

INSS 1996–1499

2011 №1



Российский
Журнал
Биологических
Инвазий

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



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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Артамонова В.С., Махров А.А., Шульман Б.С., Хаймина О.В., Лайус Д.Л., Юрцева А.О., Широков В.А., Щуров И.Л. Реакция популяции атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.) реки Кереть на инвазию паразита <i>Gyrodactylus salaris</i> Malmberg</i>	2
<i>Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной <i>Bidens frondosa</i> L. на аборигенные виды череды</i>	15
<i>Захаров А.Б., Бознак Э.И. Современные изменения рыбного населения крупных рек Европейского Северо-Востока России</i>	23
<i>Капитонова О.А. Чужеродные виды растений в водных и прибрежно-водных экосистемах Вятско-Камского Предуралья</i>	34
<i>Кривошеина М.Г. Насекомые – вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и перспективы их использования в биологической борьбе</i>	44
<i>Куклина А.Г. Натурализация североамериканских видов ирги (<i>Amelanchier Medik.</i>) во вторичном ареале</i>	52
<i>Лысенко Д.С. Натурализация чужеродных растений в Магаданской области</i>	60
<i>Мамилов Н.Ш. Современное разнообразие чужеродных видов рыб в бассейнах рек Чу и Талас</i>	65
<i>Насер М.Д., Сон М.О., Яссер А.Г. Оценка рисков инвазий водных беспозвоночных в реке Шатт-Эль-Араб</i>	77
<i>Попов А.И. Чужеродные виды зоопланктона в Саратовском водохранилище (Россия, река Волга)</i>	86
<i>Сонина Е.Э., Филинова Е.И. <i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas) в Волгоградском водохранилище</i>	91

РЕАКЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*SALMO SALAR* L.) РЕКИ КЕРЕТЬ НА ИНВАЗИЮ ПАРАЗИТА *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG

© 2011 Артамонова В.С.¹, Махров А.А.¹, Шульман Б.С.²,
Хаймина О.В.³, Лайус Д.Л.⁴, Юрцева А.О.⁴,
Широков В.А.⁵, Щуров И.Л.⁵

¹ Учреждение Российской академии наук Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, valar99@mail.ru, makhrov12@mail.ru

² Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН, shulman_vermes@zin.ru

³ Российский государственный гидрометеорологический университет, khaimina@rshu.ru

⁴ С.-Петербургский Государственный Университет, ayurtseva@mail.ru, dlajus@yahoo.com

⁵ Северный НИИ рыбного хозяйства Петрозаводского Государственного Университета, shurov@research.karelia.ru, shirokov@research.karelia.ru

Поступила в редакцию 04.10.2010

Многолетний комплексный мониторинг популяции атлантического лосося р. Кереть (бассейн Белого моря) показал, что после того как около 1992 г. здесь появился паразит *G. salaris*, численность популяции резко сократилась, а в ее фенотипе и генофонде произошли значительные изменения.

У дикой молоди (в отличие от молоди из других рек) отмечен более высокий уровень флуктуирующей асимметрии костей черепа по сравнению с искусственно выращенной молодью, в реке обнаружены особи с гетероплазмией и гибриды атлантического лосося и кумжи, *S. trutta*. Судя по характеру распределения аллозимных маркеров в группах рыб, на ряде порогов в отдельные годы происходил нерест только одной пары производителей. В популяции также отмечен отбор в пользу одного из гаплотипов митохондриальной ДНК.

Результаты, полученные в настоящей работе, дают все основания считать, что популяция ни в коей мере не является объектом, реагирующим на изменения окружающей среды пассивно. Она представляет собой систему с отрицательной обратной связью – процессы, нарушающие структуру популяции, вызывают мощные компенсаторные процессы, в том числе на генетическом уровне.

Ключевые слова: чужеродные виды, инвазия, адаптация, быстрая эволюция, генетические системы.

Введение

Обычно в ходе изучения биологических инвазий основное внимание исследователей привлекает сам инвазионный вид, нередко обращают внимание также на изменения, которые происходят в экосистемах под влиянием вселенца. Однако появление в сложившейся экосистеме нового вида всегда вызывает ответ аборигенных членов сообщества. Этот ответ может задержаться, он

может быть неадаптивным, однако довольно часто возникает ситуация, когда реакция аборигенов сдерживает размножение вселенца, инвазионный вид находит себе ограниченную экологическую нишу и постепенно становится обычным компонентом экосистемы. Изучение механизмов нейтрализации вселенцев важно не только с практической точки зрения – это еще и важная теоретическая проблема экологии.

Кроме того, реакция аборигенных видов на вселение чужеродного – интереснейший пример эволюционного процесса, протекающего зачастую очень быстро, на глазах исследователей. В настоящее время биологические инвазии происходят достаточно часто, но лишь немногие из них описаны в современной литературе в качестве факторов эволюции аборигенных видов [обзор: Strauss et al., 2006]. Более того, даже в этом случае, исследователи, как правило, сосредотачивают внимание только на каком-то одном проявлении реакции аборигенных видов, в то время как ответ зачастую бывает комплексным.

В своей работе мы рассмотрим изменение комплекса биологических, морфологических и генетических признаков популяции атлантического лосося *Salmo salar* L. р. Кереть (бассейн Белого моря, Республика Карелия, Россия) в ответ на вселение опасного паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg. Настоящая работа обобщает результаты ряда предыдущих исследований.

Инвазия паразита *Gyrodactylus salaris*

Моногенетический сосальщик *G. salaris* паразитирует, как правило, на молоди атлантического лосося. Исходно он встречался только в бассейне Балтийского моря [обзоры: Malmberg, 1993; Kudersky et al., 2003] – широкому распространению паразита препятствовала его чувствительность к повышенной солености воды.

Однако в настоящее время *G. salaris* быстро распространяется по северу Европы из-за того, что при проведении рыбоводных работ не всегда удается осуществить адекватные меры безопасности. Вместе с искусственно выращенной молодь атлантического лосося из Швеции около 1975 г. он попал в реки Норвегии [обзор: Johnsen, Jensen, 2003], в результате чего погибли или оказались на грани гибели десятки природных популяций.

Особую роль в распространении *G. salaris* играет радужная форель (*Parasalmo mykiss*; в зарубежной

литературе последних лет этот вид относят к роду *Oncorhynchus*), которая не погибает при заражении этим паразитом, но становится его носителем. Видимо, именно вместе с ней паразит попал в Данию и Германию [обзор: Peeler et al., 2006]. Встречается он на радужной форели и в рыбоводных хозяйствах Финляндии [Keranen et al., 1992], Польши и Македонии [Ziętara et al., 2010].

В 1992 г. *G. salaris* был обнаружен в России, в карельской р. Кереть. В последующие годы молодь атлантического лосося (семги) этой реки исследовали на предмет заражения *G. salaris* практически ежегодно, причем за весь период систематических наблюдений паразит не был зарегистрирован только в 2004 г. (с 2005 г. он снова выявлен в Керети) [Иешко и др., 2008; данные авторов].

G. salaris проник в Кереть, видимо, в результате того, что молодь от производителей этой реки некоторое время подращивали на Петрозаводском рыбоводном заводе в бассейне Онежского озера (где *G. salaris* встречается регулярно), а затем, в 1989 г., выпустили в родную реку [Артамонова, Махров, 2005].

Недавно *G. salaris* выявлен в еще одной карельской реке – в р. Писта, расположенной в верховьях Кеми [Шульман и др., 2007]. Существует вероятность, что паразит попал в Писту с молодь атлантического лосося, перевезенной из бассейна Балтики финскими рыбоводами, однако генетические исследования *G. salaris* дают основания считать, что он перешел на лосося с радужной форели, выращиваемой в бассейне этой реки на территории Финляндии [Meinila et al., 2004]. К сожалению, в последние годы, вследствие массовых закупок посадочного материала радужной форели в Финляндии, паразит проник во многие водоемы Карелии, в том числе в Сегозеро, находящееся в бассейне Белого моря [Евсеева, 2009; Евсеева и др., 2009].

Динамика численности атлантического лосося р. Кереть

С 1967 г. популяция р. Кереть частично поддерживается путем искусственного воспроизводства молоди на Выгском и Кемском рыбоводных заводах. Производителей для заводов (как диких, так и заводского происхождения) ежегодно отлавливают при помощи рыбоучетного заграждения (РУЗ) в 1 км от устья реки (обычно не менее 100 особей). В период, когда рыбоводные работы только начинались, в Кереть иногда выпускали молодь, полученную от производителей других рек, однако уже более трех десятилетий сюда вселяют только потомков производителей керетской популяции [Артамонова, Махров, 2005].

Учет численности атлантического лосося в Керети ведется с 1969 г. Максимальная учетная численность производителей (1983 г.) составляла 4660 экземпляров. До 1991 г. только однажды на РУЗе было учтено менее тысячи рыб [Щуров, 1998]. С 1991 г. популяция атлантического лосося в реке значительно сократилась. Начиная с этого года, в Кереть заходит, как правило, не более одной тысячи производителей, причем подавляющее большинство среди них составляют рыбы заводского происхождения [данные Выгского рыбоводного завода].

После 1991 г. в Керети также резко (в десятки раз) упала плотность дикой молоди атлантического лосося, и она остается низкой до настоящего времени, хотя в годы с низкой зараженностью *G. salaris* отмечен некоторый рост численности молоди [Иешко и др., 2008; Махров и др., 2009].

Отметим, что столь же значительное падение численности атлантического лосося зарегистрировано и в 45 реках Норвегии, куда попал паразит. По стране в целом эта инвазия привела к снижению вылова лосося на 15 % [обзоры: Johnsen, Jensen, 2003; Peeler et al., 2006].

Генетическая основа чувствительности атлантического лосося к *G. salaris*

Один из главных вопросов, вставших в ходе исследования инвазии паразита – причины повышенной чувствительности норвежских и беломорских популяций атлантического лосося к *G. salaris*. Хотя в ходе исследования была установлена несомненная связь вспышек численности паразита с понижением температуры воды, оказалось, что главную роль при заражении играют генетические особенности популяций.

Экспериментально показано, что атлантический лосось бассейна Балтики устойчив к заражению *G. salaris*, в отличие от популяций других регионов – Норвегии, Шотландии, Дании, юго-западной Швеции [Bakke et al., 1990; 2004; Jansen et al., 1991; Bakke, MacKenzie, 1993; Malmberg, 1993; Rintamaki-Kinnunen, Valtonen, 1996; Cable et al., 2000; Dalgaard et al., 2003, 2004; Karlsson et al., 2003; Lindenstrom et al., 2006; Olstad et al., 2007].

Мы сравнили чувствительность к заражению *G. salaris* сеголеток атлантического лосося из рек Кереть и Шуя (приток Онежского озера, бассейн Балтийского моря), выращенных в идентичных условиях. Эксперимент показал, что популяция атлантического лосося р. Кереть, как и большинство других популяций, расположенных вне Балтийского бассейна, гораздо более чувствительна к заражению этим паразитом [Хаймина и др., 2009].

Отбор на устойчивость к паразиту

Сравнение методом ПЦР-ПДРФ анализа выборок дикой молоди атлантического лосося, собранных в разные годы в р. Кереть, показало, что с течением времени в них растет частота «балтийского» гаплотипа митохондриальной ДНК DBBAAV (порядок рестриктаз: *HaeIII*, *DraI*, *AvaII*, *HinfI*, *RsaI*). Различия в частотах гаплотипов между исследованными выборками высоко значимо ($p < 0.001$),

причем аналогичная тенденция наблюдается и при сравнении выборок заводской молодежи разных лет генерации ($p < 0.001$) [Артамонова и др., 2008].

Особенно показательные результаты были получены при анализе выборок диких рыб генерации 2002 г., собранных в 2003, 2004 и 2005 гг. на Морском пороге в возрасте 0+, 1+ и 2+ соответственно. В 2003 и 2005 гг. здесь было зарегистрировано заражение части особей *G. salaris*. Оказалось, что у рыб 2002 г. генерации с этого порога с течением времени значимо ($p < 0.001$) увеличивалась доля особей, которые были носителями гаплотипа DBBAB [Артамонова и др., 2008], что можно объяснить только более высокой устойчивостью носителей гаплотипа DBBAB к заражению *G. salaris* по сравнению с носителями других гаплотипов. В результате избирательной смертности рыб, то есть отбора в пользу носителей гаплотипа DBBAB, частоты этого гаплотипа у молодежи, обитающей в реке, быстро растут с возрастом.

Избирательная смертность молодежи в реке и отсутствие таковой в условиях рыбоводного завода ведет к тому, что рост частоты этого гаплотипа в группах заводской молодежи последовательных генераций происходит с запозданием. Это запоздание имеет место потому, что дикие особи, прошедшие отбор, возвращаются на нерест, созревают и могут быть использованы в качестве производителей при рыбоводных работах только спустя несколько лет.

Наши выводы о ведущей роли митохондриального генома в обеспечении устойчивости атлантического лосося к *G. salaris* косвенным образом подтверждает и анализ данных по разнообразию митохондриальной ДНК (мтДНК) атлантического лосося, приведенных в ряде работ [Verspoor et al., 1999; Nilsson et al., 2001; Asplund et al., 2004; Makhrov et al., 2005]: устойчивость популяции к паразиту коррелирует, как оказалось, с преобладанием в ней гаплотипа DBBAB.

Разумеется, результаты наших исследований ни в коей мере не опровергают сообщений об участии ядерных генов в обеспечении устойчивости рыб к *G. salaris*, которых становится все больше. Так, показана разная устойчивость потомков от скрещивания самок лосося из норвежской реки Imsa с самцами той же популяции и самцами из Невы [Jansen et al., 1991], а поскольку мтДНК передается только по материнской линии, участие ядерных генов в обеспечении устойчивости к паразиту в данном случае сомнений не вызывает. Еще один пример – популяции рек Нева и Morrum (Швеция), которые близки по частотам гаплотипов мтДНК [Nilsson et al., 2001], но несколько различаются по устойчивости к *G. salaris* [Dalgaard et al., 2004].

В недавних работах имеются даже указания на конкретные ядерные гены, способствующие такой устойчивости, или на локусы, сцепленные с ними [Gilbey et al., 2006; Lindenstrom et al., 2006; Matejusova et al., 2006; Collins et al., 2007]. В то же время, ни в одной из этих работ, в отличие от наших исследований по мтДНК, не наблюдалось отбора по ядерным локусам.

Гибридизация атлантического лосося и кумжи

Значительную роль генов, локализованных в мтДНК, в обеспечении устойчивости к *G. salaris* убедительно подтверждают также опыты по заражению этим паразитом гибридов атлантического лосося и близкого вида – кумжи (*Salmo trutta* L.), которая гораздо менее чувствительна к гиродактилезу. Оказалось, что устойчивость гибридов к заражению в значительной степени зависит от видовой принадлежности матери: потомки самок кумжи более устойчивы к заражению, чем потомки самок атлантического лосося из норвежской реки Alta [Bakke et al., 1999].

Таким образом, не удивительно, что в норвежских популяциях атлантического лосося, где балтийские гаплотипы мтДНК практически отсутствуют [Verspoor et al., 1999; Asplund et al., 2004], отбор на устойчивость к *G. salaris* пошел в ином направлении. В этих популяциях стала расти доля гибридов атлантического лосося и кумжи, причем у большинства обнаруженных гибридов матерью была именно кумжа. В норвежских реках были обнаружены даже триплоидные гибриды атлантического лосося и кумжи, способные, видимо, размножаться путем гиногенеза. Анализ их мтДНК показал, что они также ведут свое происхождение от самок кумжи [Johnsen et al., 2005].

В Керети гибриды атлантического лосося и кумжи были отмечены только в одной выборке – собранной на одном из порогов в 1995 г. [Махров и др., 1998]. На Кемском и Выгском рыбозаводах гибриды этих видов никогда не обнаруживались [Махров и др., 2004; неопубл. данные].

Дрейф генов в популяции р. Кереть

Резкое падение численности популяции атлантического лосося в Керети имело еще одно следствие для генофонда. Судя по характеру распределения аллозимных маркеров в группах рыб, на ряде порогов в отдельные годы происходил нерест только одной пары производителей. Как следствие низкой численности нерестового стада, выборки молоди, собранные на одном и том же пороге в разные годы, порой значительно различались по частотам встречаемости аллелей некоторых генов, хотя для популяции в целом частоты аллелей генов оставались достаточно стабильными. Это свидетельствует о дрейфе генов (который пока еще остается скомпенсированным для популяции в целом) и отсутствии в настоящее время субпопуляций, приуроченных к отдельным порогам Керети [Артамонова и др., 2005].

Заводские рыбы, в отличие от диких, происходят от достаточно большого числа производителей, и в выборках, собранных на рыбозаводах, дрейфа генов не отмечено. Однако в искусственных условиях выращивания у атлантического лосося идет неконтролируемый отбор по ряду генов, кодирующих белки. Поскольку заводские рыбы играют очень существенную роль в поддержании численности популяции Керети, отбор на рыбозаводах уже начинает оказывать влияние и на частоты аллелей всей популяции [Артамонова и др., 2005; Artamonova et al., 2010].

Таким образом, популяция атлантического лосося Керети в целом дрейфу генов не подвержена, но в ней идут медленные процессы изменения генофонда из-за адаптации отдельных групп особей к искусственным условиям обитания, в которых они пребывают вплоть до периода смолтификации. В то же время, наши предварительные данные позволяют предположить, что дрейф генов может влиять на популяцию атлантического лосося р. Писта, которая искусственно не поддерживается.

Гетероплазмия

При изучении разнообразия мтДНК у одной рыбы заводского происхождения, выловленной в Керети, выявлена гетероплазмия (она сочетает гаплотипы DBBAB и DBBBB) [Артамонова и др., 2008]. Выявление гетероплазмии в этой популяции может быть показателем усиления мутационного процесса – ранее гетероплазмия у атлантического лосося не наблюдали [Артамонова, 2007].

Пока мы не можем сказать однозначно, является ли гетероплазмия следствием точечной мутации в ДНК одной из митохондрий или же она возникла в результате переноса в икринку отцовской митохондрии со сперматозоидом. К тому же, поскольку особь – носительница гетероплазмии – имела заводское происхождение, нельзя

полностью исключить, что решающую роль в возникновении гетероплазмии сыграл не контакт с *G. salaris*, а процесс искусственного осеменения икры, хотя ранее подобных фактов при искусственном разведении атлантического лосося не отмечали.

Возможно, в популяции Керети происходят и другие мутации, но специального изучения мутагенеза мы не проводили. Нет таких данных и в других отечественных и зарубежных исследованиях.

Флуктуирующая асимметрия молодежи атлантического лосося

Флуктуирующая асимметрия (ФА) – это ненаправленные отклонения от полной, обычно билатеральной симметрии, вызванное нарушением стабильности развития [Захаров, 1987].

В большинстве изученных популяций лососевых рыб ФА искусственно выращенной молодежи оказывается выше, чем ФА дикой молодежи, что обычно связывают с пониженным давлением отбора против асимметричных особей в искусственных условиях и отклонением условий выращивания от оптимума [Казаков и др., 1989; Казаков, 1990; Vollestad, Hindar, 1997; Moran et al., 1997; Sánchez-Galán et al., 1998; Романов, 2001]. Однако популяция Керети является исключением – ФА морфометрических признаков костей дикой молодежи здесь значимо выше, чем ФА этих признаков у молодежи, выращиваемой на рыбноводном заводе [Yurtseva et al., 2010].

В цитируемой выше работе мы предположили, что причиной повышенной ФА дикой молодежи Керети могло стать непосредственное влияние паразита, а также инбридинг. Однако более детальный анализ ситуации заставляет предполагать, что это не

единственные факторы, вызывающие понижение стабильности развития у рыб в естественных условиях. Дело в том, что влияние паразитизма и инбридинга является, скорее всего, довольно слабым. Хотя на некоторых порогах вся дикая молодежь оказывалась потомками только одной пары производителей, эти производители, скорее всего, не были родственны друг другу, поскольку в естественном нересте участвуют не только малочисленные потомки диких рыб, но и достаточно многочисленные рыбы заводского происхождения. Что касается влияния паразита, то значительная доля изученных рыб не была заражена *G. salaris*.

Возможно, более значимым фактором роста ФА у дикой молодежи атлантического лосося Керети является общее снижение коадаптации в процессе серьезных генетических преобразований популяции. Тому может быть целый ряд причин – и направленный отбор популяции к устойчивости к паразиту, и гибридизация с кумжей, и снижение стабилизирующего отбора из-за ослабления внутривидовой конкуренции.

Состояние генетических систем в эволюционирующей популяции

Для выявления взаимосвязи процессов, происходящих в настоящее время в популяции атлантического лосося Керети, мы используем представление о трех группах генетических систем: систем филогенетической адаптации, систем онтогенетической адаптации [Жученко, 2004] и систем стабилизации генофонда [Артамонова, Махров, 2008]. Падение численности популяции запускает процесс перестройки всех трех групп генетических систем (рис.).

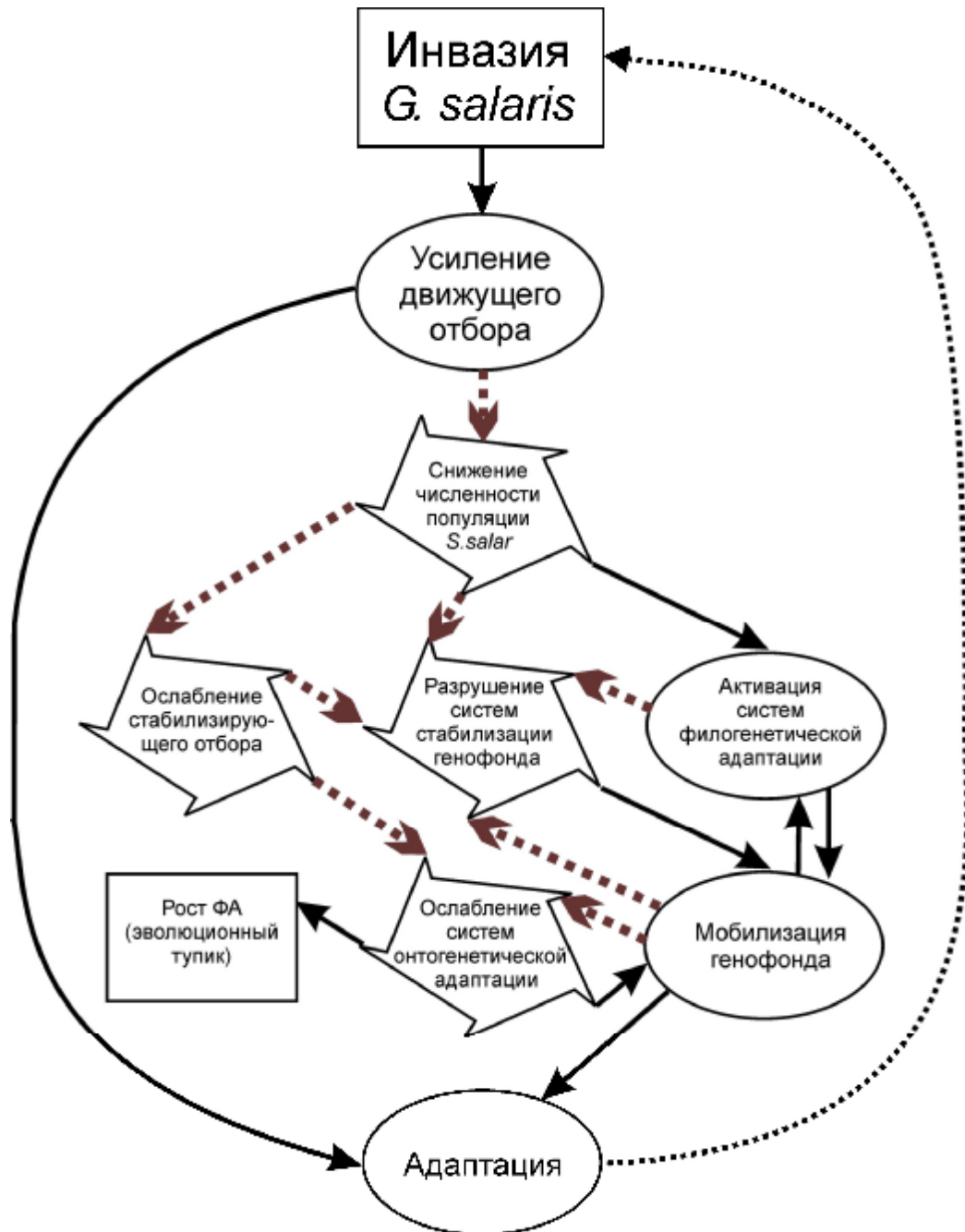


Рис. Генетические процессы в популяции атлантического лосося р. Кереть (не показаны процессы, идущие в искусственных условиях обитания [Artamonova et al., 2010]). Пунктирные стрелки обозначают подавление, сплошные – активацию.

