 года наблюдений отмечено 2 пика высокой численности: первый был в 1959–1963 гг. – до 18–22 бобров, второй – в 1979 г. – 23 бобра. Спады численности до 1 жилого поселения отмечены в 1969 и 1999 гг. В другой популяции на полуострове Прескотт (Массачусетс, США) бобры были выпущены в 1952 г., и за 47 лет наблюдений отмечался только один подъем численности. В 1975–1983 гг. численность флуктуировала на высоком уровне – 44 поселения и более. Затем последовал спад до 12 поселений в 1988 г., и с 1988 по 1996 г. численность была стабильно низкой – 10–15 поселений. К 1999 г. вновь наметился подъем численности до 18 поселений [Busher, 2001].

В национальном парке Аллегейни (США) в 1937 г. была реинтродуцирована пара бобров, а спустя год в парке уже было 2 семьи. К 1950-м гг. бобры

заселили все пригодные местообитания. В 1973 г. парк населяли уже 37 бобровых семей, которые наносили заметный ущерб лесонасаждениям. В этот же год 93 бобра были отловлены и осталось только 14 семей. Однако после этого популяция ежегодно увеличивалась на 3–4 поселения и к середине 1980-х гг. достигла численности в 60 семей. С тех пор численность флуктурует на уровне 40–60 поселений [Müller-Schwarze, Sun, 2003]. В Воронежском заповеднике после подъема и спада численность стабилизировалась в диапазоне 76–96 поселений. За 40 лет наблюдали изменения количества поселений с периодом около 10 лет, но их никогда не было меньше 76 и больше 96 [Николаев, 1997]. На р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) бобры были интродуцированы в 1938 г. В 1939 г. там было 3 поселения. До 1943 г. численность увеличивалась медленно, затем последовал период быстрого роста, завершившийся пиком в 53 поселения в 1949 г. [Теплов, 1960]. Затем численность снизилась, и в 1980–1985 гг. на этой реке было 24 поселения [Бобрецов и др., 2004]. В Лапландском заповеднике, на северной границе ареала, бобры были интродуцированы в 1934 г. Численность их увеличивалась и достигла максимума в 132 бобра в 1947 г. Затем в течение 20 лет она флуктуировала на уровне 50–87 особей. Но после 1970 г. началось неуклонное снижение численности [Катаев, Брагин, 1986], и сегодня лапландские бобры близки к исчезновению (Г.Д. Катаев, перс. сообщ.). Лимитирующим фактором для бобров на севере стала медленная скорость восстановления древесно-кустарниковых кормов [Катаев, Брагин, 1986].

Сравнение приведенных выше примеров и 60-летний ряд наблюдений по количеству поселений в бассейне Таденки приводит к закономерному вопросу: почему в Таденке до сих пор не сокращается количество поселений, если во многих других популяциях это уже произошло, и за меньший период времени?

Моделирование динамики численности экосистемного инженера (средообразователя) в зависимости от состояния преобразованных им местообитаний показало, что динамика численности бобров больше соответствует так называемой «кооперативной модели», в которой преобразование среды происходит одновременно несколькими особями одного вида. В этом случае медленная скорость восстановления местообитаний будет определять долговременную динамику численности бобров. Согласно этой модели большую часть времени популяция средообразователя должна находиться на уровне стабильно низкой численности, периодически прерываемом небольшими и кратковременными подъемами численности [Gurney, Lawton, 1996]. Однако это моделирование выполнено в условиях острого недостатка данных по некоторым базовым параметрам моделей, так что сами авторы называли его «минималистской карикатурой». Необходимо отметить, что такого рода динамика численности бобров возможна, только если в результате их деятельности формируются преимущественно отрицательные взаимосвязи между населением бобров и преобразованными местообитаниями. Достаточно длительный, более чем 60-летний ряд наблюдений за бобрами в Приокско-Террасном заповеднике, по-видимому, не соответствует и модели Гюрней и Лоутона [Gurney, Lawton, 1996]. По всей вероятности, в случае с бобрами на Таденке, подтверждается предположение Хастингса и др. [Hastings et al., 2007] о том, что если изменения среды не имеют преимущественно негативного характера, а средообразователь может сделать субоптимальные местообитания более благоприятными для своего обитания, то повторное заселение может проходить с большей скоростью, чем первичное, и общая картина преобразования местообитаний будет все более сложной.

Специфику динамики численности бобров в бассейне Таденки можно

объяснить следующими причинами. Изначально условия в бассейне Таденки были мало подходящими для бобров: мелкая маловодная река с малым количеством быстро истощившихся кормов. Следовательно, быстрый рост численности в таких условиях был невозможен.

Первый из лимитирующих факторов, с которым сталкивались бобры в бассейне Таденки – маловодность реки. Накопление результатов (последствий) строительной деятельности бобров постепенно привело к увеличению емкости местообитаний. Имеющиеся на каждом километре русла остатки валов плотин позволяют бобрам успешно накапливать необходимое количество воды. Очевидно, что чем старше становилась популяция, тем больше остатков плотин накапливалось в пойме, и тем больше бобры получали новых разнообразных вариантов освоения уже, казалось бы, полностью освоенной реки.

Отсутствие прессы хищников позволило бобрам использовать удаленные ресурсы кормов.

Отмечены факты гибели бобров от самых разнообразных наземных хищников, но и в Старом, и в Новом Свете главный враг бобра – волк (*Canis lupus* L.) [Дьяков, 1975; Novak, 1987]. Отсутствие крупных хищников в ПТЗ хорошо заметно по протяженности бобровых троп, средняя длина которых составила 39.6 ± 23.9 м. Для сравнения, в неэксплуатируемой «климаксной» популяции в национальном парке Аллегейни (США) средняя длина бобровых троп составила 31.5 м ($n=18$) [Müller-Schwarze, Schulte, 1999]. В Центральном-Лесном заповеднике, в бассейне малой реки Тюдьмы, где бобры обитают при постоянном прессинге крупных хищников, бобровые тропы в 3 раза короче, в среднем – 11 ± 5.4 м ($\pm SD$, $n=31$), а самая длинная тропа – всего 28 м [Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати]. Ранее Л.М. Баскин и Н.С. Новоселова [2008] показали, что на территориях с высокой плотностью населения волка 99% бобровых погрызов

обнаружены не далее 20 м от кромки воды. При сравнительных исследованиях в Германии (хищники отсутствуют) 99% бобровых погрызов расположены не далее 45 м от воды, а 90% погрызов – не далее 26 м [Баскин, Новоселова, 2008].

П.И. Данилов с соавторами [2007], анализируя влияние крупных хищников на динамику бобровых популяций, пришли к выводу, что даже все хищники, вместе взятые, не могут регулировать численность бобров. Возможно, это так и есть в масштабе обширных территорий, но в бассейнах малых рек регулирующая роль хищников может быть более заметной. Результаты полевых экспериментов показывают, что расстояние, на котором канадский бобр может обнаружить хищника, в среднем – 15.64 ± 6.97 м (от 8.67 до 22.31 м) [Basey, Jenkins, 1995]. Следовательно, бобры, отошедшие на 40–50 м от воды, рискуют вообще не обнаружить хищника, оказавшегося между ними и берегом пруда (реки), а у хищника в такой ситуации есть возможность блокировать возвращение бобра к воде. Шансы бобра на спасение в этой ситуации близки к нулю. Хищники, регулярно патрулирующие берега малых рек, сокращают ширину зоны кормодобывания у бобров, изымают удалившихся от воды бобров и могут воздействовать не столько на численность бобров, сколько на доступность кормов, от чего, в свою очередь, может зависеть продолжительность существования поселений. Бобровая популяция р. Таденки развивалась без регулирующего действия хищников, в результате чего бобры могли активно кормиться на значительном удалении от воды. Пресс крупных хищников в ПТЗ мог бы существенно изменить состояние местной бобровой популяции.

Очевидно также, что какой бы интенсивной не была средообразующая деятельность, увеличение количества поселений в бассейне Таденки не может продолжаться бесконечно, и динамика численности показывает, что местная

бобровая популяция приблизилась к уровню полного насыщения имеющейся ёмкости среды. Количество поселений в бассейне Таденки стабилизировалось в диапазоне 9–12, а в численности бобров заповедника наметился спад. Из 11 поселений, «мощность» которых мы смогли определить осенью 2009 г., 4 (40%) крупные. Большая доля крупных поселений характерна для периферии гидрологической сети [Николаев, 1984, 2006; Ulevicius, 1997; Zavyalov, Letsko, 2009] и для популяций, достигших максимума ёмкости среды [Гревцев, 1990; Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати].

На наш взгляд, население бобров Таденки достигло климаксовой стадии или очень близко к ней. Мюллер-Шварце и Шульте [Müller-Schwarze, Schulte, 1999] привели основные характеристики «климаксовой» неэксплуатируемой популяции бобров. Это – саморазвивающаяся популяция, в которой плотность населения соответствует максимальной ёмкости угодий, а образования новых поселений уже не происходит; бобрами заселены все минимально пригодные местообитания; в родительских поселениях остается много половозрелых бобров, не участвующих в размножении, и не имеющих места для создания новых поселений; бобры активно используют в пищу малопривлекательные для них древесные породы и кормятся на большом удалении от воды. Как видно, бобры бассейна Таденки соответствуют всем критериям «климаксовой» популяции, за исключением перехода на питание второстепенными кормами.

Прогноз модели, разработанной для анализа полученного временного ряда количества поселений, также предсказывает сокращение количества поселений в бассейне Таденки при одновременном небольшом увеличении общей численности бобров в ПТЗ.

Дальнейшее развитие бобровой популяции будет зависеть от сочетания регулирующих факторов. Из них можно выделить следующие, на наш взгляд, наиболее важные. Прежде всего, это –

геоморфологические особенности местности, которые определяют предел насыщения ландшафта новыми структурами [Johnston, Naiman, 1990]. Затем, повторно заселяя ранее заброшенные участки, бобры «получают в наследство» не только остатки инфраструктуры (тропы, каналы, жилища, плотины), но и истощенные, лишь частично восстановленные корма, которые не являются предпочитаемыми по породе, размеру, удалению от воды. Прокладывая длинные тропы по берегам Таденки, бобры стремились использовать ранее недоступные ресурсы, поскольку частично восстановленных кормов у кромки воды явно недостаточно для существования поселений. Прямое измерение количества древесных кормов на впервые и повторно заселенных участках Новгородской области показало, что повторно заселенные местообитания имеют в 7.8 раза меньшее количество стволов и фитомассу древесных кормов, чем впервые заселенные [Завьялов, в печати]. Именно поэтому бобры в первые годы обитания на Таденке предпочитали заселять новые местообитания. Двадцатилетние наблюдения в Адирондаке (США) также показали статистически значимое снижение предпочтения восстановленных участков, что прямо указывает на снижение качества таких местообитаний [Wright et al., 2004]. Многолетние наблюдения за канадскими бобрами и их местообитаниями на юге Финляндии показали, что по берегам всех заброшенных прудов доминируют листовенные породы деревьев, потенциально благоприятные для повторного заселения бобров. Однако повторное заселение восстановленных местообитаний происходило в среднем через 9 лет, а период обитания был довольно коротким – в среднем 2.6 года, что объясняется бедностью кормов [Huvönen, Nummi, 2008].

Образование черноольшаников на месте бывших бобровых поселений – вот еще один фактор, который в будущем может привести к сокращению

количества поселений в бассейне Таденки. Развитие черноольшаников на брошенных бобровых прудах отмечено и ранее в заповедниках «Брянский лес» [Евстигнев, Беляков, 1997], Воронежский [Николаев, 1997], Дарвинский [Завьялов и др., 2005]. В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к черной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе [Евстигнев, Беляков, 1997]. Следовательно, по мере старения черноольшаников в долине Таденки также следует ожидать сокращения количества доступных древесных кормов. Сокращение емкости угодий вследствие сокращения запасов древесных кормов уже известно на примере северных популяций [Тюрнин, 1983] и бобров в Ильменском заповеднике [Дворникова, 1987]. Даже в высокопродуктивных условиях Воронежского заповедника сукцессионные смены, приводящие к развитию черноольшаников, способствуют сокращению количества поселений [Николаев, 1997]. Представленная выше модель динамики количества поселений в бассейне Таденки и количества бобров в ПТЗ предсказывает значительную роль в динамике случайной составляющей. Какие же случайные (непериодические) факторы могут оказать заметное воздействие на население бобров Таденки и заповедника в целом? Такими факторами могут быть чрезвычайно сильный паводок, заметно превышающий среднемноголетние показатели, сильная засуха, обширный пожар и массовые ветровалы. Кратко остановимся на вероятностях и возможностях каждого из этих событий.

В результате разрушительного паводка может быть полностью обновлена пойма, созданы новые русла, разрушены многие, если не все, плотины. Вероятность возникновения такого

паводка пока невозможно предсказать, из-за почти полного отсутствия данных по динамике уровня воды на таких малых водных объектах, как река Таденка. Однако примеры такого рода паводков имеются в литературе. Например, на одной из малых рек Канады с площадью бассейна 52 км² средний многолетний за 14 лет расход воды составлял 0.58 м³сек⁻¹. Но дважды были особо сильные паводки, когда расход увеличивался более, чем на порядок (6.1 и 7.42 м³сек⁻¹), что приводило к разрушению всех бобровых плотин и изменению физических характеристик русла [Mitchell, Gunjak, 2007].

Сильная засуха может повлиять на размещение бобровых поселений. Известно, что засухи являются мощным отрицательным фактором и могут повлиять на несвоевременные переселения бобров, желудочно-кишечные заболевания молодняка, что в конечном итоге приводит к падению численности поголовья [Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975].

Обширные пожары и массовые ветровалы – это два масштабных нарушения, которые могут заметно изменить условия обитания бобров. В частности, в результате восстановительных сукцессий, может увеличиться емкость угодий и запасы предпочитаемых древесных кормов [Fryxell, 1997; Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати]. Однако вероятность возникновения таких масштабных нарушений невысока, поскольку в ПТЗ проводится активная борьба с любыми пожарами, а древостой в массе своей средневозрастные [Атлас., 2005] и еще не доросли до состояния перестойных, когда вероятность возникновения ветровалов заметно возрастает [Скворцова и др., 1983].

Заключение

Две пары бобров были реинтродуцированы в бассейне Таденки в 1948 г. Количество поселений медленно увеличивалось в течение 50 лет и только к концу прошлого века стабилизировалось в диапазоне 9–12.

Длительный период увеличения количества поселений заметно отличает бобров Таденки от эруптивной динамики численности бобров других популяций. Специфику динамики численности бобров в бассейне Таденки можно объяснить изначально неблагоприятными условиями района выпуска, при которых быстрый рост численности был невозможен. Накопление результатов строительной деятельности бобров постепенно привело к увеличению емкости местообитаний, а отсутствие крупных хищников позволило использовать удаленные ресурсы кормов.

В настоящее время население бобров Таденки достигло климаксовой стадии своего развития. Дальнейшее развитие бобровой популяции будет зависеть от сочетания регулирующих факторов: геоморфологических особенностей местности, скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях.

Используемая нами методика анализа временных рядов является достаточно надежным инструментом для понимания данных многолетнего мониторинга численности бобров в заповеднике и числа бобровых поселений в бассейне Таденки. Численный анализ показал, что наиболее адекватным для описания динамики численности бобров и числа поселений на Таденке является комплексная модель авторегрессии со скользящим-средним. Первый порядок авторегрессии в созданных моделях указывает на то, что существует достаточно высокая зависимость между соседними моментами времени как по числу поселений, так и по численности бобров. Анализ случайной составляющей динамики позволяет утверждать, что ее роль во временной динамике достаточно высока. Проведенный анализ показывает, что численность бобров в целом по заповеднику коррелирует с количеством поселений на Таденке и дальнейшие изменения указанных показателей будут носить асинхронный характер.