В первую очередь, падение численности резко ослабляет системы стабилизации генофонда. При этом ослабление систем репродуктивной изоляции ведет к межвидовой гибридизации, разрушение популяционных систем усиливает обмен генов между субпопуляциями, ослабление систем репарации вызывает рост числа мутаций, разрушение систем скрещивания усиливает дрейф генов, а

разрушенные в результате всех этих событий системы сбалансированного полиморфизма больше не тормозят движущий отбор.

С другой стороны, снижение численности популяции активирует систему филогенетической адаптации, включающую систему рекомбинации, а также, по-видимому, систему белков теплового шока, систему мобильных генетических элементов и некоторые

другие системы, способствующие увеличению внутривидового разнообразия как на морфологическом, так и на генетическом уровне. Мы не исследовали данные системы непосредственно, однако из литературы известно, что межвидовая и внутривидовая гибридизация ведут к усилению генетической рекомбинации и росту числа транспозиций мобильных генетических элементов [обзор: Fontdevila, 1992].

При снижении численности популяции интенсивность стабилизирующего отбора падает из-за отсутствия внутривидовой конкуренции. У выживших носителей менее сбалансированных генотипов хуже функционируют системы онтогенетической адаптации. Однако при этом некоторые из генотипов, не элиминированных стабилизирующим отбором, могут быть поддержаны движущим отбором и впоследствии распространиться в популяции.

Таким образом, изменение всех трех групп генетических систем, вызванное падением численности популяций, ведет к мобилизации резервов генетического разнообразия вида [Гершензон, 1941; Шмальгаузен, 1968]. При достаточных резервах, заложенных в генофонде вида и данной конкретной популяции, такая мобилизация дает материал для отбора, который приводит, в конечном счете, к тому, что популяция адаптируется к фактору, выведшему ее из равновесия.

Заключение

Результаты, полученные в настоящей работе, дают все основания считать, что популяция ни в коей мере не является объектом, реагирующим на изменения окружающей среды только пассивно (к сожалению, возможность «активного» ответа популяции не отражена даже в таком авторитетном руководстве, как работа Ли [1978]). Благодаря наличию генетических систем она представляет собой систему с отрицательной обратной связью –

процессы, нарушающие равновесие в популяции, вызывают мощные компенсаторные процессы, в том числе на генетическом уровне. Если генетический потенциал популяции оказывается достаточным, ее генофонд довольно быстро перестраивается, в результате чего популяция переходит в новое равновесное состояние, отличное от предыдущего.

Благодарности

Выполнение многолетних мониторинговых работ на р. Кереть было бы невозможно без помощи сотрудников Карелрыбвода; авторы особенно признательны В.Е. Гилеппу, О.В. Ефимовой, Н.П. Ивановой, В.В. Игнатенко, И.Я. Крамаренко, Н.И. Лапочкиной, В.А. Мовчану, Т.А. Нечаевой, А.С. Резанову. Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генофонды и генетическое разнообразие») и грантом РФФИ № 11-04-00697-а.

Литература

- Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). II. Анализ последовательностей ДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 437–450. (Artamonova V.S. 2007. Genetic markers in population studies of Atlantic salmon *Salmo salar* L.: analysis of DNA sequences // Russian Journal of Genetics. V. 43. P. 341–353.)
- Артамонова В.С., Махров А.А. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. С. 144–157.
- Артамонова В.С., Махров А.А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования (к системной теории микроэволюции) // Современные проблемы биологической

- эволюции: труды конференции. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея. 17–20 сентября 2007, г. Москва. М., 2008. С. 381–403.
- Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н. Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2005. С. 3–12. (<http://www.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=1426>)
- Артамонова В.С., Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л. Эволюционные последствия вселения паразита (на примере атлантического лосося, *Salmo salar* L.) // Доклады Академии Наук. 2008. Т. 423. № 2. С. 275–278. (Artamonova V.S., Khaimina O.V., Makhrov A.A., Shirokov V.A., Shulman B.S., Shurov I.L. Evolutionary consequences of parasite invasion: A case study of Atlantic salmon *Salmo salar* L. // Doklady Biological Sciences. 2008. V. 423. P. 412–415.
- Гершензон С.М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.
- Евсеева Н.В. Распространение моногены *Gyrodactylus salaris* в садковой аквакультуре Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы XXVIII междунар. конф. 5–8 октября 2009 г. Петрозаводск, Республика Карелия, Россия. Петрозаводск, 2009. С. 206–209.
- Евсеева Н.В., Барская Ю.Ю., Лебедева Д.И. Первый случай гиродактилеза радужной форели в аквакультуре Карелии // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2009. Вып. 338. С. 71–76.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика): В 2 т. М.: ООО «Издательство Агрорус», 2004. 690 с. (1 т.), 466 с. (2 т.).
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 215 с.
- Иешко Е.П., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496.
- Казаков Р.В. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат, 1990. 239 с.
- Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Титов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося и кумжи // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 169–178.
- Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 556 с.
- Махров А.А., Артамонова В.С., Христофоров О.Л., Мурза И.Г., Алтухов Ю.П. Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) при искусственном воспроизводстве // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1523–1529. (Makhrov A.A., Artamonova V.S., Christoforov O.L., Murza I.G., Altukhov Yu. P. Hybridization between Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *S. trutta* L. upon artificial propagation // Russian Journal of Genetics. 2004. V. 40. No. 11. P. 1258–1263.)
- Махров А.А., Иешко Е.П., Щуров И.Л., Барская Ю.Ю., Лебедева Д.И., Новохацкая О.В., Широков В.А. Оценка состояния популяций европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) Северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 12. С. 1425–1432. (Makhrov A.A., Ieshko E.P., Shchurov I.L., Shirokov V.A. Distribution of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Republic of Karelia (north-western Russia) // Toxicological and Environmental Chemistry. 2010. (in press)

- Махров А.А., Кузицин К.В., Новиков Г.Г. Естественные гибриды атлантического лосося *Salmo salar* с кумжей *Salmo trutta* в реках бассейна Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 67–72. (Makhrov A.A., Kuzishchin K.V., Novikov G.G. Natural Hybrids of *Salmo salar* with *Salmo trutta* in the Rivers of the White Sea Basin // Journal of Ichthyology. 1998. V. 38. P. 61–66.)
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 328–335.
- Хаймина О.В., Шульман Б.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Махров А.А., Игнатенко В.В., Артамонова В.С. Различия в устойчивости к паразиту *Gyrodactylus salaris* атлантического лосося (*Salmo salar*) двух популяций бассейнов Белого и Балтийского морей // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2009. Вып. 338. С. 205–209.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: Теория стабилизирующего отбора. 2-е изд. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шульман Б.С., Щуров И.Л., Широков В.А., Гайда Р.В. Паразитофауна молоди пресноводного лосося (*Salmo salar* m. *sebago* Girard) реки Писта (бассейн Белого моря) // Паразитология. 2007. Т. 41. № 1. С. 72–77.
- Щуров И.Л. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 51–63.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Popova E.K. Unintentional Selection in Captive Broodstocks Intended for Restoring Natural Populations: Description of the Phenomenon and a Novel Method of Controlling It // Stream Restoration: Halting Disturbances, Assisted Recovery and Managed Recovery / Eds. G.D. Hayes and T.S. Flores. Hauppauge NY: Nova Science Publishers, Inc. 2010. (in press).
- Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // Annales Zoologici Fennici. 2004. V. 41. P. 465–475.
- Bakke T.A., Jansen P.A., Hansen L.P. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Journal of Fish Biology. 1990. V. 37. P. 577–587.
- Bakke T.A., Harris P.D., Hansen H., Cable J., Hansen L.P. Susceptibility of Baltic and East Atlantic salmon *Salmo salar* stocks to *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) // Diseases of Aquatic Organisms. 2004. V. 58. P. 171–177.
- Bakke T.A., MacKenzie K. Comparative susceptibility of native Scottish and Norwegian stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., to *Gyrodactylus salaris* Malmberg: Laboratory experiments // Fisheries Research. 1993. V. 17. P. 69–85.
- Bakke T.A., Soleng A., Harris P.D. The susceptibility of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) x brown trout (*Salmo trutta* L.) hybrids to *Gyrodactylus salaris* Malmberg and *Gyrodactylus derjavini* Mikailov // Parasitology. 1999. V. 199. P. 467–481.
- Cable J., Harris P.D., Bakke T.A. Population growth of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) on Norwegian and Baltic Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains // Parasitology, 2000. V. 121. P. 621–629.
- Collins C.M., Olstad K., Sterud E. et al. Isolation of a FIP2-like gene from Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), found up-regulated following infection with the monogenean parasite *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Fish and Shellfish Immunology. 2007. V. 22. P. 282–288.
- Dalgaard M.B., Larsen T.B., Jorndrup S., Buchmann K. Differing resistance of Atlantic salmon strains and rainbow trout to *Gyrodactylus salaris* infection // Journal of Aquatic Animal Health. 2004. V. 16. P. 109–115.
- Dalgaard M.B., Nielsen C.V., Buchmann K. Comparative susceptibility of two races

- of *Salmo salar* (Baltic Lule river and Atlantic Conon river strains) to infection with *Gyrodactylus salaris* // Diseases of Aquatic Organisms. 2003. V. 53. P. 173–176.
- Fontdevila A. Genetic instability and rapid speciation: are they coupled? // Genetica. 1992. V. 86. P. 247–258.
- Gilbey J., Verspoor E., Mo T.A., et al. Identification of genetic markers associated with *Gyrodactylus salaris* resistance in Atlantic salmon *Salmo salar* // Diseases of Aquatic Organisms. 2006. V. 71. P. 119–129.
- Jansen P.A., Bakke T.A., Hansen L.P. Resistance to *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea) in *Salmo salar*: a genetic component // Bulletin of the Scandinavian society for parasitology. 1991. V. 1. P. 50.
- Johnsen B.O., Hindar K., Balstad T., Hvidsten N.A., Jensen A.J., Jensas J.G., Syversveen M., Ostborg G. Atlantic salmon and *Gyrodactylus* in the river Vefsna and Driva // NINA rapport. 2005. V. 34. 33 p. (English Abstract).
- Johnsen B.O., Jensen A.J. *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk: Institute of Biology KRC RAS. 2003. P. 38–44.
- Karlsson L., Kollberg S., Olstad K., Mo T.A. Kanslighet hos lax fran Enningdalsalven, Gullspangsalven, Rolfsan och Drammenselva for parasiten *Gyrodactylus salaris* i laboratorieforsok. Rapport till Fiskeriverket och lansstyrelsen I Halland, 2003-01-16, 2003. P. 1–32.
- Keranen A.-L., Koski P., Kulonen K. et al. Occurrence of infectious fish diseases in fish farms in Northern Finland // Acta. Vet. Scand. 1992. V. 33. P. 161–167.
- Kudersky L.A., Ieshko E., Shulman B. Distribution range formation history of the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 – a parasite of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758 // Atlantic salmon: biology, conservation and restoration. Petrozavodsk: Institute of Biology KRC RAS. 2003. P. 77–83.
- Lindenstrom T., Sigh J., Dalgaard M.B., Buchmann K. Skin expression of IL-1b in East Atlantic salmon, *Salmo salar* L., highly susceptible to *Gyrodactylus salaris* infection is enhanced compared to a low susceptibility Baltic stock // Journal of Fish Diseases. 2006. V. 29. P. 123–128.
- Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // Journal of Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
- Malmberg G. Gyrodactylidae and gyrodactylosis of Salmonidae // Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture. 1993. V. 328. P. 5–46.
- Matejusova I., Felix B., Sorsa-Leslie T. et al. Gene expression profiles of some immune relevant genes from skin of susceptible and responding Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) infected with *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) revealed by suppressive subtractive hybridization // International Journal of Parasitology. 2006. V. 36. P. 1175–1183.
- Meinila M., Kuusela J., Zietara M.S., Lumme J. Initial steps of speciation by geographic isolation and host switch in salmonid pathogen *Gyrodactylus salaris* (Monogenea: Gyrodactylidae) // International Journal of Parasitology. 2004. V. 34. P. 515–526.
- Moran P., Izquierdo J.I., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. Fluctuating asymmetry and isozyme variation in Atlantic salmon: relation to age of wild and hatchery fish // Transactions of the American Fisheries Society. 1997. V. 126. P. 194–199.
- Nilsson J., Gross R., Asplund T. et al. Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Molecular Ecology. 2001. V. 10. P. 89–102.
- Olstad K., Robertsen G., Bachmann L., Bakke T.A. Variation in host preference within *Gyrodactylus salaris* (Monogenea): an experimental approach // Parasitology. 2007. V. 134. P. 589–597.

- Peeler E., Thrush M., Paisley L., Rodgers C. An assessment of the risk of spreading the fish parasite *Gyrodactylus salaris* to uninfected territories in the European Union with the movement of live Atlantic salmon (*Salmo salar*) from coastal waters // *Aquaculture*. 2006. V. 258. P. 187–197.
- Rintamaki-Kinnunen P., Valtonen E.T. Finnish salmon resistant to *Gyrodactylus salaris*: a long-term study at fish farms // *International Journal of Parasitology*. 1996. V. 26. P. 723–732.
- Sánchez-Galán S., Linde A.R., Izquierdo J.I., Garcia-Vazquez E. Micronuclei and fluctuating asymmetry in brown trout (*Salmo trutta*): complementary methods to biomonitor freshwater ecosystems // *Mutation research*. 1998. V. 412. P. 219–225.
- Strauss S.Y., Lau J.A., Carroll S.P. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. P. 357–374.
- Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D., Bourke E.A., Cross T.F. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16sRNA region of the mtDNA // *Biological Journal of the Linnean Society*. 1999. V. 68. P. 129–146.
- Vøllestad L.A., Hindar K. Developmental stability and environmental stress in *Salmo salar* (Atlantic salmon) // *Heredity*. 1997. V. 78. P. 215–222.
- Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *Journal of Applied Ichthyology*. 2010. V. 26. P. 307–314.
- Ziętara M.S., Rokicka M., Stojanovski S., Lumme J. Introgression of distant mitochondria into the genome of *Gyrodactylus salaris*: Nuclear and mitochondrial markers are necessary to identify parasite strains // *Acta Parasitologica*. 2010. V. 55. No. 1. P. 20–28.

RESPONSE OF THE ATLANTIC SALMON (*SALMO SALAR* L.) POPULATION OF THE KERET' RIVER ON THE INVASION OF PARASITE *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG

© 2011 Artamonova V.A.¹, Makhrov A.A.¹, Shulman B.S.²,
Khaimina O.V.³, Lajus D.L.⁴, Yurtseva A.O.⁴,
Shirokov V.A.⁵, Shurov I.L.⁵

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russia, valar99@mail.ru, makhrov12@mail.ru

² Zoological Institute RAS, Russia, shulman_vermes@zin.ru

³ Russian State Hydrometeorological University, Russia, khaimina@rshu.ru

⁴ St. Petersburg State University, Russia, ayurtseva@mail.ru, dlajus@yahoo.com

⁵ Northern Research Institute of Fisheries, Russia, shurov@research.karelia.ru,
shirokov@research.karelia.ru

Since 1992, most juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* from the Keret' River (White Sea basin) have been infected with the dangerous parasite *G. salaris* almost every year. Decreasing the population size, *G. salaris* affected salmon gene pool. Wild juveniles from the Keret', in contrast to juveniles from other rivers, were found to have a higher fluctuating asymmetry of skull bones in comparison with cultivated juveniles. Hybrids between the Atlantic salmon and brown trout (*S. trutta*) were found in the river. Based on analysis of the patterns of allozyme marker distribution, one may conclude there were rapids where only one pair of Atlantic salmon spawned in some years. At the same time, we have found an increase in frequency of one haplotype of mitochondrial DNA. The response has likely an adaptive character.

Key words: alien species, invasion, adaptation, rapid evolution, genetic systems.

МЕХАНИЗМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИОННОЙ *BIDENS FRONDOSA* L. НА АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ ЧЕРЕДЫ

© 2011 Васильева Н.В., Папченков В.Г.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

152742, пос. Борок, Ярославская обл.; vnv@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 09.12.2010

В условиях прибрежий Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ проведены долговременные (2002–2010 гг.) стационарные наблюдения за состоянием популяций заносной североамериканской череды *Bidens frondosa* L. и популяций местных видов рода *Bidens*. Установлено, что в процессе внедрения в биоту инвазионного вида его популяции, как и популяции взаимодействующих с ним местных видов череды, испытывают глубокие изменения, связанные с активной естественной гибридизацией и ведущие к исчезновению местной *B. tripartita*, сокращению численности *B. radiata* и формированию новой формы чужеродной *B. frondosa*.

Ключевые слова: биоинвазия, гибриды, аборигенные виды, *Bidens frondosa*, *Bidens* x *garumnae*, *Bidens tripartita*, механизмы воздействия, популяции.

Адвентивные виды активно внедряются в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры, нередко негативно воздействуя на популяции близких местных видов. Примером такого инвазионного растения является североамериканская череда олиственная *Bidens frondosa* L. В Европу она проникла в XVIII в. и постепенно расселилась по всей этой части света [Koch, 1988]. Поначалу она была известна лишь в ботанических садах и не дичала. Массовое дичание вида стало наблюдаться лишь в конце XIX в. Бурный период инвазии вида в Европу и на Дальний Восток начался после Первой мировой войны [Виноградова, 2003]. Во второй половине 1970-х гг. *B. frondosa* попала на Волгу [Скворцов, 1982]. И уже в конце 1980-х – начале 1990-х гг. она отмечалась на Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском и Ивановском водохранилищах и прилегающих к ним территориях.

Занимая ту же экологическую нишу, что и аборигенная *B. tripartita* L., череда олиственная оказала отчетливое негативное воздействие на местный вид, который стал исчезать в местах появления *B. frondosa*. В связи с этим встал вопрос о механизмах воздействия инвазионного вида на местные.

Как показали многолетние (2002–2010 гг.) стационарные полевые наблюдения на Куйбышевском, Чебоксарском и Горьковском водохранилищах [Papchenkov, 2010], одним из механизмов воздействия *B. frondosa* на аборигенные виды череды является их поглощение в процессе активной гибридизации. Сведения о гибридизации *B. frondosa* в литературе крайне противоречивы. Показано, что в пределах естественного ареала *B. frondosa* имеет очень высокую вариабельность [Fassett, 1975] и, являясь самоопыляющимся растением, гибриды образует редко. Считалось, что так же редко вид гибридизирует и в местах заноса. С.Г. Мосякин [1988] в своей

статье «Рід *Bidens* L. (Asteraceae) у флорі УССР» писал, что «*Bidens frondosa* L. – адвентивный североамериканский вид, который в последнее время очень распространился в УССР, может образовывать гибриды с *B. tripartita* L. (*Bidens* x *garumnae* Jeanjean et Debray) (Wagenitz, 1979), однако они возникают редко». Но наши полевые исследования в бассейне Волги показывают иное. *B. frondosa* в последние 10–15 лет стала к югу от 58° с. ш. не только достаточно массовым видом с высокой жизнеспособностью, но и видом с очень высокой гибридогенной активностью [Папченков, 2006].

Вопрос о способах опыления видов рода *Bidens* L. до сих пор остается открытым. Так, R.D. Noyes [2007] в своей работе «Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough» указывает (с. 217): «Самоопыление, но не агамоспермия показана для многих видов рода *Bidens*. Случаи аномального микроспорогенеза представляются как возможное доказательство агамоспермии для широко распространенных тетраплоидных видов *B. connata* Muhl., *B. frondosa* L. и *B. vulgata* Greene. Таким образом, всеобъемлющее доказательство эффективного апомиксиса (агамоспермии) для *Bidens* сомнительно до тех пор, пока не будут проведены убедительные цитологические и генетические исследования для подтверждения наблюдений Dahlgren (1920) и Crowe and Parker (1981)». Такого же мнения придерживается и Thomas Gregor [2004] в своей работе «Apomixis in the Vegetation of Central Europe».

По нашим наблюдениям, несмотря на то, что *B. frondosa* L. в целом начинает цвести несколько позже, нежели *B. tripartita* L., сроки ее цветения перекрывают сроки цветения *B. tripartita* L. Кроме того, поскольку *B. frondosa* L. свойственна неотения, ее мелкие цветущие растения можно наблюдать и в более ранние сроки вегетационного периода. В связи с этим

вполне может произойти перекрестное опыление растений *B. frondosa* и *B. tripartita*.

Экспедиционные исследования показали, что везде, где встречалась *B. frondosa*, отмечался и гибрид *B. x garumnae* [Папченков, Лисицына, 1992, 1993; Папченков, Шпак, 1992; Папченков, Гарин, 2000; Папченков, 2003, 2006, 2007а, 2007б; Васильева, Папченков, 2007]. Первые сборы *B. frondosa* в бассейне Волги датируются 1973 г. (Саратовская обл., Саратовское водохранилище, в устье р. М. Иргиз и у левого берега возле г. Балаково; Волгоградская обл., Волгоградское водохранилище, залив Меловой овраг) [Лисицына, Артеменко, 1990], сборы *B. x garumnae* – 1974 г. (Самарская обл., берег р. Б. Толкай в окр. д. Б. Толкай) [Папченков, 2007а].