Благодарности

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника. Исследование поддержано РФФИ проекты ННИО_а № 09-04-91331 и № 08-04-01224-а, МинОбрнауки № 02.740.11.0867

Литература

Атлас карт Приокско-Террасного заповедника // Под ред. М.В. Бобровского, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.

Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 226–230.

Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М. и др. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.

Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. 19 с.

Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // В кн.: Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука, 2007. 199 с.

Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск: Институт экологии растений и животных, 1987. 23 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // В кн.: Виды-вселенцы в Европейских морях России / Ред. Г.Г. Матишов и др. Аппатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 35–50.

Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.

Евстигнев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.

Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра / Зоологический институт Академии Наук СССР. Доклад на соиск. уч. ст. доктора биол. наук по совокупности опубликованных работ. Воронеж: Коммуна, 1968. 42 с.

Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.

Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 3. С. 679–682.

Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // В кн.: Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.

Заблоцкая Л.В. Приокско-Террасный заповедник // В кн.: Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. П. М.: Мысль, 1989. С. 30–51.

Завьялов Н.А. О возможном взаимодействии между населением бобров и средой обитания // Предложена к печати в журнал «Лесоведение».

Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Предложена к печати в Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А. и др. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.

- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // В сб.: Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Кораблев Н.П. Методические рекомендации по учету европейского бобра // В кн.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 174–184.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // В сб.: Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Мамонтов Б.С. Инвентаризация поселений бобров в пределах заповедника и охранной зоны в 2005 году. Данки, 2005. 52 с. Архив Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника.
- Назаров А.Г., Кожухарь Ю.Н., Перетрухин В.Д. и др. Ландшафтно-геохимические и гидрогеохимические особенности Приокско-Террасного заповедника // В сб.: Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 13–52.
- Николаев А.Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // В кн.: Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. С. 46–49.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // В сб.: Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98.
- Николаев В.И. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения. Дисс. на соиск. уч. ст. доктора биол.наук. М., 2006. 324 с.
- Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника // В сб.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С. 84–96.
- Сергеева О., Ермак Д., Сафонов М. Изучение бобровых поселений на реках Таденке и Пониковке. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Июнь-июль, ноябрь 1984 г. Рукопись № 225. Архив Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника.
- Скворцова Е.Б. Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 8. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Статистический анализ данных на компьютере. М.: Инфра-М, 1998. 350 с.
- Тюрнин Б.Н. Факторы, определяющие численность речного бобра (*Castor fiber* L.) на Европейском Севере // Экология. 1983. № 6. С. 43–51.
- Baker B.W., Hill E.P. Beaver (*Castor canadensis*) // In: Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. Baltimore: The John Hopkins University Press, 2003. P. 288–310.
- Basey J.M., Jenkins S.H. Influence of predation risk and energy maximization on

- food selection by beaver (*Castor canadensis*) // Can. J. Zool. 1995. 72. P. 2197–2208.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // In: Proceedings of the First Euro-American Beaver Congress. / Ed. Busher P. and Gorshkov Y. Kazan: Transaction of Volga-Kama National Nature Zapovednik, 2001. P. 39–50.
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasion: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. 97. P. 153–166.
- Fryxell J.M. Forest diversity in relation to central place foraging by beavers // In: Abstracts of 7th International Theriological Congress, Akapulco, Mexico. 1997. P. 113.
- Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. 1996. 76. P. 273–283.
- Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden // Conservation Biology. 1994. 8(3). P. 713–717.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // Lutra. 2003. 46(2). P. 103–108.
- Hastings A., Byers J.E., Crooks et al. Ecosystem engineering in space and time // Ecology Letters. 2007. 10. P. 153–164.
- Hyvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // Wildlife Biology. 2008. 14. P. 302–308.
- Johnston C. A., Naiman R.J. The use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // Landscape Ecology. 1990. 4(1). P. 5–19.
- Mitchell S.C., Gunjak R.A. Stream flow, salmon and beaver dams: roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream // J. Animal Ecology. 2007. 76. P. 1062–1074
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a «climax» population of beaver (*Castor canadensis*) // In: Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Müller-Schwarze D., Sun, L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. New York: Cornell University Press, 2003. 192 p.
- Novak M. Beaver // In: Wild fur bearer management and conservation in North America. Ontario: Ministry of Natural Resources, 1987. P. 283–312.
- Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population. // In: Proceeding of the 1st European beaver symposium, Bratislava. Ed. Pachinger K. Bratislava: Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, 1997. P. 113–127.
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // Oikos. 2004. 105. P. 336–348.
- Zavyalov N., Letsko I. The some new data about beavers (*Castor fiber*) in Polisto-Lovat' bog system (Northwest Russia) // In: 5th International Beaver Symposium, Dubingiai. Programme, abstracts, participants. Kaunas: Vytautas Magnus University, 2009. P. 75.
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of european beaver in lowland of the vistula basin // Acta Theriologica. 1988. 33(24). P. 325–338.

INVASION OF ECOSYSTEM ENGINEER – EUROPEAN BEAVER (*CASTOR FIBER* L.) IN THE TADENKA RIVER BASIN (PRIOKSKO-TERRASNYI NATURE RESERVE)

© 2010 Zavyalov N.A.¹, Albov S.A.², Petrosyan V.G.³, Khlyap L.A.³,
Goryaynova Z.I.³

¹ Rdeysky Nature Reserve, Novgorodskaya obl., Cholm, ul. Cheltanova, 27, Russia,
zavyalov_n@mail.ru

² Prioksko-Terrasnyi Biosphere Nature Reserve, Moskovskaya obl., Serpukhovskiy raion,
pos. Danki, Russia,

³ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

The results of the analysis of population dynamics of European beaver (*Castor fiber*) in the Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve and its settlements in the Tadenka River basin within the period of 1948–2009 are presented. It was demonstrated that after the reintroduction of two couples of beavers in the Tadenka basin in 1948 the number of settlements in 60 years had stabilized in the range from 9 to 12. It was revealed that the increase in the number of settlements in adverse environmental conditions at the time of beavers' reintroduction was due primarily to the increased capacity of the habitats as a result of construction activities and the remote use of forage resources in the absence of large predators. A complex analysis of the chorological distribution of settlements, the sizes of occupied sites, the number of dams in the settlements, peculiarities of foraging, stocks of fodder resources and also processing of time series data allowed to assert that the population of beavers of the Tadenka reached climax stage of development. It was concluded that further development of the beaver population would depend largely on functional factors (geomorphological characteristics of the terrain, the rate of feed recovery in abandoned habitats, the scale and speed of development of black alder (*Alnus glutinosa*) communities in abandoned beaver ponds influencing the dynamics of a beaver population in the reserve.

Key words: invasion, beaver, number dynamic, mathematical model, prediction.

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ ИНВАЗИВНОЙ АМФИПОДЫ *CHELICOROPHIUM CURVISPINUM* (G.O. Sars, 1895) (AMPHIRODA, CRUSTACEA) В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ

© 2010 Курашов Е.А.¹, Барбашова М.А.¹, Панов В.Е.²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт озераедения РАН, Санкт-Петербург, Россия; evgeny_kurashov@mail.ru

² Факультет географии и геоэкологии, Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия; vpanov@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2010

Понто-каспийский инвазивный вид амфипод *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) впервые обнаружен в Ладожском озере в районе Волховской губы в августе 2009 г. Представлены данные о его количественном развитии совместно с двумя другими чужеродными видами амфипод байкальского (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899)) и понто-каспийского (*Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894) происхождения в трех разнотипных исследованных биотопах литорали озера. Подчеркивается необходимость дальнейших подробных исследований распространения новых видов-вселенцев в Ладожском озере, поскольку в связи с последними инвазиями возникла угроза новых серьезных экосистемных трансформаций в литоральной зоне крупнейшего европейского озера.

Ключевые слова: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Ладожское озеро, биологические инвазии, численность, биомасса, натурализация.

Введение

Инвазии чужеродных видов в водоемы бассейна Финского залива Балтийского моря становятся все более интенсивными [Leppäkoski et al., 2002; Leppäkoski, 2007; Panov et al., 2003; Orlova et al., 2006]. В связи с этим изучение закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива, включая процессы проникновения чужеродных видов в экосистемы, создания устойчивых популяций этих видов и их воздействия на местные виды и сообщества, следует рассматривать как одно из приоритетных направлений исследований водных экосистем региона.

Вселение в эти экосистемы чужеродных амфипод (в том числе Понто-Каспийского происхождения)

представляет особый интерес, поскольку эти инвазии уже привели к значительным изменениям в структуре и функционировании прибрежных биоценозов водоемов [Panov et al., 2003; Berezina, Panov, 2003; Курашов и др., 2006].

Крупнейшее в Европе озеро Ладожское в силу своей холодно-водности и низкой минерализации воды до недавнего времени продолжало оставаться достаточно устойчивым в отношении вторжений чужеродных видов беспозвоночных, обладающих высоким инвазивным потенциалом. Так из 27 чужеродных видов, известных для восточной части Финского залива и эстуария р. Невы, [Orlova et al., 2006; Berezina, 2007], многие из которых могли бы теоретически проникнуть в Ладожское озеро, в период до 2006 г

в озере было отмечено обнаружение только одного вида, а именно, китайского мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* Н. Milne-Edwards, 1853 (Panov, 2006). Однако, натурализация его в водоеме не зафиксирована. Из этого списка мы не учитываем байкальскую амфиподу *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), которая проникла в р. Неву и Финский залив именно из Ладожского озера, где этот вид после самопроизвольного вселения из озер Карельского перешейка в первой половине 1980-х гг. (намеренно интродуцировался в них для повышения кормовой базы рыб) занял доминирующее положение в большинстве литоральных биоценозов [Panov, Berezina, 2002; Курашов и др., 2006].

В августе 2006 г. в Волховской губе в районе г. Новая Ладога в месте впадения р. Волхов в озеро нами был обнаружен еще один чужеродный вид амфипод *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 [Kurashov, Barbashova, 2008]. Был сделан вывод о натурализации популяции этого вида, поскольку были найдены взрослые и ювенильные особи. Популяция *P. robustoides*, обитающая совместно с другим видом-вселенцем *G. fasciatus*, была обнаружена на литорали на глубине 0.3 м, представляющей собой биотоп с мелкозернистым песком и редкими куртинами *Phragmites australis* (Cav.) и *Eleocharis palustris* (L.). Температура воды составляла 24° С, рН = 9.1, электропроводность – 0.241 мС см⁻¹, минерализация – 0.154 г л⁻¹, концентрация общего фосфора – 0.152 мг л⁻¹ [Kurashov, Barbashova, 2008].

Понто-каспийская амфипода *P. robustoides* широко распространена в бассейне Балтийского моря [Martens et al. 1999; Arbačiauskas, 2002, 2005; Grabowski et al. 2007], в том числе в Невской губе и восточной части Финского залива [Berezina, Panov, 2003], где этот вид играет значительную роль в прибрежных сообществах [Berezina, Panov, 2003;

Berezina, 2007]. Этот вид относят к категории «чужеродных инвазивных видов». Мы принимаем, что чужеродным инвазивным видом является такой чужеродный вид, который закрепляется в природных или искусственных экосистемах или местообитаниях, является агентом перемен, и угрожает местному биологическому разнообразию [Council of Europe, 2002; Панов, 2002].

3 августа 2009 г. были проведены повторные исследования в Волховской губе в районе г. Новая Ладога с целью оценки состояния популяций инвазивных амфипод *G. fasciatus* и *P. robustoides* на данном участке литорали Ладожского озера. В ходе этих работ был обнаружен еще один чужеродный для Ладожского озера вид – понто-каспийская инвазивная амфипода *Chelicorophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895).

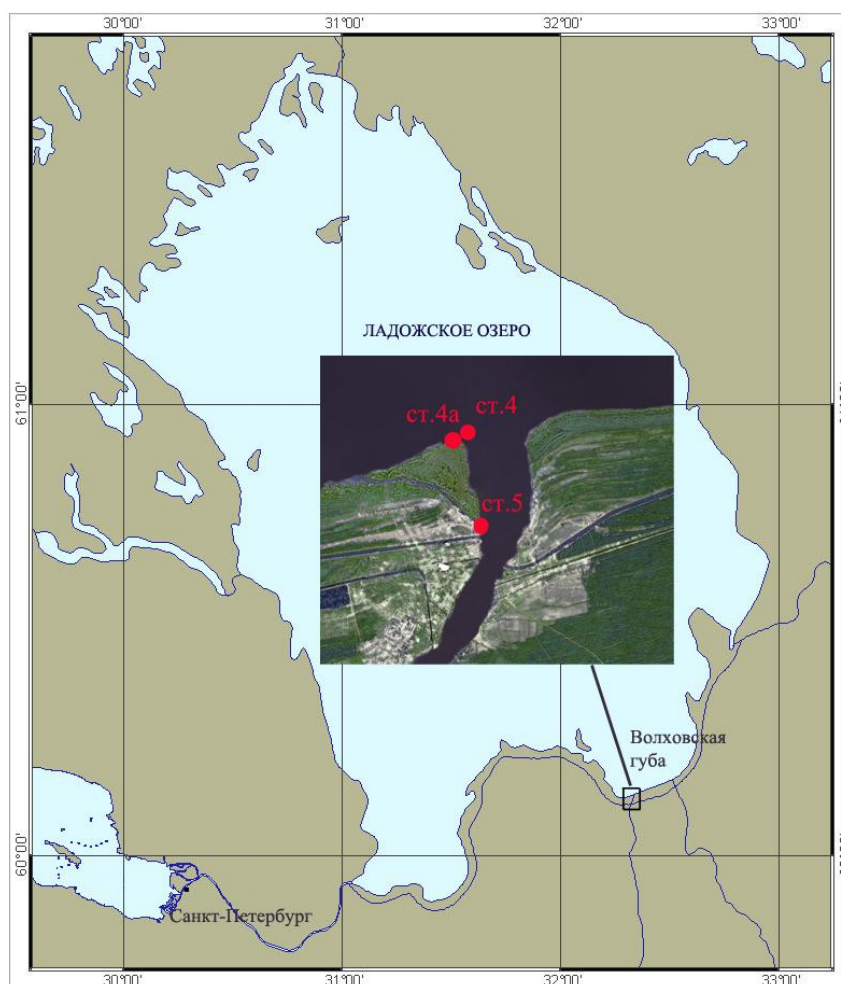
Цель данной публикации – представить информацию об обнаружении *C. curvispinum* в Ладожском озере, а также данные о количественном развитии популяций чужеродных инвазивных амфипод в обследованном районе озера.

Материал и методы

3 августа 2009 г. в Волховской губе в районе г. Новая Ладога в месте впадения в Ладожское озеро р. Волхов были отобраны пробы на 3-х станциях. Причем 2 точки (ст.4 и 4а) располагались уже в самой Волховской губе слева от устья р. Волхов, а одна точка (ст. 5) в устье реки (рис.1). Характеристика станций представлена в табл.1. Ст.4 располагалась на границе пояса зарослей в зоне прямого интенсивного воздействия волн. Ст.4а была выбрана в глубине зарослей тростника, это местообитание не было подвержено сильному воздействию волновой динамики. Следует отметить, что в 2006 г., когда обследовался данный участок (ст.4), уровень озера был намного ниже, и глубина в точке отбора составляла всего 0.3 м [Kurashov, Barbashova, 2008].