Многолетние наблюдения популяций *B. frondosa* на 10 стационарных участках обсыхающих мелководий на Куйбышевском, Чебоксарском и Горьковском водохранилищах показали, что в них уже в первый (2002) год наблюдений наряду с типичными *B. frondosa* и *B. tripartita* присутствовали гибридные *B. x garumnae*. Затем исчезла *B. tripartita* и стали встречаться, а потом господствовать, возвратный гибрид *B. frondosa* x *B. x garumnae*. Сейчас же ни на одном из стационарных точек наблюдения не отмечается ни *B. frondosa*, ни *B. tripartita*, гораздо меньше стало *B. x garumnae* и везде обильны разные варианты возвратных гибридов *B. frondosa*, которые все больше становятся похожи на типичную *B. frondosa*, но все еще сохраняют признаки *B. tripartita*. Кроме того, все больше становится ранее редкого гибрида *B. frondosa* x *B. radiata*.

Гибридные растения *B. x garumnae* имеют три ростовые формы (рис. 1). Первая, наиболее крупная из них, была обычна в первые годы контакта *B. frondosa* и *B. tripartita*, вторая (средняя на рис. 1) сопровождала исчезновение *B. tripartita*, третья (мелкая) стала

наиболее обычной уже в отсутствие *B. tripartita*, хотя встречалась и в пору доминирования второй. В качестве морфологических особенностей гибридов отмечено отсутствие у большинства листьев боковых долей и наличие в той или иной мере выраженного опушения семян [Папченков, 2006].

Заметно позже, чем *B. x garumnae*, в

местах поселения *B. frondosa* стал появляться ее гибрид с *B. radiata* Thuill. Впервые нами он был найден в 1997 г. (Тверская обл., г. Кимры, Угличское водохранилище), в 2007–2009 гг. этот гибрид на водохранилищах Верхней и Средней Волги стал встречаться регулярно, а в 2010 г. отмечался уже во всех точках наблюдения и имел очень высокую численность.



Рис. 1. Три ростовые формы *Bidens x garumnae* Jeanjean et Debray.

У этого гибрида обычно бывает хорошо развита лишь верхушечная доля листа, имеющая по краю частые мелкие зубчики. Характерным для него является и желтовато-зеленый цвет листовых пластинок; к осени они становятся почти

желтыми. Эти растения также бывают представлены тремя ростовыми формами (рис. 2), но такой зависимости размеров растений от времени начала появления гибрида, как в случае с *B. x garumnae*, не замечено.



Рис. 2. Три ростовые формы *Bidens frondosa* L. x *B. radiata* Thuill.

Еще одним (кроме гибридизации) механизмом воздействия инвазионного вида *B. frondosa* L на аборигенные виды *Bidens* является конкуренция с аборигенными видами за имеющиеся ресурсы. Ускоренные темпы развития вселенца на ранних этапах онтогенеза позволяют *B. frondosa* раньше и полнее использовать имеющиеся ресурсы. Так, наблюдается сокращение латентного периода для части свежих семян *B. frondosa*. Для приблизительно 30 % семян *B. frondosa* и при благоприятных условиях конца августа – начала сентября (тепло и влажно) латентный период сильно укорачивается (до 3–4 недель), в то время как для семян *B. tripartita* латентный период онтогенеза составляет не менее 6 месяцев. Кроме

того, по сравнению с другими видами и гибридами рода *Bidens* у *B. tripartita* сильно увеличен период прорастания семян, достигая 10–12 дней. В условиях нашего экспериментального пруда всхожесть семян *B. frondosa* составляет 52%, *B. tripartita* – лишь 28%. Свежие семена гибридных растений *B. x garumnae* ведут себя подобно одному из родительских видов (*B. frondosa*) – при среднесуточной температуре +25°C они способны прорасти уже осенью. Однако при этом всхожесть у гибридов выше, чем у родительских видов – 80±4 % у *B. x garumnae* против 30±5 % у *B. frondosa*. *B. frondosa* опережает *B. tripartita* и по темпам прироста биомассы (рис. 3).

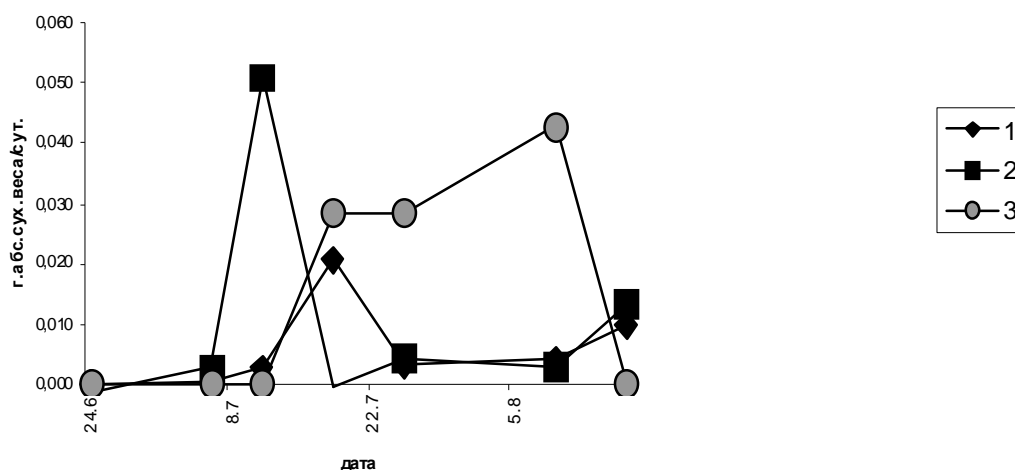


Рис.3. Темпы прироста биомассы растений рода *Bidens* в течение вегетационного сезона: 1 – *B. frondosa*, 2 – *B. tripartita*, 3 – *B. x garumnae*

Уже у проростков *B. frondosa* средняя абсолютно-сухая фитомасса одного растения составляет 0.028 г, тогда как у *B. tripartita* она равна 0.011 г. Для проростков *B. x garumnae* средняя абсолютно-сухая фитомасса одного растения составляет 0.019 г. Средняя фитомасса взрослых

генеративных растений *B. frondosa* равна 1.60 г, *B. tripartita* – 0.46 г, *B. x garumnae* – 1.10 г. Листовой индекс у проростков череды олиственной составляет в среднем 67.9 % против 57.3 у *B. tripartita* и 55.6 % – у *B. x garumnae*. Корневой индекс, соответственно, равен 32.1 %, 41.8 % и 44.4 % (рис. 4–6).

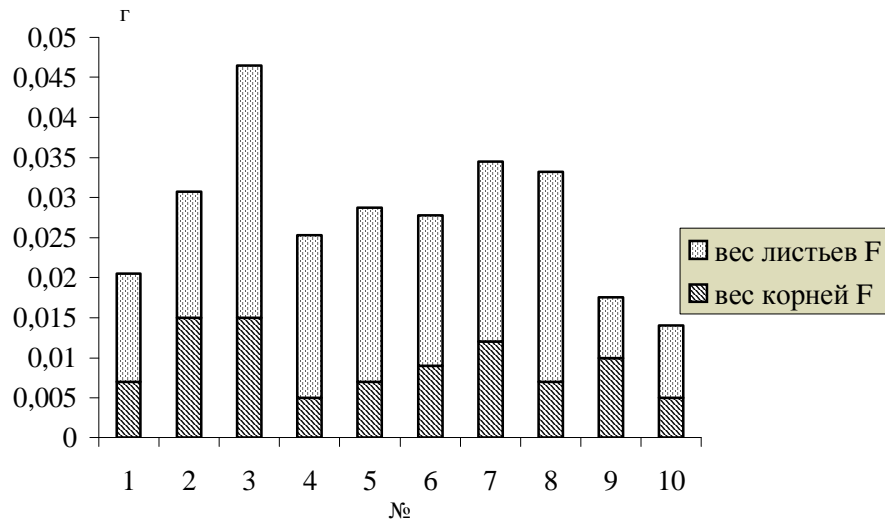


Рис. 4. Структура биомассы проростков *V. frondosa*.

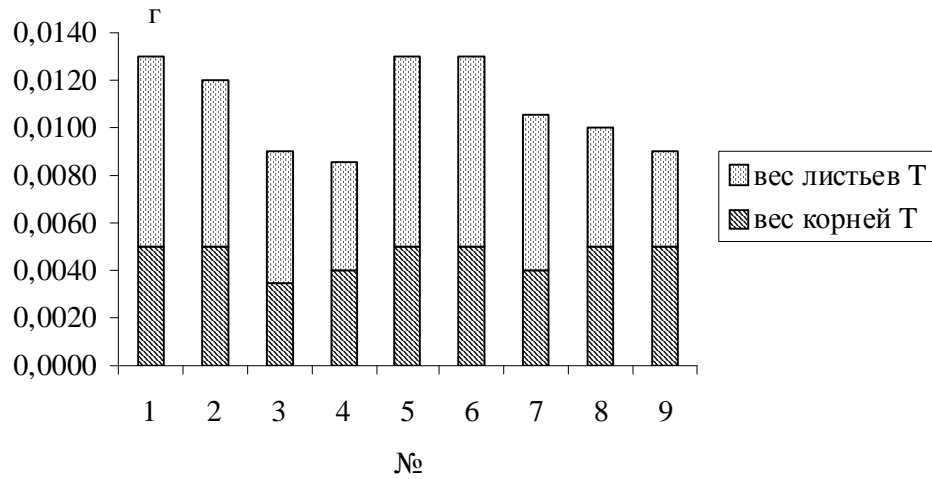


Рис. 5. Структура биомассы проростков *V. tripartite*.

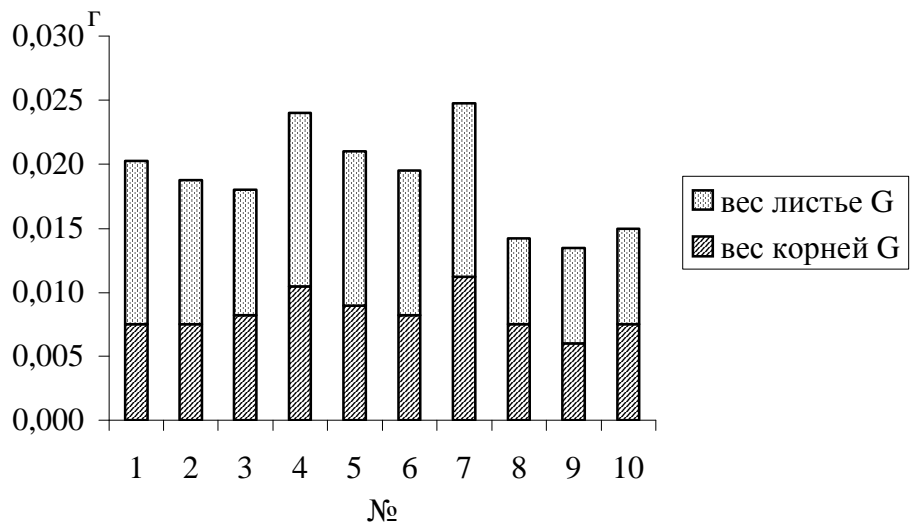


Рис. 6. Структура биомассы проростков *Bidens x garumnae*.

Таким образом, *B. frondosa* безусловно имеет более высокую конкурентную способность по отношению к *B. tripartita*, поскольку обладает более высокими темпами развития и большей биомассой, особенно в начальный период онтогенеза. Еще более высокой конкурентоспособностью обладают гибриды *B. frondosa*, в частности *B. x garumnae*. Основными механизмами воздействия *B. frondosa* L. на аборигенную *B. tripartita* являются поглощение последней в процессе активной гибридизации и конкуренция с ней за имеющиеся ресурсы, что позволяет *B. frondosa* L. активно внедряться в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры.

Благодарности

Работа поддержана грантами Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и Программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Распространение в бассейне Волги и биоэкологические особенности *Bidens frondosa* L. // Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Международ. науч. конф., 5–8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону, 2007. С. 64–65.
- Виноградова Ю.К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // XI Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд.-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 31–32.
- Лисицына Л.И., Артеменко В.И. *Bidens frondosa* L. – новый вид флоры Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 110–111.
- Мосякин С.Г. Під *Bidens* L. (Asteraceae) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 11–18.
- Папченков В.Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. (Тула, 2003). М.: Изд.-во Бот. сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 79–81.
- Папченков В.Г. Интенсивность распространения и гибридизации *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) в бассейне Волги // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго международ. симпоз. по изуч. инвазивных видов. Борок Ярославской обл., Россия, 27 сент. – 1 окт. 2005 г. Рыбинск; Борок, 2006. С. 56–57.
- Папченков В.Г. Редкие и новые гибридные растения в Среднем Поволжье // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 6. С. 137–145.
- Папченков В.Г. Характер воздействия растений-вселенцев на популяции местных представителей флоры водоемов бассейна Волги // Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Международ. науч. конф., 5–8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону, 2007б. С. 238–249.
- Папченков В.Г., Гарин Э.В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97–101.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94–98.
- Папченков В.Г., Лисицына Л.И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 86–90.
- Папченков В.Г., Шпак Т.Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84–94.

- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43–49.
- Koch U.V. Okologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa Verdangt er *Bidens tripartita* L. // Flora. 1988. Bd. 180. S. 3–4.
- Fassett N.C. A manual of aquatic plants / With revision and appendix by E.C. Ogden. Madison: University of Wisconsin, 1975. 405 p.
- Gregor T. Apomicts in the Vegetation of Central Europe. Vechta. 2004. 159 p.
- Noyes R.D. Apomixis in the *Asteraceae*: Diamonds in the Rough // Functional Plant Science and Biotechnology. 2007. N 1(2). P. 207–222.
- Papchenkov V.G. Dynamics of populations *Bidens frondosa* L. and its hybrids on Volga Reservoirs // The III International Symposium “Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok – 3”. Programme and Abstracts. October 5th–9th 2010, Borok; Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010. P. 77.

MECHANISMS OF INFLUENCE INVASION *BIDENS FRONDOSA* L. ON NATIVE BUR-MARIGOLD SPECIES

© 2011 Vasileva N.V., Papchenkov V.G.

E Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl' oblast, 152742 Russia; yv@ibiw.yaroslavl.ru

In coastal conditions of the Kuibyshev, Gorky and Cheboksary reservoirs the long time (2002–2010) stationary observations for a population state of invasive North American *Bidens frondosa* L. and native species populations of the genus *Bidens* were carried out. It has been found that in the process of invasive species implementation into the biota its populations, as well as populations of interacting with it native species of *Bidens*, are experiencing profound changes associated with active natural hybridization and leading to disappearance of the local *B. tripartita*, reduction in the number of *B. radiata* and the formation of a new form of alien *B. frondosa*.

Keywords: bioinvasion, hybrids, native species, *Bidens frondosa*, *Bidens x garumnae*, *Bidens tripartita*, mechanisms of influence, populations.

СОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ КРУПНЫХ РЕК ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

© 2011 Захаров А.Б.¹, Бознак Э.И.²

¹ Институт биологии Коми научного центра УрОРАН, Сыктывкар, Россия,
e-mail: boznak06@rambler.ru

² Сыктывкарский государственный университет, Сыктывкар, Россия

Поступила в редакцию 28.12.2010

Происходящие в последнее время изменения рыбного населения водоемов Европейского Северо-Востока России отражают как реальное появление в сообществах новых видов, так и процесс активного расселения рыб, имевших ранее ограниченное распространение. В бассейне р. Печора отмечено появление 6 ранее не отмеченных видов рыб. По меньшей мере, 6 видов рыб проникло в бассейн р. Северная Двина, почти 200 лет связанный с Волго-Камским бассейном искусственными каналами, которые функционируют как инвазийные коридоры.

Проникновение новых промысловых видов рыб возможно, но их натурализация (учитывая высокий промысловый пресс) маловероятна. Гораздо вероятнее успешное вселение мелких непромысловых видов рыб, обладающих высоким адаптивным потенциалом. Так, в ближайшем будущем можно ожидать проникновения некоторых видов бычков, широко распространившихся по пресным водоемам Волго-Камского бассейна.

Ключевые слова: водоемы Европейского Северо-Востока России, инвазийный коридор, вселение, непромысловые виды рыб.

Введение

Изменения состава и структуры ихтиофаун морских акваторий и бассейнов крупных рек Евразии и Северной Америки, наблюдаемые на рубеже XX и XXI вв., привлекают все большее внимание не только специалистов разных биологических дисциплин, но и многих управленческих структур и общественности. Анализ специальной литературы показывает, что в последние два десятилетия, наблюдаемые изменения рыбного населения отражают как реальное появление в их составе новых чужеродных видов рыб, зачастую не характерных даже для водоемов приграничного региона, так и процесс активного расселения некоторых видов рыб, прежде имевших небольшую численность и ограниченное распространение. Не

вызывают особых споров и причины происходящих преобразований, главными из которых считаются развитие водных коммуникаций, связывающих разные бассейны рек (и как следствие – появление инвазийных коридоров), акклиматизационные работы, расширение спектра рыб, используемых в товарном рыбоводстве и случайные интродукции. Важным фактором, влияющим на преобразование аборигенных ихтиофаун, признается и изменение природных климатических условий (в частности глобальное потепление климата) и региональная трансформация средовых параметров, определяющих биотопические условия обитания рыб. Теперь уже очевидно, что главным катализатором вынужденной реконструкции ихтиофаун обширных акваторий

и структурно-функциональной реорганизации рыбного населения отдельных водоемов является антропогенное преобразование природных ландшафтов и водных экосистем.

Проникновение и натурализация чужеродных представителей животного и растительного мира, в том числе и рыб, отмечаются во многих регионах мира. Эти процессы активно идут и на территории Европейской части России в бассейнах крупных рек Севера. Формирование новых ареалов некоторых видов связано как с целенаправленными интродукциями, так и с последующим саморасселением из водоемов вселения [Кудерский, 2005]. Устойчивость рыбного населения разнотипных водоемов, расположенных в различных климатических зонах, к чужеродным видам оказалась достаточно высокой. В новых условиях численность большинства акклиматизантов без искусственного поддержания затухает и вид выпадает из состава рыбного населения.

Фаунистические и рыбохозяйственные исследования водоемов европейского Северо-Востока России ведутся вот уже полтора столетия [Данилевский, 1862; Ерофейчев, 1926; Варпаховский, 1900; Никольский и др., 1947; Зверева и др., 1953; Сидоров, 1974; Соловкина, 1975; Пономарев, Сидоров, 2002; Новоселов, 2000; Захаров и др., 2008]. Подавляющее большинство опубликованных работ посвящено изучению рыбного населения бассейнов двух крупнейших рек Европейского Севера – Печоры и Северной Двины (в том числе ее крупнейшего притока – р. Вычегда). Помимо общих фаунистических сводок, в подавляющем большинстве публикаций упоминаются лишь редкие случаи поимки отдельных видов рыб, которые можно отнести к чужеродным, реже приводятся сведения об их биологических параметрах [Берг 1935; Никольский, 1935; Соловкина, 1975; Пономарев, Сидоров, 2002;

Пономарев и др., 1998; Захаров и др., 1998, 2007; Новоселов 2000, 2003; Бознак, 2003, 2004, 2008].

В данном сообщении на основании анализа имеющихся опубликованных данных и материалов, накопленных авторами, делается попытка описать картину проникновения и расселения инвазийных видов рыб, расширяющих свой ареал, в бассейнах двух крупных речных систем, расположенных на территории Республики Коми, рек Печора и Вычегда.

Материал и методы

Материалами для выполнения настоящего обзора послужили литературные источники, отражающие результаты изучения видового состава рыбного населения водоемов бассейнов рек Печора и Северная Двина за почти 150-летний период. Особое внимание уделено при этом сообщениям о находках рыб, ранее неотмеченных в водоемах этого района.

Анализ изменений видового состава рыбного населения и границ ареалов некоторых видов рыб, произошедших в течение нескольких последних десятилетий, проведен на основе собственных материалов авторов, накопленных в ходе изучения рыбной части сообщества водоемов Европейского Северо-Востока России с 1988 по 2009 г. За этот период нами обследовано более 30 водотоков и порядка 30 озер с разной степенью изоляции, относящихся к бассейнам рек Печора и Вычегда.

Важной составляющей данной работы явилась проверка достоверности сообщений о поимке видов рыб, нехарактерных для изучаемых водоемов. В настоящей работе упоминание о находках того или иного вида приводится или на основе описания выловленного экземпляра, или если сообщение о находке подтверждено документально (фото и видеоматериалы, чешуя, фрагменты скелета и т.д.).

Результаты и обсуждение

В течение последних нескольких десятилетий было зарегистрировано, по меньшей мере, 11 видов рыб, ранее не встречавшихся в водоемах Республики Коми или значительно расширивших свой ареал. Список рыб, обитающих в бассейне р. Печора, пополнился 6 видами, в водоемах Вычегодского бассейна обнаружено 8 видов, ранее не встречавшихся на данной территории или расселившихся на новые, ранее нехарактерные для них участки.

За весь период исследований в составе рыбного населения р. Печора отмечено появление 6 видов рыб (речная камбала, горбуша, стерлядь, сибирский осетр, уклея и верховка), которых условно можно отнести к адвентивным видам.

Речная камбала *Platichthys flesus* Linnaeus, 1758, находка которой в 200 км от авандельтовой части р. Печора до сих пор остается единственной [Пономарев и др., 1998], не является вселенцем в узком смысле этого слова. По-видимому, наблюдается лишь случайное проникновение камбалы вверх по течению из устьевых участков, где этот вид рыб довольно обычен.

Горбуша *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) проникла в р. Печора в результате автоинтродукции. Известно, что после начала ее искусственного воспроизводства на рыбозаводах и выпуска мальков в реки Кольского полуострова в 1956–1957 гг., горбуша за полвека освоила ряд рек, имеющих прямой сток в Баренцево море. На европейском Севере России она образовала самовоспроизводящую популяцию, способную, вероятно, существовать без дополнительного выпуска заводских мальков. Впервые горбуша в р. Печора выловлена в 1965 г., в настоящее время этот вид рыб достаточно регулярно встречается в уловах местных жителей. Кроме русла р. Печора, по сведениям местных жителей, она отмечена в таких притоках как реки Цильма, Пижма, Уса и Кожва. Сотрудниками инспекции

рыбоохраны наблюдался нерест горбуши в русле р. Пижма. Низкая частота поимки горбуши и ее биологические особенности (гибель после нереста и быстрый скат мальков в море после непродолжительного периода обитания в реке) серьезно осложняют специализированные исследования, таким образом, по численности этот вид рыб в бассейне р. Печора классифицируется как редкий. Численность горбуши в печорском бассейне, очевидно, не лимитируется ее взаимоотношением с аборигенным рыбным населением и зависит скорее от факторов антропогенной природы.