Таблица 1. Характеристика исследованных местообитаний в Волховской губе.

| Станция | Координаты | Глубина | Грунт | Макрофиты |
|---------|-----------------------------|---------|--|---|
| 4 | 60°07.758'N, 32°19.361'E | 1 м | Плотный мелкий песок | Заросли куртинного типа <i>Scolochloa festucacea</i> и <i>Phragmites australis</i> |
| 4а | 60°07.786'N, 32°19.291'E | 0.6 м | Заиленный песок с большим количеством растительных остатков и дерновиной | Плотные барьерные заросли <i>Phragmites australis</i> |
| 5 | 60°07.081'N, 32°19.563'E | 0.6 м | Разнозернистый песок с растительными остатками | Заросли куртинного типа <i>Eleocharis palustris</i> и единичные растения <i>Potamogeton perfoliatus</i> |

**Рис. 1.** Схема расположения исследованных станций в Волховской губе Ладожского озера.

Пробы литоральных макробеспозвоночных отбирались при помощи трубчатого пробоотборника Панова-Павлова с площадью сечения 0.125 м² [Панов, Павлов, 1986], представляющего собой металлическую трубу, которая

внедряется в грунт, и из которой тотально вычерпывается вся фауна, включая бентосные организмы и организмы, находящиеся на растениях, попадающих в сектор отбора. Отобранные пробы промывались через

капроновый газ с диаметром ячеек 0.125 мм и фиксировались 4% формальдегидом. В лаборатории пробы разбирались, выбранные организмы сортировались, подсчитывались и фиксировались 70% этиловым спиртом. Масса обнаруженных животных определялась на торсионных весах.

Результаты исследования и обсуждение

Новый чужеродный для Ладоги вид амфипод *Chelicorophium curvispinum* был

обнаружен на всех трех обследованных станциях. Вид был представлен экземплярами всех возрастных стадий, включая молодь, взрослых самцов и самок с яйцами (рис.2). Этот факт свидетельствует о том, что *C. curvispinum* уже успешно натурализовался в Ладожском озере. Вероятным временем его проникновения в Ладогу, можно считать 2007 или 2008 гг., так как в 2006 г. в обследованных биотопах в Волховской губе этот вид еще отсутствовал.



Рис. 2. Представители популяции *C. curvispinum* Sars из Волховской губы Ладожского озера. 1 – самцы, 2 – самки с яйцами, 3 – молодь

Во всех обследованных биотопах популяция *C. curvispinum* обитает совместно с двумя другими чужеродными видами амфипод *G. fasciatus* и *P. robustoides*. Последний из которых (впервые обнаружен здесь в 2006 г.), как показывают представленные результаты 2009 г., успешно освоил новый для него водоем.

Состав сообщества макробеспозвоночных на всех станциях был разнообразным, а количественное развитие высоким (табл.2). Суммарная численность и биомасса составляли соответственно на ст. 4, 4а и 5 – 5560, 3432, 11288 экз м⁻² и 8.8, 20.3, 22.7 г м⁻². Причем, на всех станциях доминирующей группой беспозвоночных были чужеродные амфиподы (особенно

на ст.5). Их доля в сообществе по численности изменялась от 40.1 % (ст.4а) до 86.0% (ст.5), а биомасса – от 67.4% (ст.4) до 86.5% (ст.5) (табл. 2). Из других представителей макробентоса на ст. 4 и 4а наиболее обильны были хирономиды (35 и 33.8% по численности, 10.5 и 3.4% по биомассе).

В 2006 г. (начало августа) численность и биомасса бентоса на ст.4 составляли 8712 экз м⁻² и 5.8 г м⁻² [Kurashov, Barbashova, 2008]. Хирономиды являлись доминирующей группой (72 и 40% суммарных численности и биомассы сообщества соответственно). Высока была доля олигохет (20 и 10% соответственно). На долю амфипод приходилось около 10% суммарной численности и 40%

суммарной биомассы. В составе амфипод преобладал *G. fasciatus*. Плотность популяции и биомасса нового вселенца

P. robustoides были невысоки (24 экз м⁻² и 0.86 г м⁻²) [Kurashov, Barbashova, 2008].

Таблица 2. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) групп макробентоса на станциях 4 и 4а в Волховской губе Ладожского озера и станции 5 в устье реки Волхов (3 августа 2009 г.)

| | СТ.4 | | СТ.4а | | СТ.5 | |
|--------------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
| | N, экз м ⁻² | B, мг м ⁻² | N, экз м ⁻² | B, мг м ⁻² | N, экз м ⁻² | B, мг м ⁻² |
| Oligochaeta | 760 | 376 | 656 | 736 | 344 | 128 |
| Chironomidae | 1944 | 920 | 1160 | 688 | 672 | 312 |
| Amphipoda: | 2408 | 5928 | 1376 | 14624 | 9712 | 19616 |
| <i>G. fasciatus</i> | 360 | 792 | 8 | 24 | 7160 | 15280 |
| <i>P. robustoides</i> | 736 | 3536 | 1312 | 14472 | 1072 | 3088 |
| <i>C. curvispinum</i> | 1312 | 1600 | 56 | 128 | 1480 | 1248 |
| Mollusca (Bivalvia) | 16 | 360 | - | - | - | - |
| Mollusca (Gastropoda) | 16 | 240 | 16 | 64 | 72 | 728 |
| Hydridae | | | | | 16 | 8 |
| Hirudinea | - | - | 32 | 296 | 8 | 72 |
| Trichoptera | 248 | 504 | 24 | 400 | 48 | 368 |
| Ephemeroptera | 144 | 464 | 24 | 88 | 328 | 576 |
| Hemiptera | 16 | 4 | - | - | 16 | 32 |
| Coleoptera (larvae) | - | - | 56 | 944 | 48 | 144 |
| Mermithidae | 8 | 4 | 24 | 16 | - | - |
| Lepidoptera | | | | | 8 | 16 |
| Diptera (другие) | - | - | 56 | 2440 | 16 | 672 |
| Araneinae | - | - | 8 | 8 | - | - |
| Весь бентос | 5560 | 8800 | 3432 | 20304 | 11288 | 22672 |

Примечание: «-» – не обнаружено

В 2009 г. мы имели уже дело с весьма трансформированными литоральными сообществами, в которых произошла серьезная структурная перестройка. Так, на ст.4 значительно увеличилась численность *P. robustoides* до 736 экз м⁻² и 3.5 г м⁻². Это свидетельствует о том, что данный вид нашел для себя в Волховской губе благоприятные для обитания условия среды. Плотность популяции *G. fasciatus* сократилась почти в 2 раза до 360 экз м⁻² и 0.8 г м⁻². Кроме того, появился новый вид амфипод *C. curvispinum*, количественные показатели развития популяции которого высоки (1312 экз м⁻² и 1.6 г м⁻²). Таким образом,

новые виды-вселенцы существенно потеснили доминирующего здесь ранее *G. fasciatus*.

Как показывают данные по численности и биомассе (рис. 3, табл. 2), относительная представленность чужеродных видов амфипод в исследованных биотопах различна. Так, на ст. 4 по численности преобладал *C. curvispinum*, а по биомассе *P. robustoides*. Наибольшего развития популяция последнего вида достигала в густых зарослях тростника на ст.4а, где на его долю приходилось 95% численности и 99% биомассы всех амфипод-вселенцев.

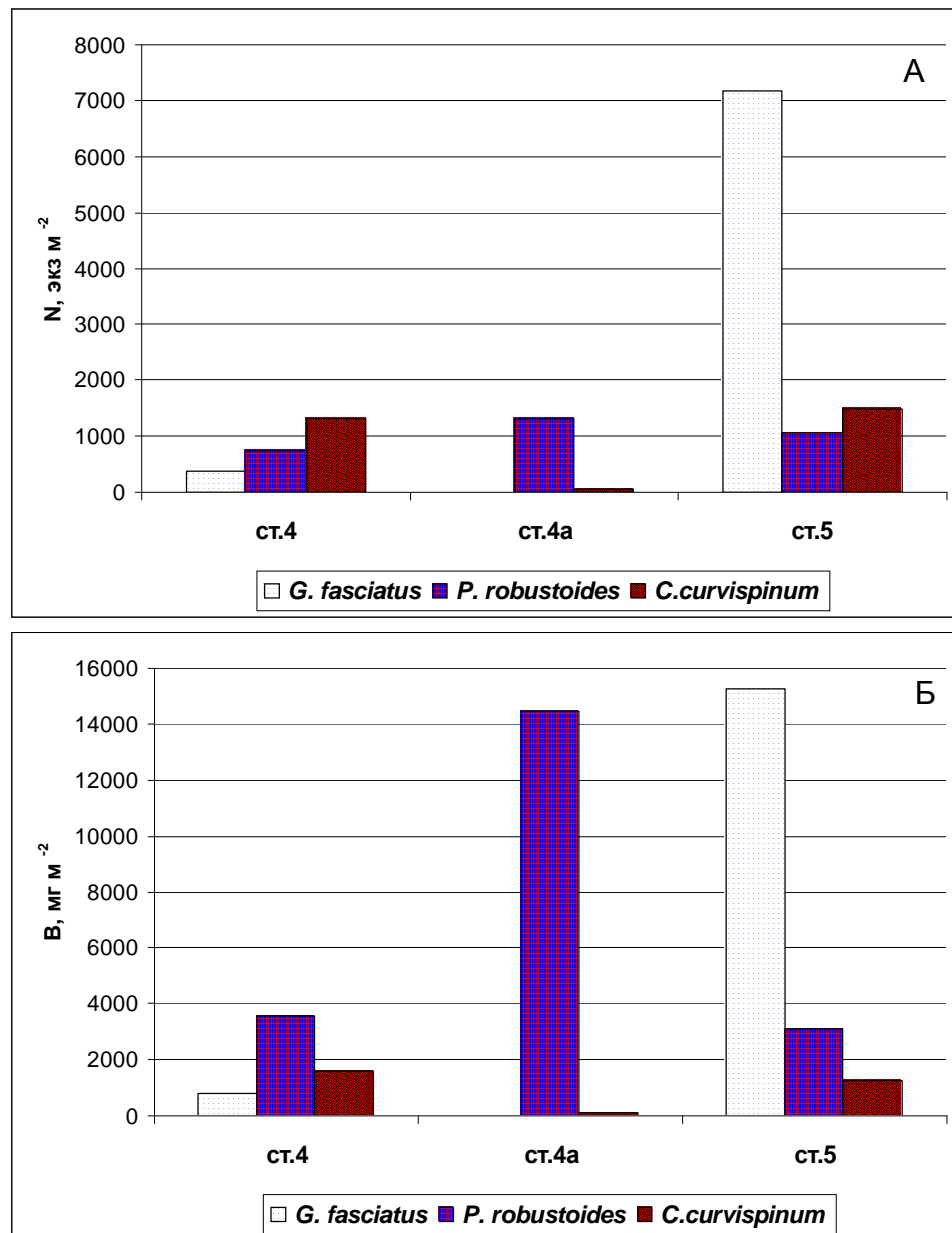


Рис. 3. Численность (N, экз м⁻²) (А) и биомасса (B, г м⁻²) (Б) чужеродных видов амфипод на станциях в Волховской губе Ладожского озера в 2009 г.

Доминирование первого вида-вселенца в Ладогу *G. fasciatus* отмечено только на ст.5 в устье Волхова (74% численности и 78% биомассы всех амфипод).

Что касается количественных показателей развития популяции нового вида-вселенца *C. curvispinum*, то они были также высоки на ст.5, как и на ст.4, и были в десятки раз ниже в зоне густых зарослей тростника (ст.4а) (рис. 3, табл. 2). Минимальное развитие вида в зоне плотных зарослей, возможно, связано с небольшим развитием здесь фитопланктона, одного из основных

пищевых ресурсов *C. curvispinum* [Van der Velde et al., 1998; Jossens et al., 2005].

Примечателен факт довольно высоких количественных показателей популяции *C. curvispinum* (1480–1600 экз м⁻²) в биотопах в устье р. Волхов и Волховской губе несмотря на недавнее вселение сюда этого вида. Так, например, средние показатели численности этого вида, также недавно обнаруженного в устье р. Луги и Лужской губе Финского залива [Малявин и др., 2008], варьировали всего в пределах 29–171 экз м⁻². Такие низкие показатели авторами объясняются недавним вселением вида в

обследованную ими акваторию Финского залива.

C. curvispinum является одним из самых быстро распространяющихся в последнее десятилетие видов Понто-Каспийского комплекса в бассейне Балтийского моря [Olenin, Leppäkoski, 1999; Herkül, Kotta, 2007; Arbačiauskas, 2008; Малявин и др., 2008]. Это стало возможным в силу целого ряда особенностей его биологии и экологических предпочтений (фильтрационно-седиментационный тип питания с возможностью переключения на потребление водорослевых обрастаний и детрита, высокая плодовитость; поливольтийный жизненный цикл, быстрый рост, высокая конкурентоспособность, устойчивость к загрязнению среды, способность обитать в широком диапазоне экологических факторов и др.) [Rajagopal et al. 1998; Lee, Bell, 1999; Baur, Schmidlin, 2007; Arndt et al., 2009].

После обнаружения *C. curvispinum* в российской части акватории Финского залива [Малявин и др., 2008] авторами этой публикации было высказано предположение, что будет происходить дальнейшее расселение *C. curvispinum* в восточном направлении и его вхождение в состав донных сообществ р. Невы и связанных с ней озер. Наши данные подтверждают правильность этого предположения.

Наиболее вероятным путем проникновения *C. curvispinum* в Волховскую губу, по всей видимости, является попадание его сюда с балластными водами судов, приходящих из акватории Балтийского моря, поскольку район Волховской губы является зоной активного судоходства.

Представляет интерес поиск ответа на вопрос, почему именно сейчас стало возможным проникновение в Ладогу представителей Понто-Каспийского комплекса. Наряду с антропогенным фактором (интенсификация судоходства), возможно, этому способствуют климатические изменения. Так, анализ литературы по изменению среднегодовой температуры воды поверхностного слоя в

больших озерах северного полушария и оценке температурных трендов [McCormick, Fahnenstiel, 1999; Троицкая и др., 2003; Науменко и др., 2006] позволяет с определенной долей уверенности предполагать наличие положительных климатических трендов температуры поверхности воды крупных озер. Следствием такого повышения температуры поверхностного слоя воды в последние годы (а следовательно и температуры в литоральной зоне) могло быть возникновение более благоприятных термических условий, что способствовало возможности успешной интродукции в Ладожское озеро таких представителей южного Понто-Каспийского комплекса ракообразных, как *P. robustoides* и *C. curvispinum*.

Предсказать последствия вселения *C. curvispinum* в Ладожское озеро в настоящее время не представляется возможным. Однако, можно ожидать, что *C. curvispinum* будет способен распространиться за пределы Волховской губы, поскольку показано, что он обладает выраженными возможностями адаптации к пониженным концентрациям солей [Harris, Bayliss, 1990].

Если предположить, что данный вид будет широко распространяться в прибрежной зоне Ладожского озера, то он может на новом уровне трансформировать потоки вещества и энергии в литорали, до этого кардинально измененные гмелиноидесом [Курашов и др., 2006; Барков, 2006; Курашов и др., 2008], потребляя, с одной стороны, различные виды трофических ресурсов и, с другой стороны, выступая в качестве жертв для рыб, которые охотно используют его в пищу [Specziar et al., 1997; Kelleher et al., 1998; Van Riel et al., 2003; Baur, Schmidlin, 2007].

Следует принять во внимание также факт, что *C. curvispinum* может выступать в качестве промежуточного хозяина для различных паразитов [Sures, Streit, 2001; Van Riel et al., 2003; Baur, Schmidlin, 2007] (в том числе и новых для Ладожского озера), а это может повлиять на биоценотические связи и состояние

популяций беспозвоночных и рыб в прибрежной зоне озера.

Таким образом, обнаружение нами в последние годы в Волховской губе двух новых для Ладожского озера видов Понто-Каспийских амфипод *P. robustoides* (2006 г.) [Kurashov, Barbashova, 2008] и *S. curvispinum* (2009), возможно, говорит о начале нового этапа перестроек в прибрежных экосистемах озера.

Обстоятельство обнаружения в Ладожском озере новых чужеродных видов-вселенцев из числа наиболее агрессивных инвазивных видов амфипод делает крайне необходимым дальнейшие подробные исследования распространения новых видов в Ладожском озере, поскольку в связи с этими новыми инвазиями возникла угроза новых серьезных экосистемных трансформаций в литоральной зоне крупнейшего европейского озера.

Благодарности

Исследование проведено при выполнении проекта № 23П «Исследования закономерностей биологических инвазий в водных экосистемах бассейна Финского залива Балтийского моря» при финансовой поддержке Подпрограммы «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

- Барков Д.В. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 26 с.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 74–84.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Русанов А.Г., Барбашова М.А. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в формировании трансграничного потока вещества и энергии в литоральной зоне Ладожского озера // В сб.: Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 54–58.
- Малявин С.А., Березина Н.А., Хванг Дж.-Ш. О находке *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Crustacea) в Финском заливе Балтийского моря // Зоологический журн. 2008. Т.87. №. 6. С. 643-649.
- Науменко М.А., Гузиватый В.В., Каретников С.Г. О климатических трендах температуры поверхности воды Ладожского озера в безледный период // Доклады Академии Наук. 2006. Т. 408. № 5. С. 675–678.
- Панов В.Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Сб. материалов Круглого стола Всерос. конференции по экологической безопасности России (4–5 июня 2002 г.). М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, IUCN (МСОП). 2002. С. 22–40.
- Панов В.Е., Павлов А.М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № .6. С.87–88.
- Троицкая Е.С., Шимараев М.Н., Цехановский В.В. Многолетние изменения температуры поверхности воды в Байкале // География и природ. ресурсы. 2003. № 2. С. 47–50.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracans // In: Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115.
- Arbačiauskas K. The distribution and local dispersal of Ponto-Caspian Peracarida in Lithuanian fresh waters with notes on

- Pontogammarus robustoides* population establishment, abundance and impact // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2005. V. 34 (Supplement 1). P. 93–111.
- Arbačiauskas K. Amphipods of the Nemunas River and the Curonian Lagoon, the Baltic Sea basin: where and which native freshwater amphipods persist? // Acta Zoologica Lituonica. 2008. V. 18. N. 1. P. 10–16.
- Arndt E., Fiedler S., Böhme D. Effects of invasive benthic macroinvertebrates on assessment methods of the EU Water Framework Directive // Hydrobiologia. 2009. V. 635. P. 309–320.
- Baur B., Schmidlin S. Effects of invasive non native species on the native biodiversity of the river Rhine // In: Biological invasions. Ecological studies / Ed. W. Nentwig. Berlin: Springer, 2007. V. 193. P. 257–273.
- Berezina N.A. Food spectra and consumption rates of four amphipod species from the North-West of Russia // Fundamental and Applied Limnology (Archiv für Hydrobiologie). 2007. V. 168. N 4. P. 317–326.
- Berezina N.A., Panov V.E. Establishment of new gammarid species in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) and their effects on littoral communities // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. V.52. N. 3. P. 284–304.
- Council of Europe/UNEP, Pan-European biological and landscape diversity strategy, Invasive Alien Species // Journal of International Wildlife Law & Policy. 2002. V. 5, N. 3. P. 291–305.
- Grabowski M., Jażdżewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. V. 2. N. 1. P. 25–38.
- Harris R.R., Bayliss D. Osmoregulation in *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda), a recent coloniser of freshwater. III. Evidence for adaptive change in sodium regulation // Journal of Comparative Physiology. 1990. V. 160. P. 85–92.
- Herkül K., Kotta J. New records of the amphipods *Chelicorophium curvispinum*, *Gammarus tigrinus*, *G. duebeni*, and *G. lacustris* in the Estonian coastal sea // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2007. V. 56. N 4. P. 290, 296.
- Josens G., Bij de Vaate A., Usseglio-Polatera P., Cammaerts R., Chérot F., Grisez F., Verboonen P., Vanden Bossche J-P. Native and exotic Amphipoda and other Peracarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna // Hydrobiologia. 2005. V. 542. P. 203–220.
- Kelleher B., Bergers P.J.M., van den Brink F.W.B., Giller P.S., van der Velde G., de Vaate A.B. Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine // Archiv für Hydrobiologie. 1998. V. 143. N. 3. P. 363–382.
- Kurashov A., Barbashova M.A. First record of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894 from Lake Ladoga, Russia // Aquatic Invasions. 2008. V. 3. N 2. P. 253–256.
- Lee C.E., Bell M.A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends in Ecology & Evolution. 1999. V. 14. N. 7. P. 284–288.
- Leppäkoski E. Shipping – the most important vector of aquatic alien species // In: Book of Abstracts of Fifth Environment Symposium of the Maj and Tor Nessling Foundation, 18–19 January 2007. Turku: Arken. 2007. P. 20.
- Leppäkoski E., Gollasch S., Gruszka P., Ojaveer H., Olenin S., Panov V. The Baltic – a sea of invaders // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. V. 59. P. 1175–1188.
- Martens A., Eggers T. O., Grabow K. Erste Funde von *Pontogammarus robustoides* (Sars) im Mittellandkanal (Crustacea: Amphipoda) // Lauterbornia. 1999. V. 35. P. 39–42.
- McCormick M., Fahnenstiel G. Recent climatic trends in nearshore water temperatures in the St. Lawrence Great Lakes // Limnol. and Oceanogr. 1999. V. 44. N. 3. P. 530–540.
- Olenin S., Leppäkoski E. Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of

- benthic habitats in coastal inlets and lagoons // *Hydrobiologia*. 1999. V. 393. P. 233, 243.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Helgoland Marine Research*. 2006. V. 2. P. 98–105.
- Panov V.E., Berezina N.A. Invasion history, biology and impacts of the Baikalian amphipod *Gmelinoides fasciatus* // In: *Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management* / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 96–103.
- Panov V.E., Bychenkov D.E., Berezina N.A., Maximov A.A. Alien species introductions in the eastern Gulf of Finland: current state and possible management options // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* 2003. V. 52. N. 3. P. 254–267.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Pfaffen B. G. P., Bij de Vaate A. Growth and production of *Corophium curvispinum* G.O. Sars, 1895 (Amphipoda), an invader in the Lower Rhine // In: *The biodiversity crisis and Crustacea* / Eds. J. C. von Vaupel Klein and F. R. Schram. Rotterdam, The Netherlands. 1998. P. 3–33.
- Specziar A., Tolg L., Biro P. Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton // *J. Fish Biology*. 1997. V. 51. N. 6. P. 1109–1124.
- Sures B., Streit B. Eel parasite diversity and intermediate host abundance in the River Rhine, Germany // *Parasitology*. 2001. V. 123. P. 185–191.
- Van der Velde G., Rajagopal S., van den Brink F. W. B., Kelleher B., Paffen B. G. P., Kempers A. J., Bij de Vaate A. Ecological impact of an exotic invasion in the River Rhine // In: *New concepts for sustainable management of river basins Nienhuis* / Eds. R. S. E. W. Leuven, A. M. J. Ragas. Leiden: Backhuys Publ., 1998. P. 159–169.
- Van Riel M.C., Van der Velde G., De Vaate A.B. *Pomphorhynchus* spec. (Acanthocephala) uses the invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) as intermediate host in the river Rhine // *Crustaceana*. 2003. V. 76. N. 2. P. 241–246.

FIRST FINDING OF PONTO-CASPIAN INVASIVE AMPHIPOD *CHELICOROPHIUM CURVISPINUM* (G.O. Sars, 1895) (AMPHIPODA, CRUSTACEA) IN LADOGA

© 2010 Kurashov E.A.¹, Barbashova M.A.¹, Panov V.E.²

¹ Institution of the Russian Academy of Sciences Institute for Limnology of the RAS, Saint-Petersburg, Russia; evgeny_kurashov@mail.ru

² Faculty for Geography and Geoecology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia; vpanov@mail.ru

The invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) (Amphipoda, Crustacea) was first recorded in Ladoga in the area of the Volkhov Bay in August 2009. The data on quantitative development of this species and two other species of alien invasive amphipods (Baikalian *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) and Ponto-Caspian *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894) in three different biotopes in littoral zone of the lake are presented. As a result of recent invasions of these invasive amphipod species, serious transformations of the littoral zone communities of this largest European lake are possible.

Key words: *Chelicorophium curvispinum*, *Gmelinoides fasciatus*, *Pontogammarus robustoides*, Lake Ladoga, biological invasions, abundance, biomass, naturalization.

*Нашим учителям –
В.В. Кучеруку и Н.В. Тупиковой – посвящается.*

СИНАНТРОПНЫЕ И АГРОФИЛЬНЫЕ ГРЫЗУНЫ КАК ЧУЖЕРОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

© 2010 Хляп Л.А., Варшавский А.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2010

Проанализировано таксономическое разнообразие синантропных и агрофильных грызунов России. Показано, что биологические особенности млекопитающих этих групп во многом сходны. Чужеродность синантропных и агрофильных грызунов охарактеризована по истории и путям инвазий, обширности зоны внедрения и воздействию на экосистемы. Показано, что синантропные и агрофильные грызуны входят в число опасных инвазийных чужеродных видов, но занимают разное место в системе чужеродных млекопитающих. Они отличаются от многих чужеродных видов, так как не оказывают существенного воздействия на природные экосистемы, однако наносят существенный вред человеку в населенных пунктах и агроценозах.

Агрофилия и синантропия грызунов на первых этапах развивалась в неразрывном процессе формирования агро-синантропных популяций. Рост городов и экстенсивная распашка привели к формированию независимых агрофильных и синантропных популяции грызунов. На территории России в наибольшей степени агрофильность и синантропность сочетает в себе домовая мышь. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным преобразованием природы человеком: градостроительством и распашкой. Глобальность этих процессов приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия.

Ключевые слова: инвазии, чужеродные виды, синантропные и агрофильные грызуны.

Введение

В обширной группе чужеродных видов значимое место занимают организмы, сопровождающие человека. Среди них особый интерес представляют виды, заселяющие экосистемы, в наибольшей степени преобразованные человеком: населенные пункты и пахотные земли. Оказалось, что существовать в таких условиях могут лишь немногие виды, в частности синантропные и агрофильные грызуны, внедрившиеся в свободные биотопы.

Основные задачи настоящего сообщения – показать место синантропных и агрофильных грызунов в общей системе чужеродных видов и сравнить их по признакам чужеродности.

1. Материал и вопросы терминологии

Исследование базируется на литературных источниках и собственных материалах, включая оригинальную ГИС «Население грызунов и пищух России и сопредельных территорий». Последняя создана А.А. Варшавским, Н.В. Тупиковой, Л.А. Хляп на основании авторского макета карты Н.В. Тупиковой [Тупикова, 1996; Тупикова и др., 1998; Turicova et al., 1998; Хляп и др., 2003a].

Многие термины, используемые в настоящей статье, широкоупотребимы, и возможно с этим связано многообразие их трактовок. Мы придерживаемся следующих позиций. Понятия синантропные и агрофильные животные

указывают, в первую очередь, на биотопические предпочтения. Синантропы – это обитатели населенных пунктов, агрофилы – обитатели полей [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001]. Грызуны не достигают наивысшей степени синантропии (облигатной), но среди них встречаются представители следующей достаточно высокой ступени синантропизации – настоящие синантропы [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988; Кучерук, Карасева, 1992]. В иностранной литературе для описания животных, сопутствующих человеку, нередко употребляют термин «комменсал» (commensal).

Понятия чужеродные и инвазийные виды исконно зародились за рубежом в природоохранной области и тесно связаны с развитием программы «Биоразнообразие» и проблемой биологических инвазий. Мы трактовали эти понятия так, как предложено в глобальной стратегии по инвазийным чужеродным видам [A Global Strategy..., 2001]. Наш опыт работы подсказывает, что русское звучание этих терминов далеко не однозначно воспринимается отечественными учеными. Однако мы считаем, что в настоящее время важнее соблюдение однообразия терминологии в мировом сообществе (однозначность перевода с одного языка на другой и обратно). Принимая «чужеродный вид» как широкое понятие и пользуясь этим термином, мы глубоко уверены, что чужеродность всегда проявляется на популяционном уровне (у любого вида есть часть ареала, где он – местный). Чужеродность всегда региональна (вид чужероден лишь в некоторых регионах). Одним из ярких признаков чужеродности мы считаем расширение ареала: как за счет смещения границ, так и при появлении животных в тех частях ареала, где ранее представители этого вида не встречались (уплотнение кружева ареала). К кругу явлений, описываемых в понятиях чужеродности, мы вслед за

Ю.Ю. Дгебуадзе [2000] также относим проникновение организмов на территории их длительного (столетия) отсутствия. Некоторые из инвазийных видов, вселившись в какой-нибудь регион, становятся там настолько обычными, что кажется странным называть их «чужеродными». Именно к таким относятся синантропные и агрофильные грызуны.

Определения терминов приведены нами во введении к Базе данных по чужеродным млекопитающим [Бобров и др., 2010]. Систематика дана по И.Я. Павлинову [2006]; русские названия по И.Я. Павлинову и др. [2002].

2. Результаты и их обсуждение

2.1. Видовое разнообразие синантропных и агрофильных грызунов России

Перечни видов, которые могут обитать в населенных пунктах и на пахотных землях России, относительно велики. В населенных пунктах СССР обитали грызуны, относящиеся к 71 виду, что составляет 40% списка родентофауны этой территории [Хляп и др., 2000]. При этом урбаноценозы резко отличаются от природных экосистем по доминирующим в них видам. Здесь среди грызунов явно преобладают настоящие синантропы, которые в застроенных частях могут оставаться единственной группой млекопитающих, способной выдержать столь мощную антропогенную нагрузку. На большей части территории России и прилежащих государств это всего лишь 2 вида: домовая мышь (*Mus musculus*) и серая крыса (*Rattus norvegicus*), реже – к ним добавляется черная крыса (*Rattus rattus*) (рис. 1).

Вне построек в населенных пунктах, расположенных в мало и умеренно освоенных регионах тундр и тайги, обычно преобладают те же виды, что и в зональных биотопах. В тундре и некоторых регионах Сибири к ним могут присоединяться полевки экономка (*Microtus oeconomus*) и/или узкочерепная (*M. gregalis*).