Стерлядь *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758 появилась в р. Печора в результате ее интродукции из Северной Двины в 1928–1933, и 1949–1950 гг. В настоящее время она обитает в среднем и нижнем течении Печоры и образовала самовоспроизводящую популяцию, численность которой находится на промысловом уровне [Захаров и др., 1998], однако в целом для бассейна стерлядь является малочисленным видом.

Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt, 1869 в состав рыбного населения р. Печора включался многими исследователями [Берг, 1916, 1948; Борисов, 1923; Остроумов, 1972; Соловкина, 1975; Атлас пресноводных рыб..., 2003 и др.]. Основанием для этого послужила работа Н.Я. Данилевского [1862], в которой упоминается о поимке осетра в 1859 г. В последующие полтора столетия, несмотря на неоднократно поступавшие от местных жителей сигналы о вылове рыбы, похожей на осетра, достоверных случаев его поимки зафиксировано не было. В 2005 г. нами были описаны два осетра, пойманные рыбаками-любителями в нижнем течении р. Печора [Захаров и др., 2007]. Спустя год, осетр был отмечен в дельте Печоры специалистами СевПИПРО (устное сообщение А.П. Новоселова). В этом же 2006 г. рыбопромысловиками в районе с. Усть-Цильма при лове ряпушки в

русле р. Печора в плавную сеть был пойман сеголеток сибирского осетра, который был доставлен в Сыктывкар и любезно передан в лабораторию ихтиологии и гидробиологии Ю.П. Шубиным. Случай поимки сеголетка имеет важное значение, поскольку позволяет констатировать, что в р. Печора происходит естественное воспроизводство этого вида рыб. В настоящее время численность сибирского осетра в р. Печора находится на низком уровне, этот вид рыб внесен в последнее издание в Красной Книги Республики Коми как редкий.

Обыкновенная верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1834) в бассейне р. Печора впервые была отмечена В.И. Пономаревым в 2004 г. в контрольных уловах из малых притоков в районе г. Печора. В 2005 г. это вид рыб был обнаружен в водоеме-охладителе Печорской ГРЭС [Бознак, Захаров, 2009; Бознак, Рафиков, 2009]. На сегодняшний день, помимо водоема-охладителя, верховка обнаружена нами и в ряде озер, расположенных в районе г. Печора. Другой вид карповых – уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) – впервые обнаружена нами в 2008 г. в водоеме-охладителе Печорской ГРЭС. Результаты изучения морфологии обоих видов пока не позволяют однозначно ответить на вопрос: проникли ли эти виды на территорию Печорского бассейна в результате деятельности человека, или же обитают на данной территории исторически длительное время. Тем не менее, находки верховки в ряде озер среднего течения р. Печора, а также соответствие количества позвонков печорской верховки общей географической закономерности изменения данного показателя позволяет предположить, что верховка обитает в бассейне Печоры длительное время, тогда как уклейка, скорее всего, была случайно вселена в процессе работы садкового хозяйства,

организованного на базе водоема-охладителя Печорской ГРЭС.

В отличие от бассейна р. Печора, относительно изолированного от других речных систем, бассейн р. Северная Двина почти 200 лет посредством искусственных каналов связан с крупными водотоками, впадающими в Каспийское, Аральское и Черное моря. Екатерининский канал, соединяющий верховья Вычегды с Камой, и водный путь через Кубенские озера и р. Сухону, связывающий Северную Двину с Волгой, функционируют как инвазийные коридоры, которые в принципе допускают более или менее свободные миграции рыб между северо-западной и восточной частями Волжского бассейна и бассейном р. Северная Двина.

Анализ накопленных данных по распространению рыб на Северо-Востоке России [Лепехин, 1814; Лукаш, 1923; Остроумов, 1955, 1972; Зверева, 1969; Соловкина, 1975; Сидоров, 1983; Кудерский, 1961, 1987, 1989; Новоселов, 2000; Бознак, 2003 и мн. др.] позволяет заключить, что посредством саморасселения и частично ненаправленной интродукции, в бассейн р. Сев. Двина (и р. Вычегда) проникли стерлядь, судак, белоглазка, жерех и ротан-головешка.

Стерлядь проникла в р. Вычегда, по-видимому, в начале XIX в. после аварии шлюзов на Северо-Екатерининском канале, связавшем Северодвинский и Камский бассейны [Берг, 1949; Остроумов, 1972; Атлас пресноводных рыб..., 2003 и др.]. В первой половине XX в. стерлядь активно добывалась в русле р. Вычегда, однако в связи с падением численности в 1962 г. ее промысел был прекращен [Соловкина, 1975]. Исследования, проведенные в рамках гранта «Осетровые России», показали широкое распространение стерляди в русле р. Вычегда, а ее современная численность оценивается около 120 000 экземпляров [Захаров и др., 1998].

Судак *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) в Северодвинском бассейне появился в результате его вселения в р. Сухону из Кубенского озера и с 1950-х гг. является здесь достаточно обычным промысловым видом [Соловкина, 1975; Новоселов, 2000]. В р. Вычегда судак встречается практически на всем ее протяжении, однако численность его невысока.

В среднем течении р. Вычегда в начале 1980-х гг. была отмечена чехонь *Pelecus cultratus* Linnaeus, 1758, [Сидоров, 1983; Петров и др., 1987]. По-видимому, единичные случаи поимки отражали происходившую в тот момент попытку проникновения чехони из водоемов Волго-Камского бассейна. В настоящее время этот вид рыбы в бассейне р. Вычегда не встречается.

В Северодвинском бассейне белоглазка *Abramis sapa* (Pallas, 1814) впервые была обнаружена в 1971 г. в нижнем течении р. Вычегды [Соловкина, 1975], позднее появилась в р. Сев. Двине, где, быстро увеличивая свою численность, распространилась до участков приустьевого взморья [Новоселов, 2000]. В качестве возможных путей расселения белоглазки можно указать Екатерининский канал, связывающий р. Юж. Кельтму с р. Сев. Кельтмой, другим возможным путем саморасселения является Паразовицкий канал, связывающий р. Паразовицу и оз. Кубенское [Новоселов, 2000]. В настоящее время белоглазка в небольших количествах, но достаточно регулярно встречается в уловах из русла среднего течения р. Вычегда.

Жерех *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) в бассейне р. Вычегда остается редким видом, хотя он уже обнаружен в нижнем течении ее семужье-нерестового притока – р. Вымь.

К перечисленным видам необходимо добавить ротана-головешку *Perccottus glenii* Dybowski, 1877, зарегистрированного в техногенных прудах в районе г. Сыктывкара [Бознак, 2004]. Этот вид рыб был вселен в

водоемы Вычегодского бассейна, по-видимому, в результате бесконтрольной деятельности аквариумистов. В местах обитания (небольшие изолированные пруды) ротан довольно многочислен и составляет основную часть любительских уловов.

Голавля *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) и красноперку *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), обнаруженных в последние годы в среднем течении р. Вычегда и ее притоках, видимо следует отнести к видам, расширяющим ареал в системе одной реки. Голавль, ранее обитавший преимущественно в верхнем течении р. Сысола и ее притоках, в последние годы нередко встречается в русле среднего течения р. Вычегда и приустьевых участках ее притоков (Локчим, Сысола и Вымь). Более того, в 2008 г. голавль впервые обнаружен нами в семужье-нерестовой р. Елва (приток верхнего течения р. Вымь).

Таким образом, несмотря на широкое распространение, чужеродные виды в бассейне р. Вычегда в настоящее время не имеют серьезного промыслового значения (за исключением, может быть, стерляди) и согласно принятой классификации относятся к редким или малочисленным видам, доля которых в уловах не превышает 1 % от общего количества представителей аборигенного рыбного населения.

Понятно, что наличие инвазийных коридоров и интродукционные работы способствуют появлению новых видов в составе рыбного населения северных рек, однако не гарантируют их натурализацию вне материнского ареала. Закрепление на новых местообитаниях всегда основано на реализации адаптивного потенциала, особенно если биологические особенности вселенцев обеспечивают им преимущество перед представителями аборигенной ихтиофауны.

Анализ показывает, что большинство вселенцев являются

эврибионтными видами, обладающими рядом особенностей биологии. Большая часть вселенцев (и видов, расширяющих свой ареал) по способу питания относятся к эврифагам (ротан-головешка, стерлядь, частично сибирский осетр, красноперка) или хищникам (судак, голавль, жерех). Иными словами, кормовая база водоемов бассейнов рек Вычегда и Печора, как правило, не препятствует их натурализации.

Важной особенностью рыб-вселенцев является их отношение к нерестовому субстрату и местам нереста. В качестве нерестового субстрата они используют плотные каменистые, песчано-гравийные грунты, или способны откладывать икру на разнообразные подводные предметы. В некоторых случаях (ротан-головешка) для них характерна и забота о потомстве, значительно повышающая выживаемость мальков. В условиях нестабильности водного режима эти виды рыб получают дополнительные преимущества, так как их воспроизводство не зависит от уровня весеннего половодья, тогда как нерестовые площади аборигенных рыб, преимущественно фитофилов, тем обширнее, чем выше уровень паводковых вод.

Другим преимуществом рыб, нерестящихся вне поймы, является формирование ими нерестовых скоплений руслового типа вне зоны, доступной для интенсивного облова. Иными словами, виды, не заходящие в поймы на нерест, облавливаются не столь интенсивно, как аборигенные фитофилы.

В последние же десятилетия именно иррациональный несанкционированный лов рыбы (особенно в весенний период) привел к резкому сокращению промысловых запасов многих видов рыб в бассейнах рек Северная Двина и Печора [Захаров и др., 2008]. Кроме того, промысловый пресс на аборигенное рыбное население, тесно связанное на разных этапах онтогенеза с

придаточными водоемами (курьи, старицы, пойменные озера и т. д.), оказывается круглогодично, в то время как русловые участки, к которым приурочен жизненный цикл большинства вселенцев, менее доступны для лова.

Еще одним фактором, благоприятно влияющим на уровень воспроизводства, является высокая выживаемость потомства. Средняя индивидуальная плодовитость почти всех промысловых видов-вселенцев выше, нежели у представителей аборигенной фауны. Такие виды как плотва, язь, лещ и окунь, входящие в ядро рыбного населения большинства северных водоемов, имеют индивидуальную плодовитость на 20–30 % ниже, чем судак, голавль или стерлядь и тем более, сибирский осетр.

Таким образом, изменяющиеся условия окружающей среды, наблюдаемые в последние десятилетия, способствовали натурализации новых пресноводных видов (судак, жерех, стерлядь, сибирский осетр, ротан-головешка) в экосистемы северных рек и расширению ареалов, рыб ранее обитавших на ограниченных акваториях (красноперка, голавль и, возможно, белоглазка).

Попытаемся описать возможный сценарий дальнейшего изменения рыбного населения водоемов бассейнов рек Печора и Вычегда на ближайшие 30–40 лет. При этом принимается, что система природопользования и природосбережения остается на современном уровне, а климатические изменения не будут носить катастрофический характер. С другой стороны, инвазийные коридоры, соединяющие р. Северная Двина с соседними бассейнами, существуют уже около двух столетий, то есть географическая изоляция не является барьером для проникновения и расселения чужеродных видов, способных к активной ареальной экспансии. Однако их натурализация, как и во многих других водных

системах мира, констатируется лишь в последние три-четыре десятилетия и очевидно отражает региональные изменения средовых условий.

На фоне повышения среднегодовых температур, особенно в условиях хронического техногенного загрязнения, можно ожидать ускорения процессов эвтрофирования большинства водоемов. Расширение транспортных коммуникаций еще более усилит промысловый пресс. Все это неизбежно приведет к преобразованию состава и структуры рыбной части сообщества большинства водоемов.

В бассейне р. Печора, вероятно, продолжится выпадение из воспроизводства отдельных локальных группировок лососеобразных рыб.

Это, прежде всего, коснется атлантического лосося и омуля, совершающих протяженные анадромные миграции, а также таких длиннопериодических видов как чир и нельма. Состояние популяций европейского хариуса, сига и пеляди несколько устойчивей, но снижение их ресурсного потенциала очевидно. Численность такого короткоциклического вида как европейская ряпушка сохранится, по-видимому, на эксплуатационном уровне. Промысловую часть населения рыб р. Печора будут представлять в основном язь, плотва и окунь, в уловах снизится доля щуки. Маловероятно усиление роли в сообществе инвазивных видов, обладающих высокой коммерческой ценностью (стерлядь, сибирский осетр и горбуша). Кроме того, численность стерляди в Печоре, очевидно, уже прошла стадию быстрого роста и находится теперь в фазе стабилизации. Появление новых видов-вселенцев, в связи с географической изоляцией бассейна р. Печора и отсутствием пресноводного инвазионного коридора, маловероятно.

Для бассейна р. Северная Двина и р. Вычегда вероятен несколько иной сценарий развития ситуации. Вырубка лесов и изменение поверхностного

стока, а также широкомасштабный и иррациональный промысел, по-прежнему будут в числе важнейших факторов, лимитирующих состав и численность рыб. При современном уровне природопользования большинство видов лососеобразных (атлантический лосось, нельма, жилая и проходная форма сига и европейский хариус) утратят какое-либо ресурсное значение. Численность основных промысловых рыб (язь, плотва, лещ, щука и окунь), вылавливаемых на всех стадиях жизненного цикла, по-видимому, будет снижаться до уровня нерентабельного лова.

В этих условиях широкое распространение могут получить часть видов, уже проникших в водоемы Северодвинского бассейна (белоглазка, ротан-головешка), или может произойти расширение ареала рыб, ранее приуроченных к локальным местам обитания (голавль, возможно, красноперка). Типичные местообитания европейского хариуса и его экологическую нишу частично займет елец. Так, уже сейчас наблюдается освоение ельцом верхнего течения таких семужье-нерестовых рек, как Локчим и Вымь.

Проникновение новых видов рыб, типичных для Волжского бассейна (сазан, чехонь, горчак, подуст, рыбец и т. д.) через существующие инвазивные коридоры возможно, однако успешность их натурализации будет в значительной степени зависеть от особенностей биологии и потребительской ценности того или иного вида рыб. Так, вследствие интенсивного пресса рыболовства маловероятна натурализация ценных в потребительском отношении рыб (чехонь, рыбец, подуст и др.) и видов, использующих в качестве нерестового субстрата растительность (сазан). Гораздо вероятнее успешное вселение мелких непромысловых видов рыб, особенно если они способны использовать нерестовые субстраты нехарактерные для аборигенных рыб.

Вполне возможно проникновение в Северодвинский (и Вычегодский) бассейн некоторых видов бычков, широко распространившихся по пресным водоемам Волго-Камского бассейна, таких как бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) или бычок-цуцик *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), приобретенный ареал которых непосредственно граничит с Северодвинским бассейном [Атлас пресноводных рыб..., 2003; Иванчев, Иванчева, 2010; Dyakina, Korolev, Reshetnikov, 2010].

Ротан-головешка в случае проникновения в русловые системы рек Сысола и Вычегда найдет свое место в составе рыбного населения. Его общая численность, по мере расширения ареала, будет закономерно увеличиваться. Однако, доминирующее положение этот вид рыб сможет занять, по-видимому, только в небольших придаточных водоемах.

Доля в уловах «промысловой части» вселенцев, возможно, несколько возрастет. В структуре рыбного населения можно ожидать некоторое увеличение доли судака и жереха, однако, серьезного значения в промысле они иметь не будут. Доля стерляди в уловах в целом не превышает 5 %, и нет оснований ожидать естественного повышения ее численности.

Предложенный прогноз имеет пессимистический характер. Однако негативные тенденции снижения биологического разнообразия и ресурсного значения рыбного населения водоемов региона вполне возможно ограничить. Пути их восстановления и сохранения хорошо известны. Это снижение техногенного загрязнения водных экосистем, эффективная охрана и мероприятия по искусственному воспроизводству ценных и промысловых видов рыб, донорские популяции которых в водоемах Европейского Севера сохранились до настоящего времени.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 98-04-50007 «Структурно-функциональные трансформации в крупных озерно-речных системах Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия и климатических изменений», программы ФЦНТП тема № 84 «Оценка разнообразия пресноводных экосистем» и тема № 209 «Оценка состояния и восстановление биологического разнообразия лососевых водоемов Северо-Востока Европейской части России», программы отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России. Фундаментальные основы рационального использования биологических ресурсов» проекта «Ресурсы лососевых рыб в крупных реках Европейского Северо-Востока и Западной Сибири», ряда международных проектов и проектов Госкомрыболовства РФ.

Литература

- Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с. (1 т.), 253 с. (2 т.).
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод Российской империи. М., 1916. 554 с.
- Берг Л.С. Материалы по биологии семги // Изв. ВНИИ озерного и речного рыбного хозяйства. Л., 1935. Т. XX. С. 3–113.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 1. 468с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 3. С. 930–1370.
- Бознак Э.И. Ихтиофауна реки Вычегды (морфология, биология, зоогеография). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 22 с.
- Бознак Э.И. Головешка-ротан *Percottus glenii* (Eleotridae) из бассейна реки Вычегды // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 5. С. 712–713.
- Бознак Э.И. Красноперка *Scardinius erythrophthalmus* притоков реки

- Северная Двина // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 3. С. 427–429.
- Бознак Э.И., Захаров А.Б. Рыбное население индустриального водоема в условиях многофакторного антропогенного воздействия // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: В 2 т. Т. II: Управление водными ресурсами речных водосборов. Водная экология: труды Междунар. науч.-практ. конф. (26 мая–28 мая 2009 г., Пермь) / Перм. гос.ун-т. Пермь, 2009. С. 220–224.
- Бознак Э.И., Рафиков Р.Р. О находках уклейки (*Alburnus alburnus*) и верховки (*Leucaspius delineatus*) в водоемах бассейна р. Печора // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: Материалы докладов Всероссийск. науч. конференции с международ. участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16–20 ноября 2009 г.). Сыктывкар, 2009. С. 34–35.
- Борисов П.Г. Рыболовство в нижнем течении р. Печоры // Рыбное хозяйство, 1923. № 4. С. 83–126.
- Варпаховский Н.А. Рыбный промысел в среднем течении р. Печоры // Исследование о состоянии рыболовства в России. СПб., 1900. 56 с.
- Данилевский Н.Я. Рыбные и звериные промыслы в Белом и Ледовитом морях // Исследование о состоянии рыболовства в России. СПб., 1862. Т. VI. 257 с.
- Ерофейчев И.П. Рыбный промысел Печоры Архангельской губернии. Архангельск, 1926. С. 1–92.
- Захаров А.Б., Осипова Т.С., Крылова В.Д. Итоги и перспективы интродукции стерляди *Acipenser ruthenus* в бассейн Печоры // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 6. С. 825–829.
- Захаров А.Б., Пономарев В.И., Таскаев А.И. Рыбные ресурсы крупных речных систем Европейской части Арктики России и перспективы развития рыбного хозяйства // Север: арктический вектор социально-экономических исследований. Сыктывкар, 2008. 408 с. (Научный совет РАН по вопросам регионального развития).
- Захаров А.Б., Туманов М.Д., Шалаев С.Н. Сибирский осетр *Acipenser baerii* // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47, № 2. С. 196–201.
- Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.
- Зверева О.С., Кучина Е.С., Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 230 с.
- Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилежащих территорий. Рязань: Голос губернии, 2010. 292 с.
- Кудерский Л.А. О причинах отсутствия судака в бассейне Белого моря и реки Печоры // Материал по зоогеографии Карелии. 1961. Вып. 1. С. 8–19
- Кудерский Л.А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102–121.
- Кудерский Л.А. Охрана фауны рыб во внутренних водоемах Северо-Запада и Севера Европейской части СССР // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ. 1989. Вып. 290. С. 129–141.
- Кудерский Л.А. Изменения рыбного населения водоемов Европейской части России в XX столетии // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго межд. симпоз. по изучению инвазийных видов. Рыбинск; Борок, 2005. С. 156–157.
- Лепехин И.И. Дневные записки путешествия доктора и академии наук адъютанта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1768–1769 году. Ч. III. Второе изд. СПб., 1814. 376 с.
- Лукаш Б.С. Рыбы реки Вычегды (Зырянский край) // Север. Вологда, 1923. Кн. 3–4. С. 163–177.
- Никольский Г.В. Список рыб из неолита р. Онеги // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. 1935. Т. XLIV,

№ 3. С. 113–118.

Никольский Г.В., Громчевская Н.А., Морозова Г.И., Пикулева В.А. Рыбы бассейна Верхней Печоры // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. 1947. Нов. сер., отдел зоологич., вып. 6 (XXI). С. 5–202.

Новоселов А.П. Современное состояние рыбной части сообществ в водоемах Европейского Северо-Востока России. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.

Новоселов А.П. К вопросу о появлении чужеродных видов рыб в бассейне Белого моря // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. Междун. конф. Сыктывкар, 2003. С. 61.

Остроумов А.А. О состоянии запасов северодвинской стерляди // Рыбное хозяйство. 1955. С. 35–38.

Остроумов Н.А. Животный мир Коми АССР. Позвоночные. 2-е переработ. изд-е. Сыктывкар: Коми книж. изд-во, 1972. 279 с.

Петров О.В., Гурьев, В.Н., Доровских Г.Н. Список видов позвоночных животных биостанции СГУ и ее окрестностей. Методические указания к учебной практике по зоологии студентов-биологов II курса. Сыктывкар, 1987. 22 с.

Пономарев В.И., Захаров А.Б., Шалаев С.Н. О нахождении речной камбалы *Platichthys flesus* L. в реке Печоре // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 2. С. 278–279.

Пономарев В.И., Сидоров Г.П. Обзор ихтиологических и рыбохозяйственных исследований в бассейне реки Печора // Водные организмы в естественных и трансформированных экосистемах Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2002. С. 5–33. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 170).

Сидоров Г.П. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1974. 164 с.

Сидоров Г.П. Состояние и перспективы развития рыбного хозяйства Европейского Северо-Востока // Водоемы бассейнов Печоры и Вычегды. Сыктывкар, 1983. С. 109–121. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 57).

Соловкина Л.Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 168 с.

Dyakina T.N., Korolev V.V., Reshetnikov Yu.S. The new fish species in the water bodies of Kaluga region // The III International Symposium "Invasion of alien species in Hoarctic. Borok – 3". Programme and Book of Abstracts. Borok; Myshkin, 2010. P. 42.

CURRENT CHANGES IN FISH POPULATION OF THE EUROPEAN RUSSIAN NORTH-EAST LARGE RIVERS

© 2011 Zakharov A.B.¹, Boznak E.I.²

¹ Institute of Biology of Komi Research Center UrBRAS, Syktyvkar, Russia

² Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia

The current changes in fish population of the European Russian North-East water-bodies reflect a real appearance of new fish species in communities as well as an active expansion of fish species which were few till today. Six new fish species not marked previously have been identified in the Pechora River basin. At least 6 fish species have appeared in the Northern Dvina basin, which has been connected to the Volga-Kama basin through artificial channels for almost 200 years ("invasive" fish migration corridors).