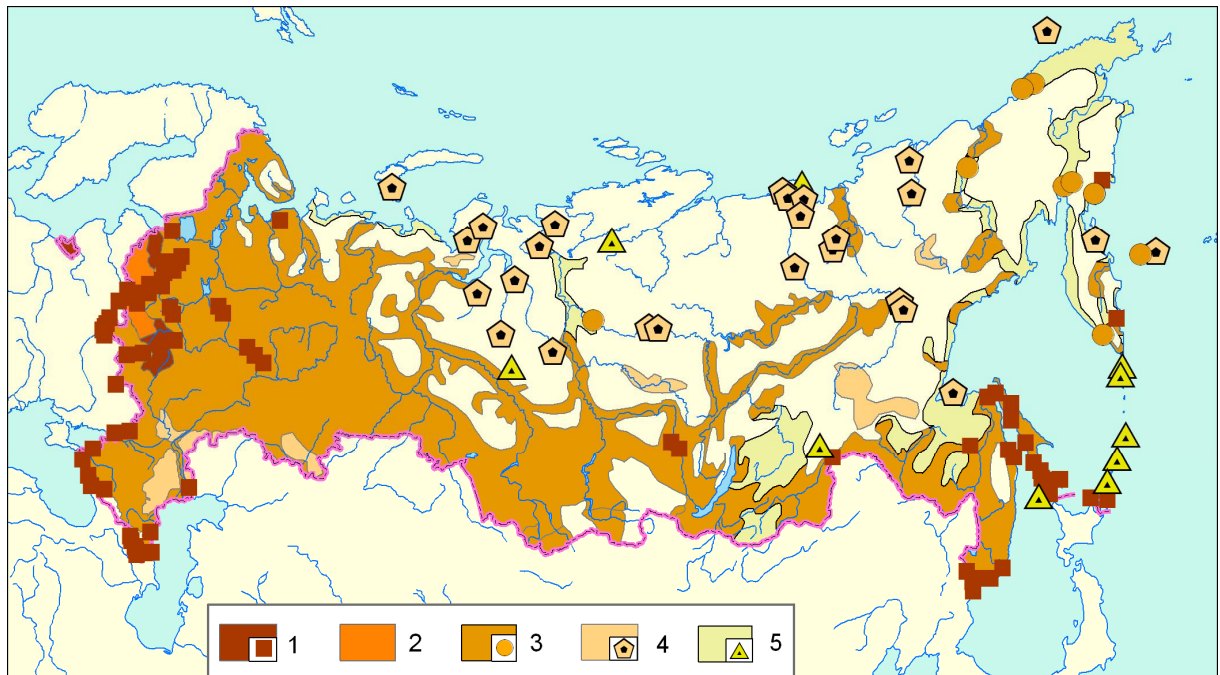


Рис. 1. Размещение домовых мышей, серой и черной крыс в различных регионах России на 90-е гг. XX в. [по: Кучерук, 1990; 1991; 1994; 1994а, с изменениями].

1 – обитают все 3 вида, 2 – обитают черная крыса и домовая мышь, 3 – обитают серая крыса и домовая мышь, 4 – только домовая мышь, 5 – только серая крыса.

В городах и поселках средней полосы России вне построек господствует полевая мышь (*Apodemus agrarius*) вместе с восточноевропейской – *M. levis* (реже обыкновенной – *M. arvalis*) полевкой, а в людных районах Дальнего Востока – с большой (дальневосточной) полевкой (*M. fortis*). В окружающих их плакорных природных биотопах эти виды не доминируют [Хляп и др., 2003].

Таким образом, к широкораспространенным в России синантропным грызунам относятся серая крыса, домовая и полевая мыши, восточноевропейская и обыкновенная полевки.

Население грызунов полей России не менее разнообразно. Насчитывается 20 видов грызунов, доминирующих в полях того или иного региона России. Однако на большей их части преобладают 4 вида: домовая и полевая мыши, восточноевропейская и обыкновенная полевки [Тупикова и др., 2000].

Мы видим, что широкораспространенные в России синантропные и агрофильные грызуны представлены практически одними и теми же видами. Это связано с тем, что синантропия и

агрофилия на первых этапах своего становления были неразрывно связаны, о чем подробнее будет сказано ниже. Кроме того, в рамках одного и того же вида существуют как синантропные, так и агрофильные популяции, то есть синантропия и агрофилия проявляются на популяционном уровне.

Например, современное существование серых крыс на территории России обеспечивается, прежде всего, их синантропными популяциями. Агрофильные популяции этого вида типичны для рисовых полей, но их площадь в России невелика.

Обыкновенная и, особенно, восточноевропейская полевки обычны в населенных пунктах средней полосы России, но в среднем их численность там невысока [Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999; Тихонова и др., 2006, 2006а]. В полях эти полевки весьма обычны и нередко многочисленны [Обыкновенная полевка ..., 1994; Тупикова, 2000], то есть агрофильные популяции для этих видов более характерны. Это применимо и к полевой мыши.

В наибольшей степени синантропность и агрофильность сочетает в себе домовая мышь. В размещении ее синантропных и агрофильных популяций прослеживается географическая закономерность (рис. 2), которая впервые была описана Н.В. Тупиковой [1947]. При этом в 3 из 4 выделенных Н.В. Тупиковой эколого-географических подразделений ареала домовая мышь весьма значительно обитание зверьков в полях. Поля, на которых домовая мышь доминирует среди грызунов (рис. 2, обозначение 4), лежат преимущественно в поясе, который был определен в 1947 г. Н.В. Тупиковой как «зона доминирования при массовых размножениях грызунов». Здесь (на

примере Ростовской обл.) в середине XX в. с июля по февраль попадаемость грызунов в скирдах (то есть на полях) превышала таковую в постройках и открытых местообитаниях, при этом в годы массового размножения в западных районах области осеннюю численность мышей оценивали сотнями и тысячами особей на 1 га [Мионов и др., 1965]. Несмотря на возможное снижение уровня численности домовых мышей на полях, связанное с изменениями системы хозяйствования и особенностей уборки урожая, произошедшими в конце XX в., агрофильные популяции, на наш взгляд, продолжают играть важную роль в существовании домовых мышей.

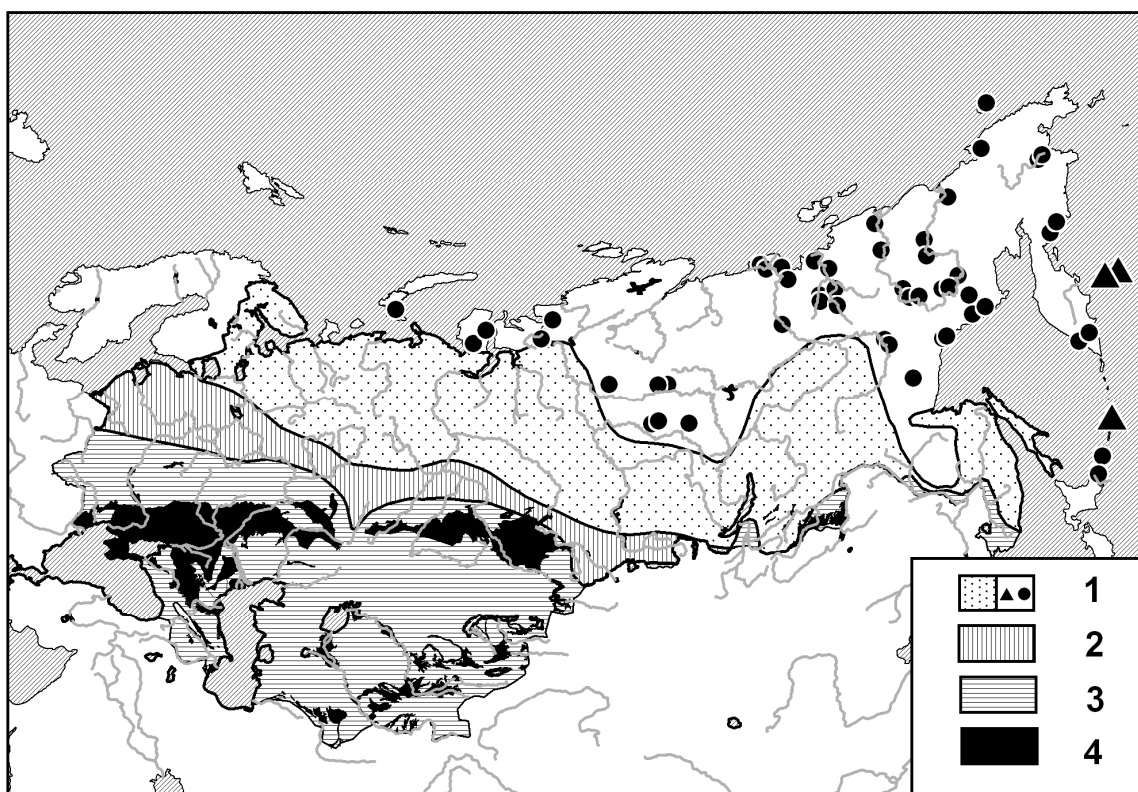


Рис. 2. Районирование ареала домовая мыши по синантропности и агрофильности ее популяций, а также по давности внедрения [по: Тупикова, 1947; Кулик, 1979; Кучерук, 1994; Неронов и др., 2001 с изменениями]:

1 – только синантропные популяции; 2 – синантропные популяции круглогодично, агрофильные и экзоантропные – только летом; 3 – синантропные, агрофильные и экзоантропные популяции круглогодично; 4 – как и 3, но преобладают агрофильные популяции.

Давность внедрения: все штриховки и треугольные значки – ареал на 1-ю половину XX в.; черные кружки – домовые мыши обнаружены во 2-й половине XX в.

2.2. Биологические особенности синантропных и агрофильных грызунов

Биологические особенности синантропных грызунов, позволяющие им соседствовать с человеком, были впервые сформулированы Н.В. Тупиковой [1947] применительно к домовая мышь. В дальнейшем эту тему развивали и другие зоологи на примере отдельных или нескольких видов [Соколов, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996; Карасева и др., 1999; Котенкова, 2000; Бобров и др., 2008; и др.]. Агрофилам уделяли меньше внимания [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Мы сравнили 2 группы грызунов – синантропов и агрофилов – по особенностям биологии, благодаря которым эти грызуны заселяют населенные пункты или поля, благоденствуя в таких малоблагоприятных для других млекопитающих условиях.

И синантропы, и агрофилы

– легко проникают на новые для них территории и быстро их осваивают;

– способны скапливаться и жить скученно в ограниченном пространстве;

– способны быстро наращивать свою численность, достигая сверхвысоких показателей: синантропы в населенных пунктах, а агрофилы – на полях;

– способны обитать в сильно фрагментированном пространстве: синантропы – в разделенных улицами домах или в пригодных для обитания фрагментах незастроенной территории, а агрофилы – в стациях переживания после практически одномоментного исчезновения корма, убежищ, укрытий в результате пахоты, жатвы или других сельскохозяйственных работ;

– всеядны, но могут переходить на монокорма, в том числе питание только зерном, что особенно важно для агрофильных грызунов, заселяющих посевы зерновых;

– предпочитают высококалорийные корма, что позволяет зверькам быстро насыщаться, при этом продолжи-

тельность активности сокращается, а сна – увеличивается.

Синантропные грызуны обладают уникальным набором эколого-эволюционных адаптаций, благодаря которым эти животные способны существовать в непосредственной близости с человеком. Они свободно перемещаются с транспортом, что позволило настоящим синантропам широко расселиться, в том числе преодолеть океанические пространства. Крысы могут долго голодать.

Как мы видим, многие черты биологии синантропных и агрофильных грызунов схожи.

Заселение антропогенных биотопов и обитание в них сопряжено со способностями животных к экспансиям. Не случайно яркие представители синантропов – черная крыса и домовая мышь – включены в перечень 100 наиболее опасных инвазивных чужеродных видов [100 of the world's..., 2000]. Если бы при составлении перечня не было бы принципа: не упоминать несколько видов, принадлежащих к одному и тому же роду, – то, несомненно, в список вошла бы и серая крыса.

Многие другие опасные чужеродные виды по особенностям биологии близки к синантропным и агрофильным грызунам. Для сравнения приведем атрибуты успешных инвайдеров из обобщающей публикации на эту тему [Ehrlich, 1989]:

– большая площадь ареала, обилие в первичном ареале;

– бродяжничество;

– широкая диета;

– короткий генеративный цикл;

– способность чередования (shift) r- и k- стратегий;

– большая генетическая вариабильность;

– способность к образованию групп;

– самки способны занимать новые территории в одиночку;

– инвайдеры крупнее большинства близких видов;

– сопутствуют (associated) человеку;

– способны функционировать в широком диапазоне условий среды.

2.3. Чужеродность синантропных и агрофильных грызунов

Характер экспансии отдельных видов синантропных и агрофильных грызунов описан нами ранее [Бобров и др., 2008, Хляп и др., 2008]. Кратко синантропных грызунов можно охарактеризовать как случайных интродуцентов, космополитов по области распространения, археоинвайдеров, наносящих вред человеку, преимущественно в населенных пунктах (табл. 1). Инвазии агрофильных грызунов происходят

преимущественно в результате саморасселения по пахотным землям, в результате чего они начинают заселять соседние ландшафтные зоны. По давности заселения агрофилы – археоинвайдеры, вредят преимущественно на посевах. Анализируя далее параметры чужеродности, мы касаемся, прежде всего, тех синантропных и агрофильных видов, которые чужеродны во многих регионах России (см. раздел 2.1.).

Таблица 1. Сходство и различия синантропных и агрофильных грызунов по некоторым параметрам чужеродности

| <i>Параметры чужеродности</i> | <i>Синантропные грызуны</i> | <i>Агрофильные грызуны</i> |
|-------------------------------|---|---|
| Путь внедрения | Случайная интродукция, реже – саморасселение | Саморасселение, дополнительно случайная интродукция |
| Обширность зоны внедрения | Космополиты. Расширение ареала ограничивается закономерностями расселения людей | Уплотнение кружева ареала и выход в соседние ландшафтные зоны. Расширение ареала по пахотным землям ограничено природными факторами |
| Давность внедрения | Археоинвайдеры. Домовая мышь и черная крыса – до н.э., серая крыса в Европейскую часть – с XVII в. | Археоинвайдеры. Достигли современных границ ареала к концу XIX в. |
| Воздействие на экосистемы | Наибольшее в населенных пунктах | Наибольшее в агроценозах |

По путям внедрения в наземные экосистемы мы различаем 4 группы животных: преднамеренно интродуцированные, реинтродуцированные, самостоятельно расширившие свой ареал (саморасселившиеся) и случайно интродуцированные. Из млекопитающих России к ним соответственно относятся 20, 14, 42 и 11 видов [Хляп и др., 2008].

Синантропные грызуны распространились по миру, главным образом, путем случайной интродукции, попадая в населенные пункты вместе и вслед за человеком. Целостность их ареала, прежде всего, определяется транспортными связями и грузопотоками. В прошлом для расселения большое

значение имели гужевой и водный транспорт. Мореплавание было ведущим для преодоления океанических преград. В современном мире возрастает роль автомобильного и воздушного транспорта. Закрепившись в одних населенных пунктах, крысы и мыши могут вторично выселяться в рекреационные зоны [Жигарев, 2004] и по благоприятным биотопам самостоятельно проникать в другие поселения человека. Однако это случается реже, чем случайный завоз. В некоторых регионах, особенно зимой, саморасселение синантропных грызунов вообще невозможно.

Для агрофильных грызунов, наоборот, наиболее значимо самостоятельное заселение полей. Завоз с сельскохозяйственной продукцией известен [Карасева и др., 1999], но его роль не существенна. Необходимо также отметить, что за счет самостоятельных перемещений может поддерживаться взаимосвязь между агрофильными и синантропными популяциями. Наиболее ярко это проявляется у домовых мышей, которым свойственны неоднократно описанные сезонные миграции: весной – из помещений в поля, и осенью – обратно. В одном из выделенных Н.В. Тупиковой [1947] эколого-географических поясов ареала домовой мыши, располагающемся в умеренных широтах (рис. 2, обозначение 2), домовые мыши выселяются в поля только на лето, то есть существование агрофильных популяций без наличия синантропных практически невозможно.