Appearance of new commercial fish species in northern river ecosystems is possible, but not their naturalization (because of high catches ratio). Successful immigration of small non-commercial fish species with high adaptive potential is much more possible. Thus, in the nearest future we may await a penetration of some species of bullhead, well-presented in freshwater water-bodies of the Volga-Kama basin.

Key words: water-bodies of European North-East of Russia, invasion corridor, successful immigration, non-commercial fish species.

ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ В ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

© 2011 Капитонова О.А.

ГОУВПО «Удмуртский государственный университет», г. Ижевск; kapoa@uni.udm.ru

Поступила в редакцию 28.10.2010

На территории Вятско-Камского Предуралья отмечено произрастание 22 видов чужеродных водных и прибрежно-водных растений, составляющих 6.5% от числа известных для региона видов макрофитов. Большинство из них не являются активными ценозообразователями и входят в состав аквальных сообществ в качестве сопутствующих элементов (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Xanthium strumarium*, *Epilobium pseudorubescens*, *Juncus gerardii*, *Senecio vulgaris*, *Typha laxmannii*, *Mimulus guttatus*, *Butomus junceus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Zannichellia repens*). Они произрастают на вторичных и открытых естественных экотопах и в настоящее время не представляют большой угрозы для экосистем водоемов региона, поскольку имеют крайне низкую активность в аквальных сообществах. Среди чужеродных видов макрофитов имеются также инвазионные виды. Некоторые из них (*Najas major*, *Vallisneria spiralis*, *Phragmites altissimus*, *Juncus tenuis*, *Echinochloa crusgalli*) прочно вошли в состав сообществ вторичных биотопов, но представляют угрозу для местных видов макрофитов лишь в специфических местообитаниях, экологические условия которых значительно отклоняются от нормальных. Другие (*Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Impatiens glandulifera*, *Mentha longifolia*, *Lemna gibba*) натурализовались в естественных экосистемах или активно внедряются в них. Подавляющее большинство чужеродных видов макрофитов в пределах региона – это растения, не относящиеся к собственно водным: гигрофиты (10 видов, или 45.5 %) и гигромезофиты (3 вида, или 13.6 %). К чужеродным гидрофитам относятся лишь 5 видов (22.7 %), к гелофитам – 4 вида (18.2 %). 6 видов чужеродных макрофитов (27.3 %) имеют трансконтинентальный (североамериканский) занос, 12 видов (54.5 %) – трансзональный и 4 вида (18.2 %) занесены из смежных природных зон.

Ключевые слова: Вятско-Камское Предуралье, макрофиты, водные растения, адвентивные виды, чужеродные макрофиты, инвазии в пресноводные экосистемы.

Введение

Вятско-Камское Предуралье (ВКП) охватывает территорию Удмуртской Республики и сопредельные районы Пермского края, Кировской области, Республики Татарстан и Республики Башкортостан. В гидрографическом плане ВКП относится к бассейну р. Волги. Регион имеет удобное экономико-географическое положение: наличие двух крупных судоходных рек – Камы и Вятки, пересечение региона на севере и юге в широтном направлении двумя железнодорожными ветками с

крупными транспортными узлами, густая сеть магистральных автодорог благоприятствуют экономическим связям с другими регионами страны. Эти же условия, а также высокая степень антропогенного преобразования территории ВКП, создают предпосылки для проникновения на рассматриваемую территорию чужеродных растений. Состав адвентивной фракции региональной флоры в целом изучен достаточно хорошо [Туганаев, Пузырев, 1988; Баранова и др., 1992; Бакин и др., 2000; Тарасова, 2007]. В этом

отношении особенно выделяется территория Удмуртской Республики, где на начало текущего столетия отмечено произрастание более 940 видов адвентивных растений [Пузырев, 2006]. Подавляющее большинство чужеродных видов в регионе представлено наземными растениями. Видов, произрастающих в составе растительности водоемов и водотоков, относительно немного. Целью настоящей статьи является анализ распространения на территории ВКП адвентивных видов водных и прибрежно-водных растений (макрофитов) и предварительная оценка потенциальной угрозы пресноводным экосистемам региона от их инвазий.

Материал и методика

Основным материалом для данной статьи послужили флористические и геоботанические данные, собранные автором на территории ВКП с 1995 по 2010 г. В анализ вовлекались также литературные сведения о находках адвентивных видов водных и прибрежно-водных растений, встречающихся на рассматриваемой территории [Туганаев, Пузырев, 1988; Баранова и др., 1992; Овёснов, 1997;

Бакин и др., 2000; Пузырев, 2008, 2009], а также устные сообщения А.Н. Пузырева и ботанические сборы В.И. Капитонова. Характеристика видов по времени иммиграции, способу иммиграции и степени натурализации, а также принадлежность к флорогенетическому элементу приводятся в основном по [Туганаев, Пузырев, 1988]. Названия экобиоморфных групп даны согласно [Папченков, 2001].

Результаты и их обсуждение

В результате анализа полученных данных и обработки литературных сведений установлено, что адвентивная фракция флоры водных и прибрежно-водных растений на территории ВКП к настоящему времени включает 22 таксона (табл.), что составляет 6.9% от числа известных для региона видов макрофитов. Последних на территории ВКП, по нашим данным, насчитывается около 320 видов. Эту группу составляют макрводоросли, водные мхи и сосудистые растения, однако на сегодняшний день адвентивные виды известны лишь среди цветковых растений.

Таблица. Основные характеристики чужеродных видов водных и прибрежно-водных растений Вятско-Камского Предуралья

№	Название вида	Экобиоморфная группа	Время иммиграции	Способ иммиграции	Степень натурализации	Тип ареала	Флорогенетический элемент
1.	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	Гигромезофит	2	1	3	Гемикосмополитный	Североамериканский
2.	<i>Butomus junceus</i> Turcz.	Гелофит низкотравный	2	1	2	Восточно-европейско-азиатский	Центральноазиатский
3.	<i>Chenopodium glaucum</i> L.	Гигрофит травянистый	2	1	1	Голарктический	Ирано-туранский
4.	<i>C. rubrum</i> L.	Гигромезофит	1	1	1	Голарктический	Ирано-туранский
5.	<i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Beauv.	Гигрофит травянистый	1	1	3	Гемикосмополитный	Восточноазиатский

6.	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	Погруженный укореняющийся гидрофит	2	1	1	Гемикосмополитный	Североамериканский
7.	<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	Гигрофит травянистый	2	1	1	Голарктический	Североамериканский
8.	<i>Epilobium pseudorubescens</i> A.Skvorts.	Гигрофит травянистый	2	1	3	Голарктический	Североамериканский
9.	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	Гигрофит травянистый	2	3	1	Культи-вируемый	Южно-азиатский
10.	<i>Juncus gerardii</i> Loisel.	Гигрофит травянистый	2	1	3	Евразиатский	Ирано-туранский
11.	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	Гигрофит травянистый	2	1	3	Голарктический	Североамериканский
12.	<i>Lemna gibba</i> L.	Плавающий не укореняющийся гидрофит	2	2 (?)	2	Гемикосмополитный	Тропический
13.	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds.	Гигрофит травянистый	2	3	2	Культи-вируемый	Кавказский
14.	<i>Mimulus guttatus</i> DC.	Гигрофит травянистый	2	3	4	Культи-вируемый	Североамериканский
15.	<i>Najas major</i> All.	Погруженный укореняющийся гидрофит	2	1	3	Евразиатский	Европейско-западно-азиатский
16.	<i>Phragmites altissimus</i> (Benth.) Nabile	Гелофит высокотравный	2	2	2	Евразиатский	Ирано-туранский
17.	<i>Scirpus tabernaemontani</i> C.C. Gmel.	Гелофит низкотравный	2	1	2	Евразиатский	Ирано-туранский
18.	<i>Senecio vulgaris</i> L.	Гигрофит травянистый	2	1	3	Евразиатский	Средиземноморский
19.	<i>Typha laxmannii</i> Lepeschin	Гелофит низкотравный	2	1	3	Евразиатский	Восточно-азиатский
20.	<i>Vallisneria spiralis</i> L.	Погруженный укореняющийся гидрофит	2	1	3	Гемикосмополитный	Тропический
21.	<i>Xanthium strumarium</i> L.	Гигромезофит	2	1	3	Гемикосмополитный	Ирано-туранский
22.	<i>Zannichellia repens</i> Boenn.	Погруженный укореняющийся гидрофит	2	1	4	Голарктический	Средиземноморско-западно-азиатский(?)

Условные обозначения: время иммиграции: 1 – археофит, 2 – кенофит; способ иммиграции: 1 – ксенофит, 2 – аколотофит, 3 – эргазиофитофит; степень натурализации: 1 – агриофит, 2 – колонофит, 3 – эпёкофит, 4 – эфемерофит.

Большинство чужеродных видов макрофитов не являются активными ценозообразователями и входят в состав сообществ водных и прибрежно-водных растений в качестве сопутствующих элементов. Таковыми являются *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Xanthium strumarium*, *Epilobium pseudorubescens*, *Juncus gerardii*, *Senecio vulgaris*, *Typha laxmannii*, произрастающие, главным образом, на вторичных (лужи вдоль дорог, канавы, нарушенные берега, обводненные карьеры, эвтрофированные мелководья) и открытых естественных (обнажающиеся отмели, пляжи) экотопах. По-видимому, данные виды в настоящее время не представляют большой угрозы для экосистем водоемов и водотоков региона, поскольку имеют крайне низкую активность в водных и прибрежно-водных сообществах. Первые четыре из перечисленных видов являются однолетниками и массово появляются на обнажающихся субстратах, быстро сдавая свои позиции при изменении условий обитания. Преимущественно открытые местообитания предпочитают заселять также *E. pseudorubescens* и *T. laxmannii*, причем второй способен внедряться и в естественные ценозы, представленные в основном незадернованными влажными или сырыми пойменными лугами на аллювиальных наносах, однако тенденции к распространению в естественных местообитаниях не проявляет. На начальных этапах зарастания нарушенных увлажненных местообитаний нередко встречается *S. vulgaris*, однако больших популяций не образует и не является конкурентоспособным видом. *J. gerardii* также преимущественно произрастает на вторичных увлажненных местообитаниях [Туганаев, Пузырев, 1988; Пузырев, 2008, 2009], хотя небольшая популяция была обнаружена нами в естественных сообществах поймы р. Камы на крайнем юге рассматриваемого региона [Капитонова,

Папченков, 2003]. Тем не менее, этот вид также не проявляет в регионе высокой ценотической активности, что не позволяет относить его к инвазионным.

Редкими для ВКП в целом, а также для прибрежно-водных экосистем региона в частности являются *Mimulus guttatus*, *Butomus junceus*, *Scirpus tabernaemontani* и *Zannichellia repens*. Первый из них указывается для ВКП по единственной находке на сплавине Ижевского пруда (г. Ижевск) [Ефимова, 1972] и с тех пор не собирался. *B. junceus* имеет крайне ограниченное распространение в регионе и известен лишь из окрестностей г. Глазова [Баранова и др., 1992] и островов Нижнекамского водохранилища [Бакин и др., 2000]. Места произрастания изредка встречающегося в южной части ВКП *S. tabernaemontani* в основном приурочены к искусственным водоемам, иногда с повышенной минерализацией воды (например, водоемы на отвалах шлака). *Z. repens* представлена в ряде водоемов региона небольшими неустойчивыми популяциями, образующимися, вероятно, в результате регулярных заносов. Перечисленные виды не распространяются из мест заноса и не представляют угрозы для пойменных экосистем ВКП.

Однако среди рассматриваемой группы имеются виды, активно участвующие в формировании зарослей высшей водной и прибрежно-водной растительности, способствуя процессу зарастания водоемов и водотоков, натурализовавшиеся в естественных или антропогенных экосистемах. К ним можно отнести *Elodea canadensis*, *Najas major*, *Vallisneria spiralis*. Из них лишь первый вид полностью прошел процесс натурализации и в настоящее время является обычным компонентом как в искусственных и трансформированных, так и в естественных, не испытывающих антропогенного влияния водных экосистемах. На некоторых искусственных водоемах,

например, обводненных карьерах, *E. canadensis* способна абсолютно доминировать и формировать обширные заросли на глубинах до 1 м. Сообщества с доминированием *E. canadensis* формируются также в загрязненных водоемах и водотоках. Можно считать, что данный вид занял в регионе прочные позиции политопного мезо-эвтрофного экологически пластичного конкурентоспособного вида. Еще один натурализовавшийся в естественных экосистемах вид – *Epilobium adenocaulon* – также является достаточно обычным компонентом в прибрежно-водных сообществах, хотя собственных ассоциаций не образует. Остальные из перечисленных видов успешно конкурируют с аборигенными видами на вторичных местообитаниях.

Najas major на рассматриваемой территории впервые обнаружена 5 лет назад в р. Буй (левобережный приток р. Камы) и в Кармановском водохранилище (рис. 1), где формирует одно- или маловидовые сообщества, в которых чаще всего является доминантом, произрастая совместно с *Elodea canadensis* и узколиственными рдестами [Капитонова и др., 2006]. Вид образует плотные заросли, хорошо цветет и активно плодоносит. Удовлетворительному состоянию популяций этого вида способствует искусственный подогрев воды в р. Буй и в водохранилище теплыми сбросами Кармановской ГРЭС. В других реках региона, где подобный фактор отсутствует, вид не встречается, за исключением р. Кама (в пределах Нижнекамского водохранилища), где недавно он был обнаружен ниже впадения р. Буй. Это позволяет предполагать о его статусе заносного вида в пределах ВКП, куда он мог попасть из ближайших естественных мест произрастания, например, из южных районов Республики Татарстан, где он указывается как очень редкий исчезающий вид [Бакин и др., 2000]. Наблюдения за распространением нады большой, в настоящее время

встречающейся вплоть до устья р. Буй, откуда она, вероятно, попала в р. Кама и распространилась по мелководьям Нижнекамского водохранилища, показывают, что она активно начала внедряться в естественные пресноводные ценозы, и это позволяет относить ее к инвазионным видам, то есть обладающим потенциальной способностью распространения на значительной территории [Гельтман, 2006].

Только в тепловодных сбросных каналах Кармановской ГРЭС встречается еще один термофильный вид – *Vallisneria spiralis* [Капитонова и др., 2006]. Валлиснерия образует обширные плотные заросли, поселяясь на значительных глубинах до нескольких метров, вытесняя другие виды погруженных макрофитов. В теплых сбросных водах ГРЭС валлиснерия ведет себя весьма агрессивно, она вполне натурализовалась, однако встречается лишь там, где температурный фон значительно отклоняется в большую сторону от естественных для подтаежной природной зоны величин. Можно считать, что этот вид представляет угрозу для местных видов макрофитов лишь в специфических местообитаниях, параметры которых отклоняются от нормальных.

Иной характер поведения в природных аквальных экосистемах у *Impatiens glandulifera*, *Mentha longifolia*, *Phragmites altissimus*, *Juncus tenuis*, *Echinochloa crusgalli* и *Lemna gibba*. Эти виды успешно натурализовались во вторичных местообитаниях, активно осваивают и естественные биотопы. Возможно, в будущем следует ожидать их широкую экспансию в водные и прибрежно-водные экосистемы региона.

Из перечисленных видов первые два являются дичающими интродуцентами. *I. glandulifera*, сбегая из культуры, поселяется по влажным кустарниковым зарослям, оврагам, небольшим водотокам и другим сыроватым местам, иногда образуя довольно значительные

густые одновидовые заросли. В ряде городов региона, например, Ижевск и Можга, а также на территории Кировской области [Тарасова, 2003] зафиксировано обитание этого вида в составе сообществ естественных биотопов. *I. glandulifera* может рассматриваться как потенциальный конкурентоспособный вид, обладающий

большими возможностями к распространению в пределах аквальных экосистем региона, особенно испытывающих антропогенное влияние. Высокий инвазионный потенциал этого вида не раз отмечался и другими авторами [Миркин, Наумова, 2002; Крылов, Решетникова, 2009 и др.].

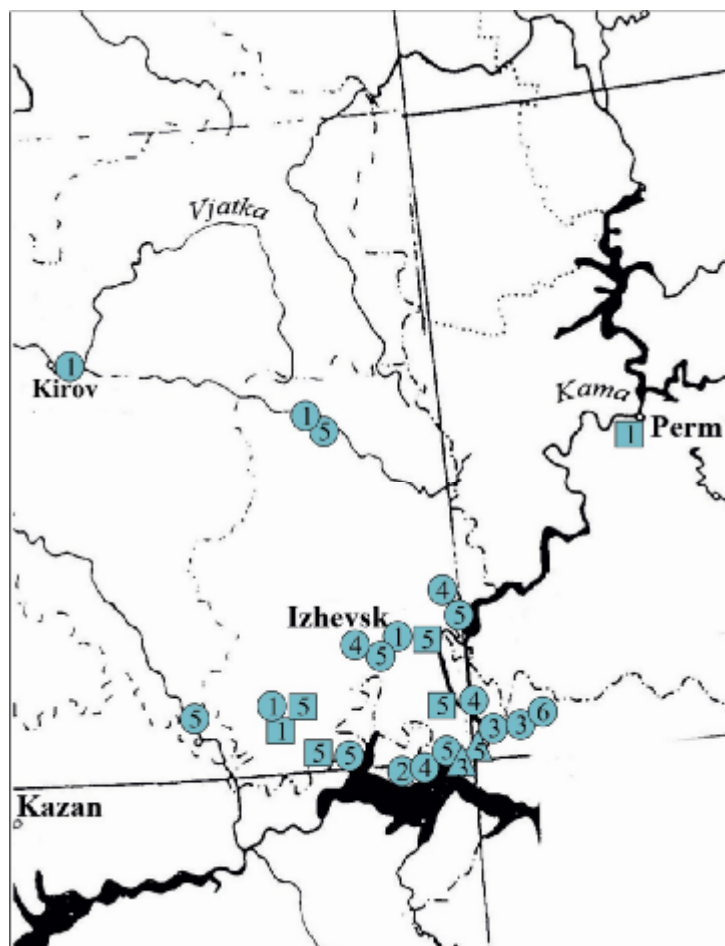


Рис. Места находок некоторых видов инвазионных макрофитов на территории ВКП. Цифрами обозначены: 1 – *Impatiens glandulifera*, 2 – *Lemna gibba*, 3 – *Najas major*, 4 – *Phragmites altissimus*, 5 – *Typha laxmannii*, 6 – *Vallisneria spiralis*. В кружках – данные автора, в квадратах – по литературным данным и устные сообщения А.Н. Пузырева, в треугольниках – сборы В.И. Капитонова.

M. longifolia мы относим к группе колонофитов. Этот вид поселяется по открытым влажным берегам небольших рек и ручьев, водохранилищ, прочно закрепляясь в местах заноса на естественных и трансформированных биотопах. Он способен образовывать большие плотные заросли, успешно конкурируя с аборигенными видами,

однако из мест заноса обычно не распространяется.

Произрастание *P. altissimus* в прибрежно-водных экосистемах ВКП впервые выявлено в 2004 г. [Капитонова, 2006], хотя его проникновение на территорию региона произошло, по-видимому, значительно раньше. К настоящему времени этот вид известен из нескольких пунктов в

регионе (рис. 1). Имеющиеся материалы подтверждают его статус адвентивного вида в пределах ВКП, где он произрастает в разнообразных нарушенных естественных и искусственных экотопах, формируя густые, часто одновидовые заросли. *P. altissimus* является сильным конкурентом, цветет и плодоносит, по нашим наблюдениям, способен и к семенному размножению. Популяции вида способны долго удерживать за собой позиции, обитают как на влажных берегах, так и в воде, иногда на значительной глубине.

J. tenuis считается быстро распространяющимся в европейской части России видом. В пределах ВКП он встречается в основном по увлажненным местам вдоль дорог, причем способен образовывать большие заросли [Туганаев, Пузырев, 1988; Пузырев, 2008, 2009]. Большое количество находок этого вида, сделанных в последние годы, свидетельствует о его широком расселении в регионе.

Также быстро распространяется в пределах Волжского бассейна *L. gibba* [Лисицына и др., 2009], произрастание которой на территории ВКП установлено в 2002 г. [Капитонова, Папченков, 2003]. Местная популяция этого вида, обитающая на мелководьях Нижнекамского водохранилища, находится у северо-восточного предела европейской части ареала, однако, по-видимому, следует ожидать дальнейшей экспансии этого вида, как в антропогенно нарушенные и эвтрофированные экосистемы, так и в естественные сообщества.

Злостный сорняк полей с гемикосмополитным ареалом *Echinochloa crusgalli* является в настоящее время обычным компонентом гигрофильных сообществ нарушенных берегов и вполне натурализовался на вторичных местообитаниях.

Таким образом, подавляющее большинство чужеродных видов

макрофитов в пределах ВКП – это растения, не относящиеся к собственно водным: гигрофиты (10 видов, или 45.5 %) и гигромезофиты (3 вида, или 13.6 %). К чужеродным гидрофитам относится лишь 5 видов (22.7 %), к гелофитам – 4 вида (18.2 %). Из 22 видов чужеродных водных и прибрежно-водных растений ВКП 6 видов (27.3 %) имеют трансконтинентальный (североамериканский) занос, 12 видов (54.5 %) – трансзональный и 4 вида (18.2 %) (*Juncus gerardii*, *Najas major*, *Scirpus tabernaemontani* и *Zannichellia repens*), по-видимому, занесены из смежных природных зон. К видам, преодолевшим не только географический, но и репродуктивный барьер, натурализовавшимся в антропогенно трансформированных и природных экосистемах, и представляющим реальную и потенциальную угрозу их структурной и функциональной самобытности, относятся 10 таксонов (45.5 %), которые можно отнести к инвазионным. Они не только успешно конкурируют с местными видами макрофитов, но и, по-видимому, способны гибридизировать с близкородственными видами с образованием гибридного потомства с еще более агрессивными характеристиками, как это показано специально проведенными исследованиями [Schierenbeck, Ellstrand, 2009].

Заключение

Высокая степень антропогенной трансформации природной среды ВКП, создание искусственных водных и прибрежно-водных экотопов создают предпосылки для внедрения в состав аквальных сообществ чужеродных видов макрофитов, многие из которых демонстрируют высокую степень конкурентоспособности и адаптивности, тем самым представляя угрозу целостности и самобытности водных и прибрежно-водных экосистем региона. В целях принятия решений по

минимизации возможного экологического ущерба, наносимого экосистемам аквальных местообитаний инвазионными и, в целом, чужеродными видами макрофитов, должна быть сформирована система биологического мониторинга водоемов и водотоков региона, которая должна включать систематические долговременные наблюдения и анализ информации по распространению этой группы растений. Такая информационная система должна содержать характеристику каждого адвентивного вида по различным параметрам, выраженным через унифицированную балльную шкалу [Лапина, 2006] или иным способом, например, предложенным В.П. Селедцом методом анализа эоареалов [Селедец, Пробатова, 2007; Селедец, 2010], позволяющим визуализировать и подвергать математической обработке результаты полевых исследований. Подобная комплексная оценка позволит выявить синдром инвазивного вида [Миркин, Наумова, 2002] через характерный набор признаков, позволяющих чужеродному виду внедряться в экосистемы-реципиенты, и таким образом сформировать представление об инвазионном потенциале чужеродных видов в пределах рассматриваемой территории.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность и благодарность канд. биол. наук А.Н. Пузыреву (Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск) за обсуждение материалов статьи и ценные консультации, а также В.И. Капитонову (Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск) за помощь в сборе материалов.

Литература

Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.
Баранова О.Г., Ильминских Н.Г., Пузырев А.Н., Туганаев В.В. Конспект

флоры Удмуртии / Под ред. В.В. Туганаева Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1992. 141 с.

Гельтман Д.В. О понятии «инвазионный вид» в применении к сосудистым растениям // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1222–1231.

Ефимова Т.П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1972. 224 с.

Капитонова О.А. *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabile (*Gramineae*) – новый адвентивный вид во флоре Удмуртии // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111. № 3. С. 67.

Капитонова О.А., Папченков В.Г. Новые флористические находки в Удмуртской Республике // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2003. № 6. С. 64–65.

Капитонова О.А., Тукманова С.Р., Дюкина Г.Р. О новых и редких для Вятско-Камского края видах растений // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2006. Т. 111. Вып. 6. С. 74–75.

Крылов А.В., Решетникова Н.М. Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 8. С. 1126–1148.

Лапина И.В. Оценка степени инвазивности адвентивных видов растений // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международ. научн. конф. / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырева. Ижевск, 2006. С. 58–60.

Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 219 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 500–508.

Овёснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.

- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья: Монография. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Пузырев А.Н. Изучение адвентивной флоры в Удмуртской Республике // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международ. научн. конф. / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырева. Ижевск, 2006. С. 83–84.
- Пузырев А.Н. Дополнение к адвентивной флоре шоссежных дорог Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2008. Вып. 2. С. 139–150.
- Пузырев А.Н. Второе дополнение к адвентивной флоре шоссежных дорог Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. 2009. Вып. 2. С. 61–68.
- Селедец В.П. Экологические ареалы инвазионных видов злаков (*Poaceae*) Востоке России // Бот. журн. 2010. Т. 94, № 4. С. 548–562.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
- Тарасова Е.М. Новые и редкие для г. Кирова и Кировской области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 113–123.
- Тарасова Е.М. Флора Вятского края. Часть 1: Сосудистые растения. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2007. 440 с.
- Туганаев В.В., Пузырев А.Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1988. 128 с.
- Schierenbeck K.A., Ellstrand N.C. Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms // Biol. Invasions. 2009. V. 11. P. 1093–1105.

ALIEN SPECIES OF PLANTS IN AQUATIC ECOSYSTEMS OF VJATKA-KAMA REGION

© 2011 Kapitonova O.A.

Udmurt State University, Russia, Izhevsk; kapoa@uni.udm.ru

On the territory of Vjatka-Kama Region the growth of 22 species of the alien vascular macrophytes is noted. They make 6.5 % from the number of known for the region macrophyte species. Most of them are not active participants in formation of vegetative communities and constitute a part of aquatic communities as accompanying elements (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium glaucum*, *C. rubrum*, *Xanthium strumarium*, *Epilobium pseudorubescens*, *Juncus gerardii*, *Senecio vulgaris*, *Typha laxmannii*, *Mimulus guttatus*, *Butomus junceus*, *Scirpus tabernaemontani*, *Zannichellia repens*). They grow on secondary and open natural ecotopes. The given species do not represent a big threat for ecosystems of the region reservoirs now as they have the lowest activity in aquatic communities. Among the alien species of macrophytes are also invasive species. Some of them (*Najas major*, *Vallisneria spiralis*, *Phragmites altissimus*, *Juncus tenuis*, *Echinochloa crusgalli*) have become strongly a part of secondary biotope communities, but represent a threat for aboriginal species of macrophytes only in the specific ecotopes which ecological parameters deviate considerably from the norm. Others (*Elodea canadensis*, *Epilobium adenocaulon*, *Impatiens glandulifera*, *Mentha longifolia*, *Lemna gibba*) were naturalized in natural ecosystems or actively taking root into them. The overwhelming majority of alien species of macrophytes within the region are the plants which are not referring to water plants: hygrophytes (10 species or 45.5 %) and hygromesophytes (3 species, or 13.6 %). Alien hydrophytes are only 5 species (22.7 %), helophytes – 4 species (18.2 %). Six species of alien macrophytes (27.3 %) have transcontinental (North America) drift, 12 species (54.5 %) – transzonal one and 4 species (18.2 %) are brought from adjacent natural zones.

Key words: Vjatka-Kama Region, macrophytes, water plants, adventive species, alien macrophytes, invasion into fresh-water ecosystems.

НАСЕКОМЫЕ – ВРЕДИТЕЛИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ БОРЬБЕ

© 2011 Кривошеина М.Г.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Москва 119071; dipteramarina@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.12.2010

Представлены результаты по составу и образу жизни 5 видов насекомых, повреждающих борщевик Сосновского на территории Москвы и Московской области, в том числе *Lixus iridis* Olivier, *Epermenia chaerophyllella* (Goeze), *Dasypolia templi* (Thunberd), *Depressaria radiella* (Goeze) и *Phytomyza pastinacae* Handel. Обсуждается возможность применения выявленных видов при планировании мероприятий по борьбе с борщевиком.

Ключевые слова: насекомые, вредители, борщевик Сосновского, биологический контроль.

Введение

Гигантский борщевик или борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* был специально интродуцирован на территорию Московской области как высокопродуктивное растение силосного назначения. Предполагалось, что за счет большой биомассы он обеспечит кормом крупный рогатый скот. Кроме того, это растение являлось серьезным кормовым ресурсом для сельскохозяйственных животных ранней весной, так как крупные листья борщевика были доступны для них уже в апреле. Борщевик Сосновского оказался выносливым, морозоустойчивым и агрессивным растением и, выйдя из-под контроля, распространился на большой территории. К настоящему времени он оккупировал обочины дорог, коридоры вдоль железнодорожного полотна, залежи, краевые участки полей, лесные опушки и долины некоторых рек. Несколько лет назад борщевик Сосновского появился в Москве и в настоящее время захватывает все

большие и большие площади в городских парках.

Значительное количество исследований, касающихся, в основном близкого инвазивного вида – *Heracleum mantegazzianum* – было выполнено в Европе. Данные были просуммированы и опубликованы в содержательной работе «Практическое пособие по борьбе с гигантскими борщевиками» [The Giant Hogweed, 2005], предлагающей различные механические, химические, биологические и организационные методы сдерживания и истребления этого растения. Еще несколько попыток по изучению насекомых-фитофагов борщевика Мантегацци было предпринято позднее [Резник и др., 2008, Hansen et al., 2006, Nattendorf et al., 2006]. Сложилось мнение, что использование в биологической борьбе насекомых-фитофагов, собранных в зоне естественного обитания борщевика (на Кавказе), неэффективно и небезопасно, так как не существует видов-монофагов, повреждающих только один этот вид инвазивного

растения, а поведение насекомых-олигофагов, питающихся на многих видах зонтичных, в том числе культурных, непредсказуемо. Кроме того, не нашлось ни одного вида насекомого, способного принести, с точки зрения авторов, существенный вред гигантскому борщевiku.

Одной из основных проблем, возникающих при контроле борщевика Сосновского, является его «неистребимость». Это означает, что ни один из существующих методов борьбы – механический, химический, биологический (выпас скота), организационный – не обеспечивает очистку территории от этого сорняка с первой попытки. Например, через 10–14 дней после скашивания, растение вновь образует цветоносы, дающие еще через 7–10 дней полноценные семена. Необходимость доуничтожения оставшихся растений вызвана тем, что от 10 до 40 % растений выживают даже после обработок действенными гербицидами. Многолетние наблюдения за популяциями борщевика Сосновского и обитающими на нем насекомыми в Московской области привели нас к заключению, что некоторые виды насекомых-фитофагов могут все-таки оказаться полезными на этапе повторных обработок территории против борщевика.

Материал и методика

Сбор материала проводили на территории Москвы и Московской области в течение весенне-летних сезонов 2006–2010 г. Собирали всех насекомых, присутствующих на надземных частях борщевика (стебли, листья, цветки). Ряд растений выкапывали и проверяли на наличие вредителей корень и подземную часть стебля. Насекомых отлавливали с использованием стандартных энтомологических методов: эксгаустером, энтомологическим сачком, накалывали на энтомологические булавки. Так как основная часть насекомых была собрана

с цветущих борщевиков, после соответствующего этикетирования, насекомые были поставлены в коллекцию насекомых-опылителей Зоологического музея МГУ. Личинки насекомых были взяты из стеблей, листьев и соцветий борщевика. Живых личинок помещали в садки с влажным песком или сфагнумом и содержали в лабораторных условиях до выхода имаго.

Так как большинство обнаруженных видов относятся к трофической группе олигофагов, питающихся на многих видах семейства Зонтичные (Apiaceae), одновременно такую же работу проводили на доступных видах зонтичных: пастернаке посевном *Pastinaca sativa* (ssp. *sativa*, ssp. *sylvestris*), дуднике лесном *Angelica sylvestris*, любистоке лекарственном *Levisticum officinale*, сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria*, укропе пахучем *Anethum graveolens*, тмине обыкновенном *Carum carvi*, петрушке *Petroselinum* sp. и некоторых других.

Полученные результаты

Всего с борщевика Сосновского было собрано 32 вида насекомых. Это немного по сравнению с другими видами зонтичных – например, на дуднике лесном было зарегистрировано 118 видов. Среди насекомых, прилетающих на цветущие растения борщевика Сосновского, нами было выделено несколько группировок [Кривошеина, 2009].

1. Насекомые, повреждающие листья борщевика. Гусеницы зонтичной моли *Epermenia chaerophyllella* минируют листья, нанося ощутимый вред растению. Окукливаются под эпидермисом. Личинки мухи-агромизиды *Phytomyza pastinacae* также минируют листья, но в связи с мелкими (до 3 мм) размерами личинок и небольшой длиной хода (около 10 см), их вряд ли можно отнести к серьезным вредителям (Табл.).

2. Насекомые, выгрызающие завязи.

Это представитель пластинчатоусых жуков, *Oxythyrea funesta*, полифаг, наносящий вред также яблоням, шиповнику, отмеченный нами на дуднике лесном и одуванчике. Очевидно, что имаго активно питаются на цветущих растениях и других систематических групп. На завязях были найдены также гусеницы чешуекрылых – совки *Dasypolia templi* и депрессарииды *Depressaria radiella* (Табл.).

3. Насекомые, выгрызающие стебли.

В одном из поврежденных и полусохших стеблей борщевика были найдены личинки жесткокрылых – слоника *Lixus iridis*. Он же присутствовал в стеблях пастернака. Сердцевина стебля была выедена (Табл.). В стеблях были найдены также гусеницы чешуекрылых – совки *Dasypolia templi* и депрессарииды *Depressaria radiella*.

Таблица. Насекомые – вредители борщевика Сосновского в Московской области на личиночной стадии

№ п/п	Название таксона	Ареал	Трофическая группа	Повреждаемые растения	Тип повреждения
1.	<i>Lixus iridis</i> Olivier (Coleoptera)	Европейская часть России, Закавказье, Сибирь	олигофаг	зонтичные	выгрызает листья и стебли
2.	<i>Epermenia chaerophyllella</i> (Goeze) (Lepidoptera)	Европейская часть России, Сибирь	олигофаг	зонтичные	минирует листья
3.	<i>Dasypolia templi</i> (Thunberg) (Lepidoptera)	Европейская часть России, Сибирь	олигофаг	зонтичные	поедает завязи, листья, выгрызает стебли, корни
4.	<i>Depressaria radiella</i> (Goeze) (Lepidoptera)	Европейская часть России, Сибирь, Дальний Восток (Приморье, Курилы, Сахалин)	олигофаг	зонтичные	поедает завязи, листья, выгрызает стебли
5.	<i>Phytomyza pastinacae</i> Hendel (Diptera)	Данные о распространении на территории России отсутствуют. По нашим данным – Московская область	олигофаг	зонтичные	минирует листья

4. Насекомые, питающиеся нектаром и пылью, не наносящие существенного вреда соцветиям. К этой группе относится большинство пойманных видов насекомых, в том числе все перепончатокрылые, двукрылые и жесткокрылые, среди них *Anthrenus museorum* и *Oedemera flavescens*. Насекомые этой группы получают дополнительное питание на цветках, у некоторых из них здесь же происходит встреча полов и спаривание. Откладка яиц самками происходит в других местах в зависимости от биологии видов. Интересно отметить, что борщевик Сосновского является источником питания для некоторых, правда немногих, видов важнейших опылителей – пчелы-галикта *Halictus calceatus* и мух из семейств Syrphidae и Muscidae.

5. Насекомые – паразиты и хищники, находящиеся на борщевике хозяев и жертв. К этой группе относится ихневмонида *Triclistus pallipes*, личинки которой паразитируют на гусеницах зонтичной моли *Epermenia chaerophyllella*. Складчатокрылые осы *Dolichovespula saxonica*, помимо питания на цветках борщевика, попутно могут охотиться на мух или собирать мелких гусениц. Роющие осы-краброниды *Gorytes quinquecinctus*, добычей которых являются цикадки, могут также использовать борщевик для охоты. Из мух-тахин только один вид – *Strongygaster globula*, паразит взрослых муравьев рода *Lasius* – может как питаться на растении, так и искать на нем хозяина.

В результате проведенных исследований к фитофагам, наносящим вред растению, мы относим следующие 5 видов.

1. *Lixus iridis* Olivier. Жук-долгоносик семейства Curculionidae. Распространен на всей территории Европейской части России, в Закавказье и Сибири. Вид связан с растениями семейства Зонтичные (Apiaceae). Личинки

развиваются внутри стеблей многих видов, как дикорастущих, так и культурных, в том числе некоторых лекарственных. Отмечался в борщевике шероховато-окаймленном *Heracleum trachyloma*, в петрушке *Petroselinum* sp., сельдерее *Apium* sp., тмине *Carum* sp., моркови *Daucus* sp., болиголове пятнистом *Conium maculatum*, бутене клубневидном *Chaerophyllum bulbosum*, поручейнике широколистном *Sium latifolium*, омежнике водном *Oenanthe aquatica*, вехе ядовитом *Cicuta virosa*, дуднике лесном *Angelica sylvestris* [Тер-Минасян, 1967]. Нами найден в стеблях пастернака посевного *Pastinaca sativa* ssp. *sativa* в конце июля, взрослые жуки вышли в сентябре. Жуки откладывают яйца в цветоножку или тонкие части стебля. Жук прогрызает отверстие в цветоножке, обычно в пазухе листа и в части стебля до середины, затем откладывает 2–3 или более яиц одно за другим. Развитие личинки и окукливание происходит в кормовых растениях. Зимует имаго. Не наносит существенного вреда растению как фитофаг, но, очевидно, может служить источником инфицирования, повреждая ткани и загрязняя стебли продуктами жизнедеятельности.

2. *Epermenia chaerophyllella* (Goeze) (Lepidoptera). Вид распространен в Европейской части России, Сибири [Каталог чешуекрылых, 2008]. Гусеницы были отмечены на листьях борщевика Сосновского, начиная со второй половины июля. Бабочки вылетели в конце августа. Гусеницы выедают внутренние ткани листа на достаточно большой площади. Внешне лист выглядит поврежденным, с коричневатыми неправильной формы полупрозрачными пятнами. Окукливание происходило внутри ткани листа, передняя часть гусеницы высывалась из-под эпидермиса. На одном листе развивалось 2–3 гусеницы.

3. *Dasypolia templi* (Thunberg). Распространен на территории Европейской части России и Сибири [Каталог чешуекрылых, 2008]. Вид

подразделяется на несколько подвидов, возможно, отличающихся по биологии и поведению гусениц. В нашем случае гусеницы 2–3 возраста были найдены в соцветиях пастернака *Pastinaca sativa* ssp. *sativa* и растущего рядом с ним борщевика. В одном соцветии присутствовали 1–2 гусеницы. Гусеницы выедали завязи, опутывая их паутиной. Повреждение имеет вид склеившихся цветоносов, покрытых мусором и плесенью, внутри такого образования находилась 1 гусеница. Гусеницы переходят с места на место, повреждая все новые завязи. Взрослая гусеница достигает размеров 25 мм, она мигрирует в пазуху листа, прогрызает отверстие в стебле и уходит в стебель, выгрызая его сердцевину. Гусеница окукливается в почве. Бабочки вылетают осенью и зимуют, а весной откладывают яйца в розетки зонтичных. Могут развиваться в сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria*, дуднике лесном *Angelica sylvestris*, любистоке лекарственном *Levisticum officinale*, и разных видах рода *Heracleum*. Одно поколение в году.

4. *Depressaria radiella* (Goeze). Распространен на территории Европейской части России, Сибири и Дальнего Востока [Каталог чешуекрылых, 2008]. Гусеницы были обнаружены совместно с *Dasypolia templi*, на тех же растениях и в то же время. Гусеницы значительно мельче и активнее, взрослые гусеницы перед окукливанием достигали 12 мм. На окукливание уходили внутрь стебля. Вылет произошел в конце августа – начале сентября, причем имаго, гусеницы которых питались на борщевике Сосновского, вылетали на 7–9 дней раньше развивавшихся на пастернаке. Гусеницы могут развиваться также на дуднике *Angelica* sp., сельдерее узлоцветковом *Apium nodiflorum*, различных видах рода *Heracleum* и других зонтичных. Одно поколение в году [Львовский, 1975].

5. *Phytomyza pasinacae* Hendl. Личинки в мае – октябре минируют листья

пастернака. Распространен в Западной Европе. В России был зарегистрирован нами [Кривошеина, 2009] в Московской области. Не наносят существенного вреда растению [Насекомые и клещи, 1981]. Могут инфицировать листья, загрязняя ткани продуктами жизнедеятельности. Повреждение выглядит как длинный извилистый узкий ход коричневатого-желтоватого цвета, в конце которого находится живая личинка или пупарий. На одном листе развивалось до 10 личинок.

Обсуждение результатов

Известно, что для гигантских борщевиков не существует видов насекомых-монофагов, питающихся только одним видом растения [Hansen et al., 2006], поэтому наше внимание было обращено на насекомых из группы олигофагов, питающихся на растениях семейства Зонтичные Apiaceae. Исследование фитофагов близкого вида – *Heracleum mantegazzianum* – на Кавказе позволило выявить 39 видов, повреждающих это растение. Однако интродукция кавказских видов насекомых и попытка использовать их в биологическом контроле борщевика на территории других регионов не подходит, так как может привести к непредсказуемым последствиям: не известно, какой вид культурных или диких зонтичных такое насекомое выберет в изменившихся условиях. В связи с этим мы пошли по другому пути: постарались выявить виды автохтонных насекомых, питающихся на борщевике Сосновского в Московской области и оценить условия, при которых они выбирают для питания именно борщевик, а не другие виды зонтичных. Для этого на экспериментальном участке были посеяны 9 видов зонтичных (сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*, дудник лесной *Angelica sylvestris*, любисток лекарственный *Levisticum officinale*, пастернак посевной *Pastinaca sativa* ssp. *sativa*, укроп пахучий *Anethum graveolens*, тмин

обыкновенный *Carum carvi*, петрушка *Petroselinum* sp., купырь лесной *Anthriscus sylvestris* и кориандр посевной (*Coriandrum sativum*), изолированных или контактирующих с популяцией борщевика Сосновского. В первой серии опытов, осуществленной нами летом 2008 г., насекомые выбирали для заселения цветущий пастернак или борщевик.

Выводы

Цикл развития борщевика Сосновского в условиях Московской области делится на несколько стадий: нарастание листовой массы в весеннее время (апрель – первая половина июня), начальная стадия бутонизации (середина июня), цветение (середина июня – июль), созревание семян (июль – август), осыпание семян (середина августа – сентябрь), причем часть семян может оставаться на растении до зимы. Особенностью борщевика Сосновского является то, что он является растением монокарпическим (цветет один раз в жизни), поэтому основной принцип его контроля – уничтожение семян. Борщевик Сосновского начинает вегетировать и зацветает раньше других видов зонтичных, поэтому одной из трудностей будет осуществление синхронизации времени активности насекомых-фитофагов и подходящей стадии развития борщевика. Уже сейчас можно применять вышеуказанные виды насекомых на однократно скошенный в середине июня борщевик, что дает хорошие результаты – уничтожение до 80 % завязей.

Наиболее перспективными для использования в биологическом контроле нам представляются 2 вида чешуекрылых: *Dasypolia templi* и *Depressaria radiella*. С чем это связано. Бабочки этих двух видов явно тяготеют к развитию в соцветиях пастернака и борщевика. С учетом того, что значительная часть культурных зонтичных выращивается в Московской области на зелень и корнеплоды,

снижается риск серьезного поражения сельскохозяйственных культур.

Литературные данные о видах рода *Depressaria* свидетельствуют о том, что личинка сначала питается на центральном зонтике, потом переходит на боковые зонтики по мере их распускания, и только, когда все завязи съедены, может перейти на питание листьями того же растения-хозяина [Thompson, 1983]. Кроме того, один вид *Depressaria*, как правило, питается 1–2 видами зонтичных [Thompson, 1983].

Благодарности

Автор благодарен А.В. Антропову (ЗММУ), Н.Е. Вихреву (ЗММУ), М.Л. Данилевскому, В.В. Злобину (ЗИН РАН), Д.Р. Каспаряну (ЗИН РАН), А.В. Компанцеву (ИПЭЭ РАН), Б.А. Коротяеву (ЗИН РАН), Н.А. Куликовой (ГОУ ВПО ИвГМА), А.Л. Озерову (ЗММУ), В.А. Рихтер (ЗИН РАН), А.В. Свиридову (ЗММУ), С.Ю. Синеву (ЗИН РАН), В.И. Тобиасу (ЗИН РАН), А.И. Шаталкину (ЗММУ) за определение материалов по насекомым, собранным с борщевика.

Литература

- Кривошеина М.Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского *Heracleum Sosnowskyi* Manden в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2009. Т. 114. № 1. С. 26–29.
- Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России / Ред. С.Ю. Синев. СПб.; Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 424 с.
- Львовский А.Л. Пищевая специализация и сезонные циклы ширококрылых молей (Lepidoptera, Oecophoridae) европейской части СССР // Энтомологическое обозрение. 1975. Т. 54. Вып. 1. С. 127–136.
- Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур / Ред. Э.П. Нарчук, В.А. Тряпицын. Т. IV. Перепончатокрылые и двукрылые. Л.: Наука, 1981. 222 с.