Рассмотрим еще одну характеристику чужеродных видов, отражающую способность вида к экспансии – обширность зоны внедрения. И синантропные, и агрофильные грызуны входят на территории России в число 25% чужеродных видов млекопитающих с обширной зоной внедрения [Хляп и др., 2008]. У настоящих синантропов эта зона в несколько раз превосходит их первичный ареал. Они – космополиты. Их распространение ограничивается, в первую очередь, особенностями размещения людей [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988]. Во многих регионах кружево ареала настоящих синантропов определяется густотой размещения населенных пунктов. Границы ареалов грызунов-агрофилов изменились не столь разительно. Они вышли в соседние зоны, проникнув по полям на месте сведенных лесов на север и орошаемым пахотным землям – на юг. Более ярко экспансия агрофилов проявляется в их перераспределении внутри ареала. Обитая в доагрикультурное время во второстепенных по площади биотопах, они стали во второй половине XX в. обитателями почти сплошь распаханых

земель, где могут достигать высокого уровня плотности. В результате экстенсивной распашки, достигшей максимума на территории России во второй половине XX в., агрофилы стали доминирующими видами на значительных площадях, и их численность возросла в сотни и тысячи раз [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001]. В своем распространении агрофилы существенно зависят от природных факторов. Например, полевки надвида *Microtus arvalis* (далее – «обыкновенные полевки») доминируют в населении грызунов северной части полей, а теплолюбивые домовые мыши – в южной [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

По давности внедрения как синантропных, так и агрофильных грызунов можно отнести к археоинвайдерам. Хотя их расселение наблюдается в отдельных регионах в наши дни, началось оно веками раньше и во многих регионах имело характер нашествий. Инвазии других чужеродных видов млекопитающих происходили позднее: в XIX–XX вв.

В таблице 2 мы отразили крупные этапы расселения на территории России серой крысы, домовой мыши и «обыкновенных полевок». Наиболее полно расселение домовой мыши, серой и черной крыс (последняя в таблицу не включена) было описано В.В. Кучеруком [1990; 1991; 1994; 1994a]. Здесь отметим лишь основные моменты.

Древняя история экспансий этих видов грызунов требует глубоких специальных исследований. С имеющимися на сегодня фактами согласуется следующий сценарий. Каждый вид имел свою историю расселения. Древнейшая находка мышей рода *Mus* на территории России (Нижнее Поволжье) датируется второй половиной среднего плейстоцена (хазарский ф.к.) [Тесаков, Кириллова, 2007], но синантропные мыши *Mus musculus* заселяли Европу вместе с человеком в позднем плейстоцене [Klein et al., 1987; Лавренченко, 1994; Bonhomme et al.,

1994]. Не исключено, что в эти доисторические времена они могли проникать до северных широт, где обнаруживают стоянки древних охотников и собирателей [Верпоорте, 2008], однако масштабы этих вселений не могли быть значительны. Устойчивые популяции домовых мышей и черных крыс, очевидно, связаны с древними государствами, которые до нашей эры на территории современной России

размещались на северном Кавказе, а также в устье Дона с прилегающим побережьем Азовского моря. На остальной территории обитали кочевники: со скотоводческими племенами в лесных регионах и скотоводческо-земледельческими – в степных. Занимались земледелием и древние племена, населявшие юг Дальнего Востока [Российский Дальний Восток ..., 2005].

Таблица 2. История расселения некоторых синантропных и агрофильных грызунов на территории России

| Период | Историческая характеристика | Серая крыса | Домовая мышь | Полевки надвиды <i>Microtus arvalis</i> |
|-------------------------------|--|---|--|--|
| до н.э. | Древние государства | Приморье, Приамурье, Забайкалье, в Европе и на большей части Сибири отсутствует | Агро-синантропные популяции в древних государствах и поселениях земледельческих племен | Обитают во второстепенных местообитаниях в зоне широколиственных лесов (включая лесостепь) |
| VIII – XII вв. | Становление Киевской Руси, путь из «варяг в греки», позже – до верхней Оки | | Развезена по рекам бассейнов Черного, Балтийского, Белого и Каспийского морей. | Становление агро-синантропных популяций |
| XIII – XV вв. | Золотая Орда | | Поток в Нижнее Поволжье | Вспышки численности |
| XV в.– начало XVII в. | Освоение Сибири (военно-земледельческая Русь) | Проникновение в Западную Европу (в Европейской части России появилась только в конце периода) | Расселение вверх по Волге и Уралу, в бассейн Печоры, на север Западной Сибири, по Оби и Иртышу | Рост роли агро-синантропных популяций |
| конец XVII в. – начало XIX в. | Земледельчески освоен Центр Нечерноземья | Под Астраханью – 1727 г., со второй половины XVIII в. вытесняет черную крысу | Юг Вост. Сибири. 1843 г. – не севернее Туруханска, с запада доходит до юга Приморья | Доминируют на полях Центра Нечерноземья |
| конец XIX в. | В лесостепи агроценозы почти полностью сменили естественные ландшафты | 1896–1897 гг. смыкание западной и восточной ветвей ареала | Командоры (1850), в Якутске – 1855 г. | Достигла современных границ ареала, вспышки численности |
| начало XX в. | Довоенный период Советской власти. Коллективизация | Расширение ареала на С и Ю, уплотнение кружева ареала | 1927–1928 гг. – в Туруханске обычна, проникла до устья Енисея | Уплотнение кружева ареала в таежной и степной зонах |
| конец XX в. | Развитие промышленности, экстенсивная распашка земель | Расширение ареала на С-В и юг России, уплотнение кружева ареала | С и С-В Сибири | Доминирует в полях, заменивших во многих регионах естественные угодья |

Домовая мышь, не требовательная к обилию корма и воды, вполне могла обосновываться в поселениях племен, занимающихся земледелием. Их относительная разобщенность, по-видимому, привела к формированию нескольких генетических форм домовых мышей, для которых предполагается независимое становление синантропного образа жизни [Лавренченко, 1994]. Исследования систематики домовых мышей с применением различных методов генетического анализа [Якименко и др., 2003], показали, что на территории России обитает не менее 3-х групп подвидов домовых мышей, которые в древности могли быть географически относительно изолированы. Среди них *M. m. musculus* на западе Причерноморья, *M. m. wagneri* в северном Прикаспии и *M. m. castaneus* на юге Приморья.

Черную крысу в древние времена завозили на речных судах вверх по Дону и Днепру. Серая крыса, точнее ее экзoантропная форма – корачо (*R. norvegicus coraco*), обитала в то время на востоке страны (Приморье, Приамурье и Забайкалье).

Долгое время синантропия и агрофилия, на наш взгляд, развивались в неразрывном единстве. В ранние исторические периоды во многих регионах России преобладали агро-синантропные популяции. Домовые мыши, например, успешно существовали в домах, выходя в окружающие их поля. Некоторые оставались зимовать в полях, скапливаясь в оставленной соломе с остатками зерна (позднее в снопах и скирдах), а некоторые – с собранным зерном переживали неблагоприятный холодный период в постройках человека. Размеры полей и их удаленность от жилищ были небольшими и сопоставимыми с дальностью перемещений мышей. По данным мечения, максимальные из зарегистрированных переходов домовых мышей составляют 2.2 км, длина суточного пробега: 0.5–2 км [Никитина, 1980]. Возможно, некоторые особи

регулярно перемещались из жилищ в поля и обратно. Многие последующие годы развития земледелия в России мелкоукладность сельского хозяйства не противоречила существованию агро-синантропных популяций домовых мышей. Однако с экономическим развитием происходили следующие процессы: росли площади посевов зерновых; распахивали земли, удаленные от поселений человека; увеличивались размеры сельских населенных пунктов; возникали и развивались города; уменьшались и сходили на нет сельскохозяйственные угодья в черте города. Все это ко второй половине XX в. привело к самостоятельному существованию агрофильных и синантропных популяций. Размерность многих населенных пунктов и полей в настоящее время такова, что мыши порой не способны сами переселиться даже из одного конца города (поля) в другой. Взаимосвязь между синантропными и агрофильными популяциями сейчас может в небольших масштабах поддерживаться в сельской местности, а чаще обеспечивается за счет транспортных связей человека.

Сказанное касается и других широко распространенных синантропных и агрофильных грызунов: «обыкновенных полевков» и полевых мышей. Однако особенности их экологии не позволяют им длительно существовать в постройках, и на территории населенных пунктов эти грызуны существуют как экологически ограниченные (внепостроечные) синантропы [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988]. Кроме того, полевые мыши и «обыкновенные полевки» мезофильнее, чем домовые мыши. Возникновение агро-синантропных популяций этих широколиственно-лесных грызунов [Кулик, 1974], очевидно, происходило позднее, чем у домовых мышей, так как стало возможным после распространения земледельческой культуры к северу от степной зоны.

Со становлением Киевской Руси (VIII–IX вв.) черные крысы расселяются

из Крымско-Кавказской исходной части ареала до Балтийского моря по торговому пути «из варяг в греки», а в X–XII вв. по существовавшему в те времена транспортному пути из Дона в бассейн верхней Оки [Кучерук, 1991]. Большую роль для расселения черных крыс и домовых мышей в этот период играл сбор дани (полюдь). С собираемым зерном домовая мышь была развезена по рекам бассейнов Черного, Балтийского, Белого и Каспийского морей.

Существенные изменения [Кучерук, 1994] происходят в период зависимости Руси от Золотой орды (XIII–XV вв.): земледелие в степной части приходит в упадок, и основной поток зерна, а вместе с ним и завоз домовых мышей, пошел из русских княжеств на юго-восток в Нижнее Поволжье. По-видимому, этот период важен для развития агрофилии «обыкновенных полевков», и не случайно первые упоминания в летописях об огромном вреде, причиненном «мышами» на полях России, касаются 1309 и 1479 гг. [Формозов, 1937, цит. по: Башенина, 1962]. Высокая численность черных крыс в этот период была одной из причин пандемии чумы середины XIV в., протекавшей в основном на территории Западной Европы. В начале 1350-х гг. чума проникает на Русь со стороны Балтики, а в 1364 г. с низовьев Волги на север, охватив Москву и Тверь [Николаев, 1968]. В 1346–1350 гг. от чумы, эпизоотии которых развивались среди черных крыс, погибла 1/3 населения людей [McNeill, 1976].

Следующий период связан с эпохой географических открытий. В начале XV в. восстанавливается связь между популяциями домовых мышей Черного и Балтийского морей. Строительство Чердынского тракта (XV в.) обеспечило широкое расселение домовой мыши в бассейн Печоры и ее проникновение на север Западной Сибири. С завоеваниями земель при Иване Грозном (середина XVI в.) стал возможен широкомасштабный завоз южных форм домовых мышей вверх по Волге и Уралу. В бассейнах Оби и Иртыша домовая

мышь могла поселиться вслед за освоением этой территории русскими (1582–1593 гг.) и завозиться с продуктами из пермских земель. В XVII в. домовая мышь интенсивно распространяется в русские поселения Восточной Сибири (Кузнецк, Якутск, Вилюйск, Охотск, Нерчинск, Иркутск и др.). На полях, вплоть до Великого Устюга, успешно возделывается хлеб, выращивается лен, конопля, что сказывалось и на росте роли агро-синантропных популяций домовых мышей и «обыкновенных полевков». Черная крыса еще многочисленна. Эпидемии чумы на западе России (Псков и в некоторые годы Смоленск, Новгород, Тверь, Торжок, Дмитров, Владимир) регистрировали в начале и в середине XV в. В течение XVII столетия на неблагоприятные по чуме годы приходится 11 лет [Козлов, Султанов, 1993]. Эпидемия чумы 1601–1603 гг. охватила Новгород, Псков, Ржев и Москву и только в столице унесла более 127000 человек [Николаев, 1968]. Описываемый период знаменуется завозом на кораблях серой крысы, которая появляется на рубеже XV–XVI вв. в портовых городах Западной Европы и с потоками грузов проникает вглубь материка. С XVII в. наблюдается рост относительного обилия ее костей среди «кухонных остатков» человеческих поселений на территории б. СССР [Каталог..., 1981]. В Астрахани, по свидетельству П. Палласа (1811), нашествие крыс наблюдали в 1727 г.

С середины XVII в. начинается победное шествие серой крысы, которая вытесняет черную, становясь вместе с домовой мышью доминирующим видом в большинстве населенных пунктов России. Домовая мышь проникает на юг Восточной Сибири и доходит с запада до юга Приморья, куда издавна со стороны Китая могли проникать другие формы домовых мышей. Агрофильные грызуны, прежде всего «обыкновенные полевки», в период земледельческого освоения центрального ядра Нечерноземья (XVII–XVIII вв.) заселяют поля и становятся

широкораспространенными и массовыми видами этого региона.

Со второй половины XIX в. естественные ландшафты в лесостепях почти полностью были заменены агроценозами [Бережной и др., 2000]. В 1883 г. (документирован статистическими данными, проанализированными В.М. Обуховым [по: Ракитников, 1970]) посевы зерновых размещались в пределах почти всего современного ареала «обыкновенной полевки». В последующие 20 лет (к 1912 г.) площадь пахотных земель мало менялась в «центральном ядре» России, но росла в окружающих его регионах, в наибольшей степени (>140%) на севере: в Вологодской губернии, – и на юге: в степной зоне [Ракитников, 1970]. В начале 1890-х гг. во многих регионах России наблюдали массовые размножения «обыкновенных полевков» [Башенина, 1962]. Домовая мышь по мере освоения Сибири заселяет все большее число населенных пунктов и в 1855 г. дошла до Якутска; в 1870 г. завезена из Америки на о. Беринга. Важен этот период и для серой крысы: в Западной Сибири после завершения строительства Сибирской железной дороги (1896–1897 гг.) произошло смыкание западной (из Европы) и восточной ветвей расселения этого грызуна [Кашенко, 1912, цит. по Кузякин, 1951].

В XX в. инвазии агрофильных и синантропных грызунов продолжались. Даже черная крыса, ареал которой в Европейской части России неуклонно сокращался, в первой половине этого века появляется в Азиатской части России: на побережье Олиторского залива, в Николаевске-на-Амуре, на Южном Сахалине, а во второй половине – в Липецкой, Воронежской и Иркутской областях, пос. Ерофей Павлович (Амурская обл.), г. Уссурийск (Приморский край). Серая крыса расселяется в южных и северо-восточных частях России. Наблюдается также уплотнение кружева ее ареала. Например, в Поволжье и Предкавказье серая крыса в начале XX в. была известна из лежащих в

пределах степной зоны западной и юго-западной частей Ростовской и Волгоградской областей, северо-восточной части Краснодарского и северо-западных районов Ставропольского краев. Интенсивное расселение пасюка произошло в 1940–1980 гг. С запада Ростовской области граница ареала серой крысы сместилась на восток с 1936 по 1958 г. на 60 км, а к 1970 г. продвинулась еще восточнее (до 60–100 км) вплоть до окраины сухих степей, а отдельными пятнами и в полупустынные районы Прикаспия [Шилов и др., 1983; Варшавский и др., 1986; 1987]. По данным Коми республиканской СЭС в 1981 г. пасюк отсутствовал в 49% населенных пунктов Прилузского района, а в 1986 г. им уже был заселен практически весь район [Петров, 1994]. Продолжается расширение ареала серой крысы и на прилегающих к России территориях: в Казахстане [Бурделов и др., 1999; Ержанов и др., 2001] и Туркменистане [Улитин, Новиков, 2000]. Начиная с 2001 г. серая крыса проникла в Душанбе и расселилась по всей равнинной зоне Центрального и Юго-Западного Таджикистана, вытеснив местную туркестанскую крысу из городов [Саидов, 2010].