- Резник С.Я., Долговская М.Ю., Зайцев В.Ф., Давидьян Г.Э., Нентвиг В. О возможности использования слоника *Nastus fausti* Reitter (Coleoptera, Curculionidae, Entiminae, Nastini) для биологического контроля инвазивных видов борщевиков (*Heracleum* spp.) // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87. Вып. 3. С. 489–502.
- Тер-Минасян М.Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Л.: Наука, 1967. 141 с.
- The Giant Hogweed Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe / Eds. C. Nielsen, H.P. Ravn, W. Nentwig, M. Wade. Forest & Landscape. Denmark, Hoersholm. 2005. 44 p.
- Hansen S.O., Hattendorf J., Wittenberg R., Reznik S.Y., Nielsen C., Ravn H.P. and Nentwig W. Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus // European Journal of Entomology. 2006. Vol. 103. P. 387–395.
- Hattendorf J., Hansen S.O., Reznik S.Y., Nentwig W. Herbivore Impact Versus Host Size Preference: Endophagous Insects on *Heracleum mantegazzianum* in its native range // Environmental Entomology. 2006. Vol. 35. No 4. P. 1013–1020.
- Thompson J.N. The use of ephemeral plant parts on small host plants: How *Depressaria leptotaeniae* (Lepidoptera: Oecophoridae) feeds on *Lomatium dissectum* (Umbelliferae) // Journal of Animal Ecology. 1983. 52: 281–291.

INSECTS PESTS OF SOSNOWSKI'S HOGWEED IN MOSCOW REGION AND THE PROSPECTS OF THEIR USE IN BIOLOGICAL CONTROL

© 2011 Krivosheina M.G.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS
Moscow 119071; dipteramarina@rambler.ru

The results on composition and life history for 5 insect species injuring *Heracleum sosnowskyi* Manden (Apiaceae) on the territory of Moscow and Moscow Region, including *Lixus iridis* Olivier, *Epermenia chaerophyllella* (Goeze), *Dasyptolia templi* (Thunberd), *Depressaria radiella* (Goeze) and *Phytomyza pastinacae* Handel are presented. A possibility of the use of the species revealed under design of the Sosnowski's hogweed biocontrol measures is considered.

Key words: insects, pests, Sosnowski's hogweed, *Heracleum sosnowskyi* Manden, biological control.

НАТУРАЛИЗАЦИЯ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИХ ВИДОВ ИРГИ (*AMELANCHIER* MEDIK.) ВО ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ

© 2011 Куклина А.Г.

Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН, Москва 127276, alla_gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2010

Представлены результаты изучения видов рода *Amelanchier* Medik (*Rosaceae*), натурализовавшихся в пределах вторичного ареала. Высказано предположение о происхождении *A. spicata* (Lam.) K. Koch, *A. lamarckii* F.-G. Schroeder, *A. confusa* Nylander и распространении *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt в России. Сделано аргументированное предупреждение об ограниченном использовании в посадках *A. spicata*.

Ключевые слова: ирга, интродукция, натурализация, вторичный ареал, экосистема.

Введение

Инвазионный компонент природной флоры в значительной степени формируется под воздействием антропогенных процессов. Интродукционная деятельность человека непреднамеренно способствует пополнению адвентивных видов. Доля участия интродуцированных растений в фитоинвазиях иногда даже превалирует над случайно занесенными видами. В особую категорию входят представители североамериканской флоры. Они легко адаптируются в российском регионе, активно распространяются и способны натурализоваться в естественных фитоценозах вторичного ареала.

К таким примерам относятся виды ирги, природный ареал которых находится в основном в Северной Америке. Род *Amelanchier* Medik. (*Rosaceae*) у монографа рода [Jones, 1946] и в современных флористических обзорах [Kartesz, Kartesz, 1980] представлен 18 видами. По сведениям G. Krüssmann [1976] в Северной Америке произрастают 23 вида ирги. Еще известен один европейский вид – *A. ovalis* Medik. [= *A. rotundifolia* [Lam.]

Dum.-Cours.] и азиатский – *A. asiatica* (Sieb. & Zucc) Walp.

Цель данной работы была сосредоточена на изучении истории появления и распространения тех видов рода *Amelanchier* в Европе и России, которые смогли успешно натурализоваться в пределах вторичного ареала.

Материал и методика

Основным материалом для проведения данной работы послужили виды рода *Amelanchier*, обнаруженные в ходе флористических поездок и экспедиций по Европе и России. Ежегодно (в течение 2004–2010 гг.) в отдельных регионах проводились полевые исследования природных популяций ирги традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом в сочетании со сбором семенного, посадочного и гербарного материала. В августе 2006 г. совершена экспедиционная поездка на Урал в районы Пермской области, где особый интерес был сосредоточен на посещение Кудымкарского плодпитомника (севернее 60° с. ш.), а также Свердловской области. В мае 2007 г. проведена экспедиционная поездка в

горные районы Крыма с целью изучения биологии *A. ovalis*, единственного вида ирги с европейским ареалом. Там были обследованы Ай-Петринский и Никитский биоценозы. За период 2004–2010 гг. выявлены ценопопуляции *A. spicata* (Lam.) K. Koch и *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt в Москве и Санкт-Петербурге, Московской, Ленинградской, Кировской, Ярославской, Тамбовской, Орловской, Тульской и Новосибирской областях. В мае 2010 г. обследованы посадки видов данного рода в ботанических садах Нитры (Словакия), Брно (Чехия) и Вены (Австрия). Критически изучены многочисленные литературные данные о распространении и биологии видов *Amelanchier*, гербарный материал центральных (LE, MW, МНА) и региональных гербарных хранилищ России, а также ботанического сада Кью (Лондон, Великобритания). Научно-исследовательская работа проведена на базе дендрологических коллекций Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (Москва).



Рис. 1. Гербарный лист *Amelanchier canadensis* (Plants of Massachusetts, 1980).

Если родоначальником *A. lamarckii*, известной в Европе с 1850 г., является *A. canadensis*, то *A. confusa* (с 1830 г. в Швеции), вероятно, возникла от ирги ольхолистной (*A. alnifolia*) при

Результаты

Согласно обнаруженным сведениям, в XVII в. в Европу первой была завезена ирга канадская (*A. canadensis* (L.) Medik.) (рис. 1). Примерно в 1623 г. Дж. и В. Робины (Jean & Vespasien Robin), создавая ботанический сад в Париже (Jardin des Plantes), привезли иргу канадскую из Канады (province Quebec) [Головкин, Кузьмин, 2005]. Позже, в XVIII–XIX вв., в Европе появился другой вид – ирга колосистая (*A. spicata*), происхождение которой до сих пор остается дискуссионным [Куклина, 2005]. Поскольку M.L. Fernald [1946] доказывает, что *A. spicata* отсутствует в американской флоре, мы придерживаемся гипотезы, о ее европейском происхождении от *A. canadensis*. В XX в. неоднократно появлялись сведения о натурализации *A. spicata* в естественные фитоценозы Западной Европы [Franco, 1968]. Как сообщает F.-G. Schroeder [1970], кроме *A. spicata*, в Европе натурализовались еще 2 вида ирги: *A. lamarckii* F.-G. Schroeder и *A. confusa* Hylander (рис. 2).



Рис. 2. Гербарный лист *Amelanchier confusa* (Flora Suecica, 1964).

участии *A. arborea* (Michx. f) Fern. (= *A. laevis* Wieg.). В Великобритании натурализовавшиеся виды *A. spicata*, *A. lamarckii* и *A. confusa* растут на кислотных почвах [Schroeder, 1970]. Эти

три вида ирги оказались наиболее приспособленными к новым условиям во вторичном ареале на территории Европы.

В XIX в. в Россию была интродуцирована ирга колосистая (*A. spicata*) (рис. 3), которая в дальнейшем активно осваивала обширные территории [Куклина, 2005, 2007, 2008]. В конце XIX в. Э. Регель [1874] пишет о появлении в садах России устойчивого для нашего климата кустарника – *A. spicata*, называя его *A. vulgaris* β . *canadensis* (канадской разновидностью). К этому периоду вторичный ареал *A. spicata* охватывал не только страны Западной Европы, но и Санкт-Петербург, Московскую, Тверскую и Тульскую области.



Рис. 3. Общий вид куста *Amelanchier spicata*.

Интересная судьба постигла в России другой североамериканский вид – *A. alnifolia* (включая *A. florida* Lindl.), который либо не отличали от *A. spicata*, либо принимали за европейский вид *A. ovalis* (= *A. vulgaris* Moench.), создавая путаницу. Мы считаем, что из Кудымкарского плодово-ягодного питомника (Пермская область) шло распространение смеси сразу двух видов *A. alnifolia* и *A. spicata*. Этот посадочный материал был высажен в лесозащитных

Разведение ирги колосистой, как устойчивого плодового растения (рис. 4), пригодного для создания защитных лесополос, в промышленных масштабах началось в 1939 г. в Пермской области (Кудымкар) [Овчинников, 1963]. За период 1949–1962 гг. в Кудымкарском плодопитомнике было выращено 232 тыс. саженцев (названия видов в источнике не приводятся), которые перевезли в 114 областей, включая среднюю полосу России, Урал, Северный Казахстан и Приморский край. В середине XX в. этот вид стал вполне обычным на обширной территории России вплоть до Дальнего Востока.



Рис. 4. Плодоношение *Amelanchier spicata*.

насаждениях. Такая смесь обнаружена сначала в Московской и Орловской областях, потом на Урале и даже в Сибири [Куклина, 2008]. В конце XX в. вторичный ареал *A. alnifolia* включал Прибалтику, Белоруссию, Украину, а также Верхневолжский и Волжско-Донской регион России. Отмечены факты одичания вида в естественных лесных фитоценозах [Цвелев, 2001]. Мы зафиксировали натурализацию *A. alnifolia* (рис. 5) в Пермской области

[Куклина, 2008, 2009] и случаи самосева (рис. 6) по опушкам вблизи лесозащитных полос в Орловской и Тульской областях. Найдены единичные плодоносящие сеянцы этого вида в лесопарковой зоне среди естественного



Рис. 5. Плодоносящий куст *Amelanchier alnifolia*, натурализовавшаяся в Пермской области.

Обсуждение результатов

В ходе специально поставленного эксперимента была выявлена способность *A. spicata* к самоопылению и апомиксису [Немова, Куклина, 2007], что встречается и у других представителей *Rosaceae*. В связи с этим, нельзя исключать появление в Европе *A. spicata* от *A. canadensis* в результате индуцированного апомиксиса пыльцой близкородственного вида. В научной литературе нередко освещается гипотеза гибридного происхождения *A. spicata* от *A. canadensis* и *A. ovalis*, либо *A. stolonifera* Wieg. (= *A. humilis* Wieg.) [Franco, 1968]. В настоящее время *A. spicata* распространена повсеместно и полностью натурализовалась практически во всех областях Средней России [Куклина, 2005, 2006;

подлеска на удаленном расстоянии от массовых посадок в Санкт-Петербурге (лесопарк Сосновка) и Кировской области (вблизи дер. Дымково) [Виноградова, Куклина, 2010б].



Рис. 6. Сеянцы *Amelanchier alnifolia*, натурализовавшаяся в Пермской области.

Виноградова, Куклина, 2010а]. Массовый самосев *A. spicata* обнаружен в Московской, Ленинградской (рис. 7), Тульской, Орловской и Кировской областях, а также на Урале и в Сибири (рис. 8). *A. spicata*, культивируемая на Дальнем Востоке [Недолужко, 1996], в настоящее время не проявляет признаков натурализации, хотя является устойчивой культурой: долго сохраняется даже в заброшенных садах.

Согласно устным сообщениям Н.М. Решетниковой, *A. spicata* также натурализовалась в естественных сосновых ценозах Псковской, Новгородской, Калужской, Смоленской и Белгородской областях, где проявляет высокую степень экологической пластичности и обитает не только в заболоченном лесу, но даже по сухим склонам на меловых выходах.



Рис. 7. Цветущий куст *Amelanchier spicata*, натурализовавшаяся в Санкт-Петербурге (лесопарк Сосновка).



Рис. 8. Цветущий куст *Amelanchier spicata*, натурализовавшаяся в Новосибирске (лесопарк в Академгородке) (фото В.С. Симагина).

Репродуктивная стратегия *A. spicata* и *A. alnifolia* во вторичном ареале связана с зоохорным распространением диаспор в период активного кормления птиц. Появление жизнеспособных семян определяется возможностью попадания семян в благоприятные биотические условия «под зиму», поскольку им необходима естественная стратификация. Растянутые сроки созревания плодов этих видов также максимально обеспечивают широкое распространение диаспор. По наблюдениям в Брянской области [Панасеко, Шумик, 2008] основными распространителями *A. spicata* являются дрозды (*Turdus pilaris* L., *T. philomelos* Brehm., *T. merula* L.), которые усваивают только мякоть сочных плодов, не повреждая семян. Приблизительно через 0.5–2.0 ч семена оказываются на расстоянии 150–500 м от плодоносящего куста, реже – удаляются в радиусе нескольких километров. Одна 10-летняя особь *A. spicata* продуцирует в Краснодарском крае [Корунчикова, 1994] приблизительно 7700 плодов, которые содержат до 26 тыс. семян. Продуктивность взрослой особи *A. alnifolia* – 4.5–9.6 тыс. плодов, содержащих до 11–14 тыс. семян.

Выводы

Из всего выше сказанного, можно предположить, что североамериканские виды *Amelanchier*, адаптируясь в Европе, стали родителями для таких новых видов, как *A. spicata*, *A. lamarckii* и *A. confusa*, способных к натурализации в иных условиях обитания.

В России у апомиктного вида *A. alnifolia*, могли произойти некоторые микромутации, вызвавшие расширение нормы реакции. Эти генетические перестройки, вероятно, сохранились в чистых линиях, отличающихся хорошей зимостойкостью и способностью к последующей натурализации.

Натурализовавшаяся в Европе и России *A. spicata* сформировалась в результате стабилизирующего отбора и характеризуется сверхустойчивостью. Настораживают сведения о случаях появления мертвopoкpовного сосняка иргового: в Брянской [Панасеко, Шумик, 2008] и Ярославской областях (г. Мышкин, «Мышкин Бор»), требующие безотлагательных выводов относительно ограничения дальнейшего культивирования *A. spicata* в Средней России.

Благодарности

Выражаю благодарность Е.М. Немовой за участие во многих совместных экспедиционных поездках с целью изучения ирги и предоставленную возможность обследовать коллекционный фонд ирги в отделе дендрологии ГБС РАН.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение».

Литература

- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. *Amelanchier spicata* (Lam.) S.Koch // Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010а. С. 406–411.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt. // Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010б. С. 411–417.
- Головкин Б.Н., Кузьмин З.Е. Интродукция растений в датах, событиях и лицах. М.: МСХА, 2005. 92 с.
- Корунчикова В.В. Эколого-ботаническое изучение рода ирги // Бюл. Ботан. сада им. И.С. Косенко. Краснодар, 1994. № 1. С. 21–27.
- Куклина А.Г. Основные этапы интродукции североамериканских видов ирги в Евразию // Материалы VI Международного симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». М.: РУДН, 2005. Т.1. С.74–76.
- Куклина А.Г. Изменчивость вегетативных признаков ирги колосистой (*Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch) в европейских инвазионных популяциях // Бюл. Гл. ботан. сада. 2006. Вып. 191. С. 6–11.
- Куклина А.Г. Жимолость, ирга. М.: Изд-во «Ниола-пресс», 2007. 204 с.
- Куклина А. Г. Инвазионные популяции ирги ольхолистной (*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.) в России // Бюл. Гл. ботан. сада. 2008. Вып. 194. С. 47–56.
- Куклина А.Г. Интродукция и натурализация видов ирги (*Amelanchier Medik.*) в Пермском крае // Материалы региональной конференции, посвященной памяти П.Л. Горчаковского «Ботанические исследования на Урале» (10–12 ноября 2009 г., Пермь). Пермь: ПермГУ, 2009. С. 205–206.
- Недолужко В.А. Род ирга – *Amelanchier Medik.* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1996. Т. 8. С. 139–141.
- Немова Е.М., Куклина А. Г. Перспективы интродукции видов рода *Amelanchier Medik.* в средней полосе России // Материалы VII Междунар. Симпозиума «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» М.: РУДН, 2007. Т. 1. С. 162–165.
- Овчинников И.Ф. Ирга. Кудымкар: Коми-Перм. кн. изд-во, 1963. 32 с.
- Панасенко Н.Н., Шумик А.Н. *Amelanchier spicata* в лесных сообществах Брянской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Материалы III Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола; Пушино: Мар. гос. ун-т, 2008. С. 186–187.
- Регель Э. Русская дендрология. СПб.: Типография В. Грацианского, 1874. Вып. IV. 473 с.
- Цвелев Н.Н. *Amelanchier Medik.* // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 552–555.
- Fernald M.L. *Amelanchier spicata* not an American species // *Rhodora*. 1946. Vol. 48. P. 125–134.
- Franco J.A. *Amelanchier Medicus* // *Flora Europaea*. Cambridge: Univers. Press, 1968. Vol. 2. P. 28–29.
- Jones G.N. American species of *Amelanchier* // *Illinois biol. monographs*. 1946. Vol. 20, N 2. P. 1–126.

Kartesz J.T., Kartesz R. Synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada, and Greenland. Chapel Hill: University North Carolina Press, 1980. Vol. 2. 500 p.

Krüssmann G. *Amelanchier* Medic. // Handbuch der Laubgehölze. Berlin;

Hamburg: Verlag Paul Parey, 1976. Bd.1. S. 148–156.

Schroeder F.-G. Exotic *Amelanchier* species naturalised in Europe and their occurrence in Great Britain // *Watsonia*. 1970. Vol. 8. N 2. P. 155–162.

NATURALIZATION OF AMELANCHIER SPECIES FROM NORTH AMERICA IN THE SECONDARY DISTRIBUTION RANGE

© 2011 Kuklina A.G.

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 127276, e-mail: alla_gbsad@mail.ru

Here we provide the results of the study into species *Amelanchier* Medik. (*Rosaceae*) naturalized in the secondary distribution range. An assumption of the origin of *A. spicata* (Lam.) K. Koch, *A. lamarckii* F.-G. Schroeder, *A. confusa* Hylander and distribution ways of *A. alnifolia* (Nutt.) Nutt in Russia is offered. A reasonable warning on the limitation of the use of *A. spicata* in planting has been made.

Key words: shadberry, introduction, naturalization, secondary distribution range, ecosystem.

NATURALIZATION OF ADVENTIVE PLANTS IN MAGADAN REGION

© 2010 Lysenko D.S.

Institute of Biological Problems of the North (IBPN) FEB RAS,
Magadan 685000; lysenkodm@ibpn.ru

Received 12.09.2010

The results of the study on naturalization of adventive plants in Magadan region are given. The list of adventive flora of the region consists of 292 species and includes 22 pseudoaboriginals. Ergasiophygophytes include 42% of ephemerophytes, 34% of colonophytes, 16% of epocophytes and 8% of agriophytes. Xenophytes consist of 15% of ephemerophytes, 40% of colonophytes, 26% of epocophytes and 19% of agriophytes. Unintentionally introduced species have greater potential to naturalization. Pseudoaboriginal xenophytes have greater part of epocophytes than other xenophytes. Sixteen percent of adventive species spread to natural ecotopes.

Key words: adventive plants, naturalization, introduction, pseudoaboriginals, ergasiophygophytes, xenophytes, ephemerophytes, colonophytes, epocophytes, agriophytes, Magadan region.

Magadan region is situated in the North-East of Asia 66°20'–58°51' of North latitude and 144°43'–163°27' of East longitude. It borders on Chukotka and Kamchatsky region in the east and on Yakutia (Sakha) Republic and Khabarovsk region in the west. The region is washed by the Sea of Okhotsk in the south.

Magadan region is located in the climate zone of tundra and forest-tundra, where average January temperature is below –32°C and summer lasts for two months [Klyukin, 1970]. The dominating types of vegetation are open larch stands, mountain dwarf pine thickets and high-mountain stony deserts [Reutt, 1970].

Absence of railroad and regular car communication service make Magadan region isolated from other regions of Russia. Fundamental development of the region started at the end of 1930s. Since 1990s sharp population decrease has begun. Population density of Magadan region is now less than 0.5 man per 1km² and tends to decrease.

First newly arrived people in the basin of the Kolyma River were Russian cossacks from the squadron of Mikhail

Stadukhin. They founded Verkhnekolymyskaya fortress (present-day Verkhne-Kolymsk village, Yakutia) in the outlet of the Yasachnaya River in 1645. At the end of XVIII century first Yakut migrants appeared in the basin of the Kolyma. In the XIXth century both newly-come and native populations maintained commercial connection with American and Japan merchants. First registered example of vegetable-growing occurred on the territory of Seimchan in 1894 according to the present-day map of Magadan Region. By the beginning of the XXth century Yakuts of Seimchan cultivated potatoes and cabbage. First state farm was organized in Seimchan in 1931.

These were formation conditions of the adventive flora of the Magadan Region.

During field season of 2004–2009 we studied adventive flora of Magadan Region. About 4000 sheets of herbarium were collected, besides, collections of herbarium stored in IBPN FEB RAS (MAG) were reviewed. According to the obtained data we made a checklist of the adventive plants of Magadan Region [Lysenko, 2006, 2008] with indication of

naturalization degree for each species. The classification of naturalization degree is presented according to principles, stated by F.G. Schroeder in 1969 [Dorogostayskaya, 1972]. The list consisting of 292 species includes also those species which were found just once in Magadan Region. In study of naturalization all plant communities of inhabited and abandoned settlements, communities of desolate and cultivated fields and territories of the state farms were considered to be anthropogenic. Ecotopes with undisturbed or faintly disturbed by human vegetation cover (pebbles, sand drifts and silts over the riverbanks, sea pebbles, flood plain forests and meadows etc.) were considered to be natural.

Adventive flora of the region consists of unintentionally introduced species (xenophytes) and species which were brought to the region intentionally as seed grain or food and medicinal herbs, growing or remaining on anthropogenic ecotopes without human intention (ergasiophygophytes). Examples of ergasiophygophytes of Magadan Region are the *Hordeum vulgare*, growing on landfills from the seeds brought into the region as a food, and the *Papaver croceum*, cultivated in the region as an ornamental plant, self-sowing in ruderal ecotopes. Species which were brought to the region by mixed types of introduction are considered to be xeno-ergasiophygophytes. These are *Arctopoa subfastigiata*, *Chelidonium majus*, *Chenopodium*

foliosum, *Elytrigia repens*, *Heracleum sibiricum* and *Leucanthemum vulgare*.

A special group of adventive plants consisting of 22 species are pseudoaboriginals. According to the classical definition these are the species with the natural habitat bordering on the floristic region of the analyzed territory, but being in conditions of anthropogenic transformation they extend their habitat over the explored territory using anthropogenic ecotopes [Babkina, 2008]. Examples of such pseudoaboriginals are *Senecio pseudoarnica*, that is a species of the Sea of Okhotsk coast cultivated in continental parts of the region and running wild, and *Leymus mollis*, brought into some Kolyma settlements from the coast of the Sea of Okhotsk. However, considerable amount of such species were introduced not from the neighboring floristic areas within Magadan Region considering their rare occurrence here, but from other regions. Examples of such species are *Aegopodium alpestre*, found in Magadan Park, *Artemisia dracuncululus*, from the surroundings of Susuman and *Artemisia tanacetifolia*, from the surroundings of Sokol Settlement. In our work we included pseudoaboriginals into adventive flora and sorted according to type of introduction to xenophytes (19 species) and ergasiophygophytes (3 species).