Домовая мышь в XX в. продолжает продвигаться на север и восток страны: в 1927–1928 гг. она стала обычна в Туруханске и обнаружена в устье Енисея. Интенсивное расселение домовой мыши по территории Дальнего Востока пришлось на XX в. В Петропавловске-Камчатском домовых мышей ловили в 1956 и 1957 гг. На рисунке 2 можно увидеть населенные пункты, где домовая мышь появилась во второй половине XX в. Подвижки ареалов агрофилов, судя по всему, в этот период были незначительны, но наблюдалось дальнейшее уплотнение кружева ареала (преимущественно в периферических частях). Во второй половине XX в., характеризующейся максимальными размерами посевных площадей и ростом городов, на наш взгляд, произошел переход

к независимому существованию агрофильных и синантропных популяций грызунов.

Многие стороны истории экспансий агрофильных и синантропных грызунов еще не исследованы. Среди вопросов, связанных с расселением домовых мышей, остается не до конца понятной история формирования и пути расселения различных исходных форм, в частности: что мешало проникновению на большую часть России западной формы домовой мыши (*M. m. domesticus*)? В наши дни она все чаще завозится на территорию России: до Москвы на западе страны и от Приморья до Иркутска – на востоке; до 2000 г. мышей этой формы на Дальнем Востоке России не отмечали [Yonekawa et al., 2003]. Л.В. Якименко с соавторами [2003] указывают на колоссальную роль гибридизации в формировании современного облика домовых мышей Северной Евразии, при этом продолжается освоение новых территорий не только родительскими формами, но и гибридами. Можно констатировать, что текущий период расселения крыс и домовых мышей (от распада СССР до наших дней), сопровождающийся сменой хозяйствования и ростом транспортных связей, изучен крайне слабо.

Наконец, еще одна важная характеристика чужеродных видов – их влияние на экосистемы, в которые они внедрились. Мы уже касались этого вопроса в предыдущей публикации [Хляп и др., 2008] и здесь приводим лишь основные выводы. Вред, причиняемый синантропными и агрофильными грызунами, очень велик. Он практически повсеместен, что связано с огромными пространствами, занятыми пахотными землями и густой сетью населенных пунктов, особенно в Европейской части России. По уровню причиняемого вреда и синантропные, и агрофильные грызуны, вне всякого сомнения, входят в число опасных чужеродных видов, то есть, следуя общепринятой терминологии, в число инвазивных видов. Не случайно, во многих странах, в том числе в России,

существуют специальные службы, занимающиеся ограничением численности грызунов в населенных пунктах и сельскохозяйственных угодьях.

В то же время наносится этот вред, прежде всего, человеку и домашним животным. Из естественных экосистем воздействию агрофильных и синантропных популяций грызунов могут подвергаться лишь участки, вкрапленные в агро- или урбаноценозы или граничащие с ними. В ряде случаев ущерб могут причинять экзоантропные популяции видов грызунов, которым свойственна агрофилия или синантропия, но на большей части России численность экзоантропных популяций этих видов невысока. Роль экзоантропных популяций может возрастать в местах, благоприятных для обитания крыс и мышей. Например, для серых крыс к таким местам относятся бамбучники Сахалина [Сурков, 1986]. Таким образом, и агрофилы, и синантропы – особые группы чужеродных видов, как правило, не оказывающие существенного воздействия на природные экосистемы.

Необходимо отметить еще одну сторону проблемы изменения биоразнообразия в результате инвазий агрофильных и синантропных грызунов. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным преобразованием природы человеком: градостроительство и распашка. Глобальность и обширность этих процессов, сопровождающихся заселением полей агрофильными, а населенных пунктов синантропными грызунами, приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия и сокращению общего биоразнообразия [Неронов и др., 2001]. В этом случае агрофильные и синантропные грызуны лишь отражают, проявляют и усиливают те стороны антропогенной трансформации, в результате которых естественные экосистемы сменяются антропогенными, а коренные зональные сообщества грызунов сменяются сообществами с

доминированием небольшого количества видов, сопутствующих человеку.

Биогеографические последствия инвазий синантропных и агрофильных грызунов проявляются на разных уровнях (локальном, региональном и глобальном) и в целом сходны с тем спектром, который А.А. Тишков с соавторами [1995] ярко продемонстрировал на примере непреднамеренно интродуцированных видов растений и насекомых. Среди них:

- освоение синантропными и агрофильными видами новых антропогенных биотопов, ставших для них более благоприятными, чем первичные;

- унификация фауны из-за малого количества видов, внедряющихся на огромные пространства полей или в растущие и сгущающиеся населенные пункты;

- расширение границ ареалов синантропных и агрофильных грызунов по мере освоения новых пространств;

- перемешивание биот в результате замены коренных зональных сообществ грызунов производными сообществами с обедненным видовым составом.

В заключении этого раздела мы приводим схему формирования синантропных и агрофильных популяций и путей их интродукции – как результат двойной деятельности человека (рис. 3). Одна сторона этой деятельности – преобразование среды, в рассматриваемом случае коренная трансформация природных экосистем в результате градостроительства и распашки. Другая сторона – перенос организмов, в ситуации с синантропными грызунами это случайный завоз грызунов. Всесветное распространение человека привело к широкому распространению синантропных и агро-синантропных популяций грызунов. В современный период города и пахотные земли достигли размеров, превышающих возможности их преодоления при повседневных перемещениях грызунов, а порой и при миграционных. Синантропные и агрофильные популяции стали относительно независимыми, а

наблюдающаяся во многих регионах густая сеть населенных пунктов и преобладание агроландшафтов над естественными привели к качественным изменениям значения синантропов и агрофилов. Например, в районах сплошной распашки на смену коренным сообществам грызунов пришли производные сообщества с преобладанием грызунов-агрофилов [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Деятельности человека показана двойной обводкой рамок и направляющих линий. Основные пути интродукции показаны сплошными направляющими линиями, дополнительные – пунктирной. Существовавшая ранее и уменьшившаяся в наши дни связь агрофильных и синантропных популяций – точками.

Основные выводы

1. Синантропные и агрофильные грызуны входят в число опасных инвазийных чужеродных видов.

2. Синантропы и агрофилы занимают разное место в системе чужеродных млекопитающих. Синантропы – случайные интродуценты, имеющие всесветное распространение, ограниченное преимущественно закономерностями расселения людей; наибольший ущерб приносят в населенных пунктах. Инвазии агрофилов обусловлены их саморасселением по пахотным землям и ограничены природными факторами; наибольший ущерб приносят агроценозам.

3. Синантропы и агрофилы – особые группы чужеродных видов, не оказывающих существенного воздействия на природные экосистемы, но значимых на максимально преобразованных человеком территориях: в населенных пунктах и агроценозах.

4. Агрофилия и синантропия грызунов на первых этапах развивалась в неразрывном процессе формирования агро-синантропных популяций. С ростом городов и экстенсивной распашкой возникали независимые агрофильные и

синантропные популяции. На территории России в наибольшей степени агрофильность и синантропность сочетается в себе домовая мышь.

5. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным

преобразованием природы человеком: градостроительство и распашка. Глобальность этих процессов приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия и сокращению общего биоразнообразия.

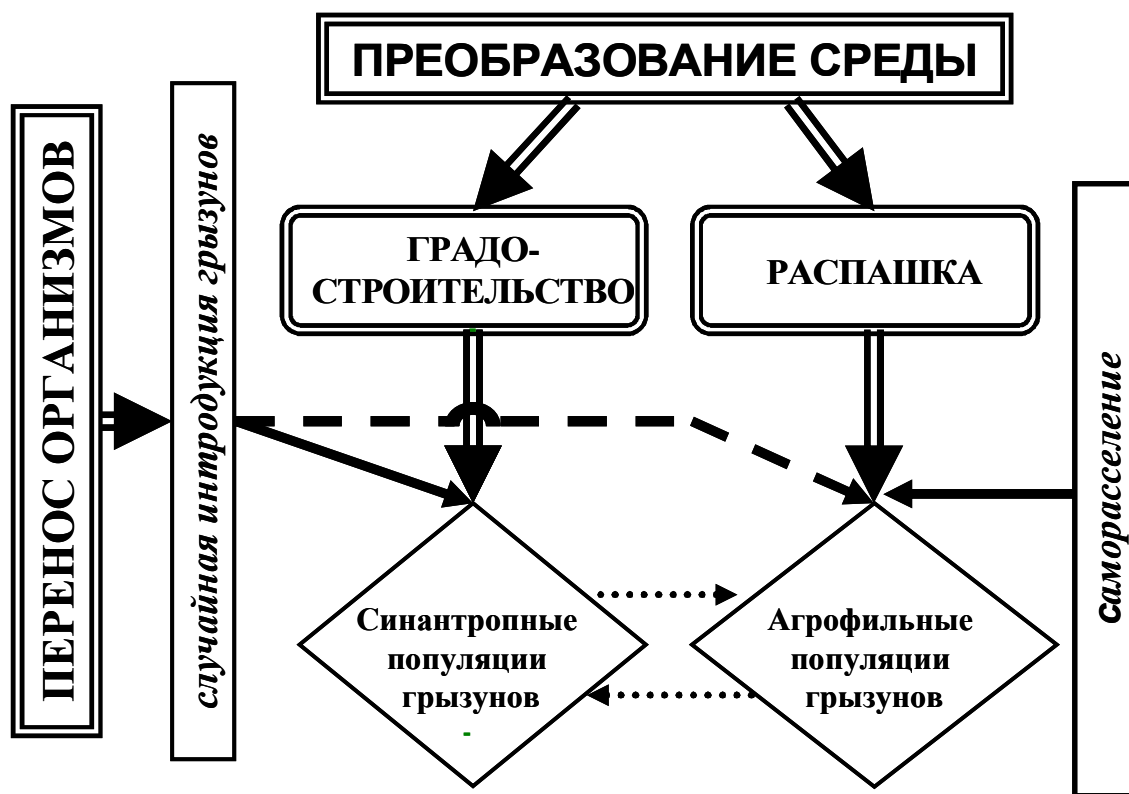


Рис. 3. Схема формирования синантропных и агрофильных популяций и пути интродукции

Благодарности

Исследование поддержано РФФИ (проект № 08-04-01224-а).

Литература

Башенина Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 309 с.

Бережной А.В., Бережная Т.В., Григорьевская А.Я., Двуречинский В.Н. Степи Центральной Черноземной России: прошлое, настоящее, будущее // Вопросы степеведения. Ин-т степи УрО РАН. 2000. С. 70–81.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в

экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. AIMS «Alien mammal Species» Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России // (<http://www.sevin.ru/invasive/dbases/mammals.html>). Проверено 25.06.2010.

Бурделов Л.А., Чекалин В.Б., Мека-Меченко В.Г., Кардашинов К.К. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout) в Казахстане: распространение и территориальная экспансия на современном этапе // Известия Мин-ва образ. и науки РК, НАН РК. Сер. биол. и медиц. Алматы: РИО ВАК РК. 1999. № 4. С. 84–93.

- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Сурвилло А.В., Попов Н.В., Денисов П.С., Викулина А.Е., Павлов Г.Б. Расширение ареала и современное состояние серой крысы в северо-западном Прикаспийском очаге чумы // В сб. Серая крыса: Экология и распространение / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: 1986. Т. 2. С. 32–44
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Попов Н.В., Сурвилло А.В., Козакевич В.П., Варшавский Б.С., Вологин Н.И., Денисов П.С., Самарин Е.Г., Сорокина З.С., Шевченко В.Л., Ефимов В.И., Гувва Л.А., Зуйченко Н.А., Коржов П.Н. Обзор современного распространения серой крысы в энзоотичных по чуме районах на Европейском Юго-Востоке, Кавказе, Казахстане и Средней Азии и некоторые задачи дальнейших исследований // В сб. Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева М.: Наука, 1987. С. 32–68.
- Верпоорте А. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе от плейстоцена к голоцену // В кн. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.) / Ред. А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 489–518.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России / Ред. Г.Г. Матишов и др. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Ержанов Н.Т., Беспалько Г.А., Дорт-Гольц В.А. Серая крыса в Центральном Казахстане // Сибирь-Восток. 2001. № 10(46). С. 18–22.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность) / Ред. И.М. Громов, Г.И. Баранова. Л.: Наука (Ленинградское отделение), 1981. 456 с.
- Кашенко Н.Ф. Крысы и их заместители в Западной Сибири и Туркестане // Ежегодник зоол. музея АН. 1912 (1913). Т. 17. С. 370–390. (цит. по: Кузякин, 1951).
- Козлов М.П., Султанов Г.В. Эпидемические проявления чумы в прошлом и настоящем. Махачкала: Дагкнигоиздат, 1993. 336 с.
- Котенкова Е. В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция. Автореф. дис. ... докт. биол. н. М., 2000. 56 с.
- Кулик И.Л. Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии // В сб.: Териология / Ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука (Сибирское отделение), 1974. Т. 2. С. 151–162.
- Кулик И.Л. *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – домовая мышь // В сб. Медицинская териология / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1979. С. 204–218.
- Кузякин А.П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // В сб.: Фауна и экология грызунов / Ред. А.Н. Формозов. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1951. Вып. 4. С. 22–81.
- Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // В сб.: Общая и региональная териогеография / Ред. А.Г. Воронов. М.: Наука, 1988. С. 165–237.
- Кучерук В. В. Ареал // В кн.: Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1990. С. 34–84.
- Кучерук В. В. Ареал черной крысы в СССР. Европейская часть и Кавказ // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 6. С. 19–30.
- Кучерук В. В. Ареал домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus*

- s.lato // В кн.: Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 56–81.
- Кучерук В. В. Распространение черной крысы в России: Сибирь и Дальний Восток // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1994а. Т. 99, вып. 5. С. 33–36.
- Кучерук В.В., Карасева Е.В. Синантропия грызунов // В сб.: Синантропия грызунов и ограничение их численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: РАН, 1992. С. 4–36.
- Лавренченко Л.А. Формирование современного ареала домовых мышей. 2.1. Возможные пути эволюции и расселения // В кн.: Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 51–55.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. 226 с.
- Миронов Н.П., Карпузиди К.С., Клименко И.З. и др. Источники и переносчики чумы и туляремии. М.: Медицина, 1965. 196 с.
- Никитина Н.А. Мыши // В сб. Итоги мечения млекопитающих / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1980. С. 157–175.
- Николаев Н.И. Чума (клиника, диагностика, лечение и профилактика). М.: Медицина, 1968. 240 с.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. (то же на англ. яз. Neronov V.M., Khlyar L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 32 (5). 2001. P. 326–333.)
- Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1778, *M. rossiameridionalis* Ognev, 1924 / Ред. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина. М.: Наука, 1994. 432 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих (2 изд.). М.: Изд. Моск. ун-та, 2006. 297 с.
- Павлинов И.Я., Крусков С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России: Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК, 2002. 298 с.
- Паллас П.С. (Pallas P.S. Zoographia rossasiatica, I, Petropoli, 1811) (цит. по: Кузьякин, 1951).
- Петров А.Н. Род *Rattus* Fisher von Waldheim, 1803 – крысы // В сб. Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / Ред. А.А. Естафьев. СПб.: Наука, 1994. С. 144–154.
- Ракитников А.Н. География сельского хозяйства: Проблемы и методы исследования. М.: Мысль, 1970. 342 с.
- Российский Дальний Восток в древности и Средневековье: Открытия, проблемы, гипотезы / Ред. Ж.В. Андреева. Владивосток: Дальнаука, 2005. 695 с.
- Саидов А.С. Грызуны Юго-Западного Таджикистана. Душанбе: Дониш, 2010. 222 с.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // В сб.: Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1985. С. 6–17.
- Сурков В.С. Некоторые экологические особенности серой крысы Сахалина и Южных Курил // В сб.: Серая крыса: Экология и распространение / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. 1986. Т. 1. С. 114–128.
- Тесаков А.С., Кириллова И.В. Мыши рода *Mus* в среднем плейстоцене Нижней Волги: синантропный или естественный элемент? // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы

- международного совещания (31 января – 2 февраля 2007 г., г. Москва) / Ред. В.В. Рожнов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 491.
- Тихонова Г.Н., Давыдова Л.В., Тихонов И.А., Богомоллов П.Л. Мелкие млекопитающие г. Ярославля // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, вып. 10. С. 277–283.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомоллов П.Л. Влияние малого города на структуру населения мелких млекопитающих лесов северо-восточного Подмосковья // Экология. 2006а. Т. 37, вып. 4. С. 277–283.
- Тишков А.А., Масляков В.Ю., Царевская Н.Г. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Известия РАН, серия географическая. 1955. № 4. С. 74–85.
- Тупикова Н.В. Экология домового мыши средней полосы СССР // В сб.: Фауна и экология грызунов / Ред. А.Н. Формозов. М.: Моск. об-во испыт. природы, 1947. Вып. 2. С. 5–67.
- Тупикова Н.В. Опыт создания карты населения грызунов (Rodentia) и пищух (Ochotona) территории бывшего СССР: содержание и принципы построения легенды // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, вып. 2. С. 243–254.
- Тупикова Н.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Карта и геоинформационная система «Население грызунов и пищух юга бывшего СССР» // Аридные экосистемы. 1998. Т. 4, вып. 8. С. 74–84.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, вып. 4. С. 480–494.
- Улитин Н.А., Новиков В.Н. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.) в Ашхабаде // Дезинфекционное дело. 2000. № 2. С. 66–67.
- Формозов А.Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // В сб.: Уч. зап. МГУ. Биол. 1937. Вып. 11. (цит., по: Башенина, 1962).
- Хляп Л.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов // В сб.: Животные в городе. Мат-лы науч.-практ. конф. / Ред.: В.В. Рожнов и др. М., 2000. С. 26–29.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В. Грызуны населенных пунктов России и прилегающих территорий (карты и ГИС) // В сб.: Животные в городе. Мат-лы 2-ой науч.-практ. конф. / Ред.: В.В. Рожнов и др. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. С. 138–140.
- Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А., Рождественская И.А. Карта населения грызунов России как источник сведения по биоразнообразию // В сб.: ГИС для устойчивого развития территории. Мат-лы международной конференц. Новороссийск; Севастополь, 2003а. С. 104–109.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: Млекопитающие // Росс. журнал биол. инвазий. 2008. № 2. С. 67–83. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2008_2/Khlyap_08_2.pdf). Проверено 25.06.2010. Перевод: Russian Journal of Biological Invasions. 2010, Vol. 1, No. 2. P. 127–140.
- Шилов М.Н., Попов Н.В., Варшавский С.Н., Самарин Е.Г., Речкина Ф.Ф., Тлегинов Т.Т., Бравилов М.А., Павлов Г.Б., Киселев Р.Н. Расширение ареала серой крысы в Северном Прикаспии и его эпидемиологическое значение в природных очагах чумы // В сб.: Экология и медицинское значение серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.) / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. Мат-лы I-го рабочего совещания по серой крысе. М., 1983. С. 32–34.
- Якименко Л.В., Корибицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилегающих стран // Проблемы эволюции. Сборник научных трудов / Ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 62–89.

100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database / Ed. S. Lowe, M. Browne, S. Boudjealas, M. De Poorter. Booklet published by Invasive Species Specialist group. New Zealand. Auckland. IUCN-ISSG. 2001. 11 pp.

Bonhomme F., Annand R., Darviche D., Din W., Boursot P. The house mouse as a ring species? // In: Genetics in Wild Mouse / Eds K. Morivaki et al. Tokio: Japan Sci. Soc. Press, 1994. P. 13–24.

Ehrlich P.R. Attributes of Invaders and Invading Processes: Vertebrates // In: Biological Invasions: a Global Perspective / Edited by J.A. Drake et al. SCOPE 37. Chichester-New York-Brisbane-Toronto-Singapore: Published by Wiley J. & Sons, 1989. P. 315–328.

A Global Strategy on Invasive Alien Species /Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Switzerland-Cambridge, Gland. UK: IUCN, 2001. 50 p.

Klein J., Tichy H., Figueroa F. On the origin of mice // An. Univ. Chile. 1987. V. 5. P. 91–120.

Kucheruk V. V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of

Infections // In: Theoretical questions of natural foci of diseases. Proceedings of a Symposium held in Prague, November 26–29, 1963 / Ed. B. Rosicky, K. Heyberger. Prague, 1965. P. 353–366.

McNeill W.H. Plagues and Peoples. Garden City, New York: Anchor Press, Doubleday, 1976. 369 p.

Tupicova N.V., Warshavsky A.A., Khliap L.A. Population of rodents and pikas of south of the former USSR: mapping and GIS // In: Abstracts Euro-American mammal congress (July 19–24 1998), Santiago de Compostella, Spain, 1998. P. 124.

Yonekawa H., Tsuda K., Tsuchiya K. Yakimenko L.V., Korobitsyna R.V., Chelomina G.N., Spiridonova L.N., Frisman L.V., Krykov A.P., Morivaki K. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* subspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // In: Проблемы эволюции. Сборник научных трудов / Ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 90–108.

SYNANTHROPIC AND AGROPHILIC RODENTS AS INVASIVE ALIEN MAMMALS

© 2010 Khlyap L.A., Warshavskiy A.A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;
khlyap@mail.ru

Taxonomic diversity of synanthropic and agrophilic rodents of Russia is analysed. It is demonstrated that biological features of these mammals are similar. The history and pathways of their invasion, size of invaded area and role in ecosystems are characterised. It has been shown that synanthropic and agrophilic rodents are a part of a number of dangerous invasive alien mammals, but they take different places in the system of alien mammals. Synanthropic and agrophilic rodents are distinct from other alien species of mammals because their harm to natural ecosystems is not very noticeable, however they cause a serious damage to people in built-up areas and agrocoenoses.

Agrophyly and synanthropy of rodents developed as an entire process of agro-synanthropic population formation at early stages. Urban expansion and extensive ploughing up led to formation of independent agrophylic and synanthropic populations of rodents. On Russian territory the house mice combines agrophyly and synanthropy at the greater extent. Expansion of synanthropic and agrophilic animals is connected with maximal transformation of nature by the man: town-planning and ploughing up. Global nature of these processes leads to erasure of zonal borders of biodiversity changing.

Key words: invasions, alien species, synanthropic and agrophilic rodents.

ПЕРВЫЕ ОБНАРУЖЕНИЯ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКОГО БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2010 Яковлева А.В., Яковлев В.А., Мезикова Д.В.

Казанский государственный университет, ул. Кремлевская, 18, 420008, Казань, Россия;
d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2010

Брюхоногий моллюск *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) впервые был обнаружен на прибрежных мелководьях Волжского плеса Куйбышевского водохранилища в 1998 г. и второй раз в этом же плесе в 2009 г. Способ его вселения в водохранилище пока остается неизвестным. Возможно, моллюск попал из аквариумов. Менее вероятно его миграция из нижних участков Волги.

Ключевые слова: моллюск, *Physella acuta*, первые находки, Куйбышевское водохранилище, Россия.

Ареал брюхононого моллюска *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) очень обширен и охватывает пресноводные бассейны Америки, Европы, Азии, Африки, Австралии и Новой Зеландии [Taylor, 2003; Core, Winterbourn, 2004; De Kock, Wolmarans С.Т., 2007]. Он указан также для южных регионов России, стран Азии и Европы [Nerhing, 2002; Beran, 2004; Stzelec et al. 2005; Сон, 2007; Kachvoryan et al., 2008; Semenchenko et al., 2008]. На территории России моллюск впервые обнаружен в 1934 г. в черте города Москвы [Жадин, 1952]. Он также обитает в низовьях Волги [Кантор, Сысоев, 2005]. Сведения об обнаружении моллюска на Средней Волге нами не обнаружены. Однако единичные находки *Ph. acuta* в начале 1990-х гг. указаны для трех небольших озер, расположенных в пойме р. Суры (приток Волги, Республика Мордовия) [Каменев и др., 2005]. Имеются сведения о находках моллюска в пищеварительном тракте прудовой лягушки *Rana ridibunda* на территории вышеуказанной республики [Ruchin, Ryzhov, 2002]. Известно [Протасов, Силаева, 2002; Шарапова, 2008], что моллюск чрезвычайно

устойчив к высокой температуре, и достигает значительной численности в водоемах-охладителях тепловых и электрических станций.

Один экземпляр моллюска *Ph. acuta* был обнаружен впервые в Куйбышевском водохранилище (рис. 1, 2) 17 июля 1998 г. в пробе, отобранной с помощью ручного сачка с глубины 1.0 м на слабо заиленном песке (55°48.22'N, 48°55.01'N). Следующие три экземпляра моллюска были обнаружены в пробе, отобранной 03 августа 2009 г. так же в Волжском плесе, примерно в 40 км выше г. Казани (55°47.14'N, 48°43.17'N). Глубина воды там составляла 0.3–0.4 м, грунт – смесь песка и гальки. Имелись редкие заросли рдестов рода *Potamogeton*. Температура воды в 1998 г. равнялась 22.7 °С, а во второй раз – 20.0 °С.

Куйбышевское водохранилище – наибольшее в Европе. Его длина достигает ~ 500 км; максимальная ширина – ~ 40 км. Оно находится в зоне леса и лесостепи. Средняя ежегодная температура воды в Волжском плесе равна 14.9 °С. Максимальная среднемесячная температура воды (21.6°С) наблюдается в июле

[Куйбышевское ..., 1983, 2008]. Водоем покрыт льдом обычно с середины ноября до начала апреля. Водные массы и донные отложения содержат умеренное количество органических веществ и токсичных металлов. Качество воды

соответствует 3–4 классам (умеренно загрязненные и загрязненные воды) [Степанова и др., 2004]. Содержание кислорода в верхних слоях воды в среднем равняется 8.4 мг л^{-1} [Куйбышевское ..., 2008].



Рис. 1: Моллюск *Ph. acuta* из Куйбышевского водохранилища (фото В.А. Яковлева)



Рис. 2: Места обнаружения моллюска *Ph. acuta* в Куйбышевском водохранилище: 1 – 1998 г., 2 – 2009 г.

Высота раковины моллюсков варьировала в пределах от 4.5 мм до 6.0 мм. Согласно измерениям *Ph. acuta* в Испании, было показано [Gonzalez-Solis, Ruiz, 1996], что минимальные размеры

наблюдаются в августе – сентябре, и не превышают 6 мм.

В 1998 г., вместе с *Ph. acuta* в пробе были обнаружены еще два инвазионных вида – двусторчатый моллюск

Monodacna colorata (Eichwald 1829) и кумовый ракообразный *Pterocoma sowinskyi* (Sars 1894). В 2009 г. в пробе был также отмечен моллюск *Lithoglyphus naticoides* C. Pfeiffer, 1828. Этот вид – третий по обилию в зообентосе Куйбышевского водохранилища, уступающий лишь двум видам дрейссенид [Яковлев и др., 2009; Яковлева, 2010].

Вопрос о путях вселения моллюска в водохранилище пока еще остается открытым. С учетом того, что он встречается единично в районе крупного города, скорее всего, он попал в водохранилище из аквариумов. Обследовав десять аквариумов в г. Казани, в семи из них мы обнаружили этих улиток.

Литература

- Жадин В.И. Моллюски пресноводных и солоноватоводных вод СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Каменев А.Г., Тимиралиев З.А., Вельмякина А.Ю. Зооперифитон малых озер левобережного Присурья. Фитофильные беспозвоночные. Саранск: Изд-во Саранск. ун-та, 2005. 108 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 627 с.
- Куйбышевское водохранилище / Под ред. А.В. Монакова. Л.: Наука, 1983. 213 с.
- Куйбышевское водохранилище: научно-информационный справочник / Под ред. Г.С. Розенберга, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Состав, распределение и обилие моллюсков в водоемах, подверженных воздействию подогретых вод электростанций // Вестник Житомирского педагогического ун-та, 2002. 10. С. 16–17.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 131 с.
- Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос, бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 228 с.
- Шарапова Т.А. Особенности распределения и экологии моллюсков-вселенцев в водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ в Западной Сибири // Вестник зоологии. 2008. 42, 2. С. 185–187.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. 1. С. 38–51.
- Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.
- Beran L. Which *Physella* (Mollusca: Gastropoda) lives in the Czech Republic? // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2004. 68. P. 241–243.
- Cope N.J., Winterbourn M.J. Competitive interactions between two successful molluscan invaders of freshwaters: an experimental study // Aquatic Ecology. 2004. 38. P. 83–91.
- De Kock K.N., Wolmarans C.T. Distribution and habitats of the alien invader freshwater snail *Physa acuta* in South Africa // Water of South Africa. 2007. 33, 5. P. 717–722.
- Gonzalez-Solis J., Ruiz X. Succession and secondary production of gastropods in the Ebro Delta rice fields // Hydrobiologia. 1996. 337, 1–3. P. 85–92.
- Kachvoryan Eu.A., Pepoyan A.Z., Harutyunova M.V., Manvelyan A.M. Ecosystems of Lake Sevan Basin's Rivers in Armenia // Engineering and Technology. 2008. 44. P. 543–547.
- Nehring S. Biological Invasions into German Waters: an Evaluation of the Importance of Different Human-Mediated Vectors for Nonindigenous Macrozoobenthic Species // In: Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management / Eds. E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin.

Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 373–383.

Ruchin A.B. and Ryzhov M.K. On the Diet of the Marsh Frog (*Rana ridibunda*) in the Sura and Moksha Watershed, Mordovia. // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 2002. Vol. 7. P. 197–205.

Semenchenko V., Laenko T., Razlutskiy V. A new record of the North American gastropod *Physella acuta* (Draparnaud 1805)

from the Neman River Basin, Belarus // Aquatic Invasions. 2008. 3, 3. P. 359–360.

Stzelec M., Spyra A., Krodkiewska M. et al. The long-term transformations of Gastropod communities in dam-reservoirs of Upper Silesia (Southern Poland) // Malacologica Bohemoslovaca. 2005. 4. P. 41–47.

Taylor D.W. Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila). Biology, classification, morphology // Revista de Biologia Tropical. 2003. 51, 1. P. 1–299.

FIRST RECORDS OF THE NORTH AMERICAN GASTROPOD *PHYSELLA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) IN THE KUYBYSHEV WATER RESERVOIR, RUSSIA

© 2010 Yakovleva A.V., Yakovlev V.A., Mezikova D.V.

Kazan State University, 420008, Kazan, Russia; d.bugensis@mail.ru

The gastropod *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) has been recorded for the first time on shallow shore areas in the Volga Reach of Kuybyshev Water Reservoir, Russia during a sampling in 1998, and for the second time in the same Volga Reach in 2009. The way of its invasion is still unknown. Possibly, this gastropod was introduced from aquariums, and less possibly migrated from the lower reaches of the Volga River.

Key words: gastropod *Physella acuta*, new records, Kuybyshev Reservoir, Russia.