Quantitative ratio of the species according to introducing type and degree of naturalization is presented in Table.

Table. The groups of adventive species by type of introduction and naturalization degree

	Ephemerophytes	Colono-phytes	Epoeco-phytes	Agriophytes	Total
Ergasiophygophytes (including pseudoaboriginals)	32 (0)	26 (1)	12 (2)	6 (0)	76 (3)
Xenophytes (including pseudoaboriginals)	31 (0)	84 (6)	55 (9)	40 (4)	210 (19)
Xeno-ergasiophygophytes	1	3	1	1	6
Total (including pseudoaboriginals)	64	113	68	47	292 (22)

Ephemerophytes make up 42% of the total amount of ergasiophygophytes. As a rule, these are food plants (*Coriandrum sativum*, *Malus comminus*, *Lycopersicon esculentum*, *Carthamus tinctorius* etc.), forage plants (*Cannabis sativa*), medicinal herbs (*Anethum graveolens*, *Linum usitatissimum*, *Matricaria recutita*) and some cultivated flowers (*Calendula officinalis*, *Eschscholzia californica*) growing on landfills and rarer among ruined buildings and alongside roads from rejected seeds or plant parts. Such plants do not complete their life cycle and every year they grow from again introduced seeds. According to our observations seeds of these plants persist in soil for a long time, and such species can be found in their introducing places at least 10 years after cessation of anthropogenic influence, for example, over ruins of a storehouse. Among these, a *Hordeum distichon* can be mentioned. Ergasiophygophytes-ephemerophytes come to 11% of total amount of adventive species.

Colonophytes form 34% of total number of ergasiophygophytes. These are irregularly seeding, predominantly cloning feral lawn plants (*Lolium perenne*, *Schedonorus pratensis*, *Dactylis glomerata* etc.), more rarely they are forage crops (*Vicia sativa*) growing alongside the roads and on anthropogenic meadows. Besides, among them there are food plants (*Allium ramosum*, *Acetosa pratensis*, *Rheum undulatum* etc.) and rarely ornamental plants (*Delphinium × cultorum*, *Malus baccata*), growing in the desolated courtyards or persisting in their previous planting places for a long time. Ergasiophygophytes-colonophytes amount to 9% of the total number of adventive species. Among ergasiophygophytes-colonophytes there is a pseudoaboriginal *Anemonidium dichotomum*, the species from the Sea of Okhotsk coast founded in Susuman on the desolate vegetable garden, where probably it had been cultivated as the ornamental plant.

Epoecophytes amount to 16% of total quantity of ergasiophygophytes. These are normally seeding in the climatic conditions

of Magadan Region lawn and forage crops, which are widespread on different anthropogenic ecotopes (*Trifolium pratense*, *Phleum pratense*, *Bromopsis inermis*), more rarely they are ornamental (*Aquilegia × cultorum*) and food (*Allium fistulosum*) plants. Ergasiophygophytes-epoecophytes make up 4% of total number of adventive species. There are two pseudoaboriginals among ergasiophygophytes-epoecophytes: the mentioned above *Senecio pseudoarnica* and *Allium schoenoprasum*, which is present in aboriginal flora, but comes to anthropogenic ecotopes (anthropogenic meadows, landfills, roadsides, desolate vegetable gardens) only by running wild from varietal cultivated plants.

Agriophytes amount to 8% of the total quantity of ergasiophygophytes. These are ornamental plants (*Tripleurospermum hookeri* and *T. subpolare*) running wild on the seacoast meadows and pebbles, forage crops (*Trifolium repens*, *Elymus sibiricus*) growing on river pebbles, lawn plant (*Poa supina*) naturalizing on the edges of forest and forage and lawn crop (*Alopecurus arundinaceus*) growing on wet floodplain meadows. Ergasiophygophytes-agriophytes amount to 2% of the total number of adventive species.

Ephemerophytes form 15% of the total number of xenophytes. These are once found casual plants of dumps (*Solanum nigrum*, *Bidens cernua*, *Ambrosia artemisiifolia* etc.), weeds of cultivated fields (*Agrostemma githago*, *Commelina communis*, *Centaurea cyanus*), and the weeds of roadsides (*Chenopodium vachellii*, *Camelina microcarpa*, *Vaccaria hispanica*). Rarely, they are weeds of lawns (*Axyris amaranthoides*, *Agropyron cristatum*), fallow lands (*Chorispora tenella*, *Myosotis arvensis*) and ruins of state farms (*Phalaris minor*, *Rumex obtusifolius*). As a rule, they are annuals occurring on the territories subjected to intensive anthropogenic influence. Ephemerophytes-xenophytes amount to 11% of the total number of adventive species.

Colonophytes make up 40% of the total number of xenophytes. These are weeds of fields, desolated over 10 years ago (*Nonea rossica*, *Astragalus uliginosus*, *Euphorbia waldsteinii*), and weeds of roadsides (*Centaurea scabiosa*, *Plantago urvillei*, *Saussurea amara*). Rarely these are weeds of lawns (*Centaurea jacea*, *Thalictrum lucidum*, *Berteroa incana*), landfills (*Urtica dioica*), fields and vegetable gardens (*Fagopyrum tataricum*). As a rule, they are predominantly cloning perennials persistent for many years just in the places of their introduction. More rarely they are irregularly seeding annuals (*Avena fatua*, *Persicaria scabra*, *Leptopyrum fumarioides*). Xenophytes-colonophytes form 29% of the total amount of adventive species. There are 6 pseudoaboriginals among xenophytes-colonophytes. These are weeds of roadsides, species of the Sea of Okhotsk coast, which were introduced into the Kolyma areas of the region (*Arctopoa eminens* and *Angelica gmelinii*) and besides species of continental part of the region, introduced into the Sea of Okhotsk coast predominantly from other regions of Russia, the weeds of fallows (*Veronica longifolia*), roadsides (*Galium densiflorum*) and lawns (*Achillea asiatica*, *Aegopodium alpinum*).

Epoecophytes make up 26% of total amount of xenophytes. These are the most common weeds of roadsides, fallows, waste grounds and anthropogenic meadows (*Lepidium densiflorum*, *Potentilla anserina*, *Rhinanthus aestivalis*), fields and vegetable gardens (*Erodium cicutarium*, *Amsinckia micrantha*, *Lamium amplexicaule*). Usually these species are not restricted to one anthropogenic ecotope. Xenophytes-epoecophytes amount to 19% of total quantity of adventive species. There are 9 pseudoaboriginals among xenophytes-epoecophytes. These are the mentioned above *Artemisia dracuncululus*, *A. tanacetifolia* and *Leymus mollis*, and *Lappula consanguinea*, *L. heteracantha*, *Potentilla sanguisorba*, *Plantago depressa* introduced into the southern part of the region, and besides the species of the Sea of Okhotsk coast spread

over continental part of the region, namely *Ptarmica camtschatica* and *Epilobium affine*.

Agriophytes form 19% of the total amount of xenophytes. These are annuals or biennials (*Dimorphostemon pectinatus*, *Potentilla norvegica*, *Artemisia jacutica*), more rarely perennials (*Linaria vulgaris*, *Achillea setacea*), spreading from anthropogenic ecotopes to river pebbles, rarely to floodplain meadows (*Plantago major*), osier-beds (*Rhinanthus vernalis*, *Ptarmica acuminata*), slide-rocks (*Crepis tectorum*) and rookeries (*Lepidotheca suaveolens*). Xenophytes-agriophytes amount to 14% of total quantity of xenophytes. There are 4 pseudoaboriginals among xenophytes-agriophytes. These are introduced from the Sea of Okhotsk coast into the continental part of the region and naturalized on river pebbles plants (*Carex cryptocarpa*, *Potentilla fragiformis*), on glades (*Carex gmelinii*), and also introduced from the continental part of the region into the coast of the Sea of Okhotsk and naturalized on the slide-rocks *Galium ruthenicum*.

Xeno-ergasiophygophytes amount to 1% of the total quantity of adventive plants. These are ephemerophyte *Chenopodium foliosum* – the weed of landfills, vegetable gardens and flowerbeds, colonophytes *Arctopoa subfastigiata*, *Chelidonium majus*, *Leucanthemum vulgare*, epoecophyte *Heracleum sibiricum* (plants of lawns and roadsides) and agriophyte *Elytrigia repens*.

According to the Table, the species unintentionally introduced into the region have greater potential of naturalization. Content of colonophytes is approximately equal among all naturalization groups including pseudoaboriginals by type of introduction and varies within 30–40%. In general, pseudoaboriginals-xenophytes spread to natural ecotopes as frequently as xenophytes, however, they naturalize more frequently on anthropogenic ecotopes. On the whole, 16% of adventive species spread to natural ecotopes. Thus, only 15 agriophytes (approximately 3% of adventive flora) were found in Vyatsko-

Kamskoye interfluves [Tuganayev, Puzyryov, 1988]. However, there is no species replacing aboriginal species in natural ecotopes among 47 agriophytes typical for Magadan Region.

References

- Babkina S.V. Voprosy terminologii v'oblasti izutcheniya urbanoflor // Fundamentalniye i prykladniye problemy botaniki v'natchale XXI veka: Materialy vserossiyskoy konferentsii (Petrozavodsk, 22–27 sentyabrya 2008 g.). Chast 4: Sravnitel'naya floristika. Urbanoflora. Petrozavodsk: Karelskiy nauchniy centr Rossiyskogo botanicheskogo obshestva RAN, 2008. P. 152–154.
- Dorogostayskaya E.V. Sorniye rasteniya Kraynego Severa SSSR / Rastitelnost' Kraynego Severa SSSR i eyo osvoyeniye // Pod obsh. red. B.A. Tikhomirova. Vyp. 13. L.: Nauka, 1972. 172 p.
- Klyukin N.K. Klimat // Sbornik statey: Sever Dal'nego Vostoka / Gl. red. N.A. Shilo. M.: Nauka, 1970. P. 101–132.
- Lysenko D.S. O novykh mestonakhozhdeniyakh redkikh adventivnykh vidov na territorii Magadanskoy oblasti // Vestnik SVNC DVO RAN. 2006. №4. P. 61–65.
- Lysenko D.S. Noviye dlya Magadanskoy oblasti adventivniye vidy // Fundamentalniye i prykladniye problemy botaniki v'natchale XXI veka: Materialy vserossiyskoy konferentsii (Petrozavodsk, 22–27 Sentyabrya 2008 g.). Chast 4: Sravnitel'naya floristika. Urbanoflora. Petrozavodsk: Karelskiy nauchniy centr Rossiyskogo botanicheskogo obshestva RAN, 2008. P. 169–171.
- Reutt A.T. Rastitelnost' // Sbornik statey: Sever Dal'nego Vostoka / Gl. red. N.A. Shilo. M.: Nauka, 1970. P. 257–299.
- Tuganayev V.V., Puzyryov A.N. Gemerophyty Vyatsko-Kamskogo mezhdurechya. Sverdlovsk: Izd-vo Ural. un-ta, 1988. 128 p.

СОВРЕМЕННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ В БАССЕЙНАХ РЕК ЧУ И ТАЛАС

© 2011 Мамилев Н.Ш.

ДГП «Научно-исследовательский институт проблем биологии и биотехнологии»
РГП «Казахский национальный университет имени аль-Фараби»,
г. Алматы, Республика Казахстан; mamilov@gmail.com; mamilov@nursat.kz

Поступила в редакцию 03.09.2010

В настоящее время водные ресурсы бассейнов рек Чу и Талас используются главным образом для искусственного орошения полей. Поэтому в большинстве водоемов гидрологический режим неблагоприятен для аборигенных видов рыб. Такие чужеродные виды как амурский чебачок *Pseudorasbora parva*, абботтина *Abbottina rivularis*, востробрюшка *Hemiculter leucisculus* и бычок *Rhinogobius* sp. широко распространились по озерам, прудам и притокам. В некоторых водоемах чужеродные виды являются доминирующими. Чужеродные виды обнаружены даже в абсолютно изолированных озерах в пустыне. По сравнению с данными прошлых лет ареалы таких чужеродных видов как балхашский окунь *Perca schrenkii* и линь *Tinca tinca* значительно сократились. В бассейне Таласа не обнаружены горчак *Rhodeus sericeus*, медака *Oryzias latipes* и китайский элеотрис *Micropercops (Hypseleotris) cintus* – виды, широко распространенные в бассейнах Или и Сырдарьи.

Ключевые слова: аборигенный, чужеродный, интродукция, ихтиофауна.

Введение

Реки Чу и Талас берут начало в горах Центрального Тянь-Шаня и заканчиваются в пустыне Муюнкум. Обе реки протекают по территории Киргизии и Казахстана. Площадь бассейна реки Чу 71600 км², максимальная длина 1067 км, реки Талас – соответственно 52 700 км² и 661 км [Советский энциклопедический словарь, 1990]. В настоящее время практически вся вода используется для орошения, поэтому фактическая длина обеих рек оказывается значительно меньше.

Исследования рыбного населения этих рек были начаты в XIX в. Н.А. Северцовым [1873]. В первой половине XX в. изучение видового состава и распределения рыб по различным участкам бассейна было проведено Д.Н. Кашкаровым [1928], Г.В. Никольским [1931] и П.А. Дрягиным [1936]. В дальнейшем исследования ихтиофауны проводили Ф.А. Турдаков [1963], Г.М.

Дукравец [1964], И.А. Пивнев [1985]. Таким образом, к концу прошлого века был накоплен большой объем данных как об аборигенных видах бассейнов обеих рек, так и об интродуцентах. Эти данные были обобщены в виде списков [Дукравец, Митрофанов, 1992б; Решетников, Шакирова, 1993; Митрофанов и др., 2003]. Исследования, проведенные в конце XX – начале XXI вв. [Дукравец и др., 2001; Мамилев и др., 2002; Климов, 2005], показали, что разнообразие и область распространения чужеродных видов рыб в бассейнах обеих рек продолжают изменяться. Поэтому целью проведенной нами работы являлось изучение современного разнообразия рыб бассейнов рек Чу и Талас.

Материал и методики

Основой для настоящей публикации послужили сборы рыб, проведенные в 2007–2010 гг. Для отлова рыб использовали мелкочейный бредень

длиной 15 м с ячейей 3 мм, прямоугольный сачок 500 x 700 мм с ячейей 3 мм, ставные капроновые сети с размером ячеей 14, 20, 30, 40 и 50 мм длиной по 25 м и высотой 2 м каждая, а также крючковую снасть. В отличие от промыслового лова место для постановки сетей предварительно не расчищали от водной растительности, все сети выставлялись единой линией. Биологический анализ отдельных видов рыб проводили согласно руководству И.Ф. Правдина [1966].

Поскольку ранее было установлено [Турдаков, 1963], что наибольшее разнообразие ихтиофауны сосредоточено в средней (предгорно-равнинной) части рек, ежегодные наблюдения проводили на р. Чу в районе от границы с Киргизией до Ташуткольского водохранилища и на р. Талас – на участке, расположенном чуть ниже г. Тараз (Джамбул). Кроме того, были исследованы левые притоки р. Чу – реки Аксу, Карабалта, Аспара, Колтоган и пруды Аспаринские (на р. Аспара) и Мозговое (на р. Колтоган), а также правые притоки – реки Ыргайты и Колгуты. Озеро Басколь является изолированным водоемом с родниковым (грунтовым) питанием, образующим небольшой оазис в пустыне Муянкум. Формально это озеро относится к бассейну р. Чу. В бассейне р. Талас были исследованы р. Терс выше Терс-Ащибулакского водохранилища, озера (пруды) Воинское, Юбилейное и пруд без названия. Перечисленные три пруда расположены в 30–40 км севернее (ниже по течению) г. Тараз на отходящих от р. Талас каналах.

Для оценки разнообразия сообществ использовали следующие показатели: S – общее число видов в сообществе (видовое богатство), D – индекс разнообразия Симпсона, E – равномерность распределения по Симпсону, H – индекс Шеннона, J – равномерность распределения по Шеннону [Бигон и др., 1989]. При расчетах показателей Шеннона

использовали натуральный логарифм. Учитывали только численность каждого вида. На реках количественный учет проводили только по уловам бреднем на контрольном участке, охватывающем различные биотопы (стремнина, пережат, рукав, омут). Координаты расположения контрольного участка на р. Талас – 42°56′ с. ш. (северной широты), 71°27′ в. д. (восточной долготы); на р. Чу – 43°15′ с. ш., 74°12′ в. д. На озерах для количественного учета использовали результаты только уловов сетями за первые 24 часа.

Полученные результаты и их обсуждение

Данные о таксономическом составе ихтиофауны бассейна р. Чу представлены в таблице 1. Список видов рыб, обнаруженных в бассейне р. Чу до конца XX в., составлен с учетом опубликованных сводок [Турдаков, 1963; Пивнев, 1985; Дукравец, Митрофанов, 1992б; Решетников, Шакирова, 1993; Дукравец и др., 2001]. Мы не смогли с уверенностью различать аборигенных семиреченского гольяна *Phoxinus brachyurus*, исыккульского гольяна *Phoxinus issykkulensis* и его подвид – *Phoxinus issykkulensis relictus*, а также чуйского гольяна *Phoxinus dementjevi*, поэтому в таблице 1 для всех гольянов мы приводим только одно название. Морфологический анализ внешнего строения акклиматизировавшегося в бассейне р. Чу бычка выявил ряд особенностей, не позволяющих уверенно отнести его к какому-либо из известных видов [Мамилов, Торстен, 2009], поэтому в данной сводке мы употребляем только родовое название. В область наших исследований не вошла высокогорная зона истоков, где обитает чешуйчатый осман *Diptychus maculatus* Steindachner, 1866. Мы считаем ошибочным упоминание И.А. Пивневым [1985] в составе ихтиофауны бассейна р. Чу чужеродных видов чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и ротана-головешки *Percottus glenii*

Dybowski, 1877, поскольку самим автором не приводятся какие-либо конкретные сведения по этим видам именно в бассейне р. Чу. Не упоминаются они и в последующих публикациях [Дукравец и др., 2001; Климов, 2005]. Спорным представляется упоминание [Решетников,

Шакирова, 1993] в качестве аборигенного для данного бассейна сырдарьинского ельца *Leuciscus squalisculus*. С учетом сделанных оговорок, ихтиофауна бассейна р. Чу к концу прошлого века могла состоять из 42 видов рыб, 20 из которых считаются чужеродными.

Таблица 1. Состав ихтиофауны бассейна р. Чу*

№	Вид	Статус	До конца XX в.	2007–2010 гг.	
				река	притоки
Отряд лососеобразные Salmoniformes, семейство лососевые Salmonidae					
1	Амударьинская форель – <i>Salmo trutta oxianus</i> Kessler, 1874	ч	+	0	0
2	Ишхан – <i>Salmo ischchan</i> Kessler, 1877	ч	+	0	0
Отряд щукообразные Esociformes, семейство щуковые Esocidae					
3	Обыкновенная щука – <i>Esox lucius</i> Linnaeus, 1758	а	+	0	+
Отряд карпообразные Cypriniformes, семейство карповые Cyprinidae					
4	Аральская плотва – <i>Rutilus rutilus aralensis</i> (Berg, 1916)	а	+	+	+
5	Белый амур – <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	ч	+	0	+
6	Сибирский елец – <i>Leuciscus leuciscus baicalensis</i> (Dybowski, 1874)	а	+	+	+
7	Туркестанский язь – <i>Leuciscus idus oxianus</i> (Kessler, 1874)	а	+	+	+
8	Семиреченский гольян – <i>Phoxinus brachyurus</i> Berg, 1912	а	+	+	+
9	Красноперка – <i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	а	+	0	+
10	Аральский жерех – <i>Aspius aspius ibliodes</i> Kessler, 1872	а	+	+	0
11	Линь – <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	ч	+	0	0
12	Туркестанский пескарь – <i>Gobio gobio lepidolaemus</i> Kessler, 1872	а	+	+	+
13	Абботтина – <i>Abbottina rivularis</i> (Basilewsky, 1855)	ч	+	+	+
14	Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	ч	+	+	+
15	Аральский усач – <i>Barbus brachycephalus brachycephalus</i> Kessler, 1872	а	+	0	0
16	Туркестанский усач – <i>Barbus capito conocephalus</i> Kessler, 1872	а	+	0	0
17	Балхашская маринка – <i>Schizothorax argentatus argentatus</i> Kessler, 1874	а	+	+	0
18	Голый осман – <i>Diptychus dybowskii</i> Kessler, 1874	а	+	+	0
19	Полосатая быстрянка – <i>Alburnoides taeniatus</i> (Kessler, 1874)	а	+	+	+
20	Восточный лещ – <i>Abramis brama orientalis</i> Berg, 1949	а	+	+	+
21	Чуйская остролучка – <i>Capoetobrama kuschakewitschii orientalis</i> G.Nikolsky, 1934	а	+	0	0

22	Серебряный карась – <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	ч	+	+	+
23	Аральский сазан – <i>Cyprinus carpio aralensis</i> Spitzczakov, 1935	а	+	+	+
24	Востробрюшка – <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1835)	ч	+	+	+
25	Белый толстолобик – <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	ч	+	0	+
26	Пестрый толстолобик – <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1846)	ч	+	0	0
27	Обыкновенный горчак – <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	ч	0	0	+
Семейство балиториевые Balitoridae					
28	Тибетский голец <i>Triplophysa stoliczkae</i> (Steindachner, 1866)	а	+	+	0
29	Серый голец – <i>Triplophysa dorsalis</i> (Kessler, 1872)	а	+	+	0
30	Пятнистый губач – <i>Triplophysa strauchii strauchii</i> (Kessler, 1874)	ч	+	+	0
31	Одноцветный губач – <i>Triplophysa labiata</i> (Kessler, 1874)	ч	+	+	0
Семейство вьюновые Cobitidae					
32	Аральская щиповка – <i>Sabanejewia aurata aralensis</i> (Kessler, 1877)	а	+	+	0
Отряд сомообразные Siluriformes, семейство сомовые Siluridae					
33	Обыкновенный сом – <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	а	+	+	0
Отряд сарганообразные Beloniformes, семейство оризиевые Adrianichthyidae					
34	Японская медака – <i>Oryzias latipes</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	ч	+	0	+
Отряд карпозубообразные Cyprinodontiformes, семейство пецилиевые Poeciliidae					
35	Восточная гамбузия – <i>Gambusia affinis holbrooki</i> (Girard, 1859)	ч	+	0	+
Отряд колюшкообразные Gasterosteiformes, семейство колюшковые Gasterosteidae					
36	Аральская колюшка – <i>Pungitius platigaster aralensis</i> (Kessler, 1877)	а	+	0	+
Отряд окунеобразные Perciformes, семейство окуневые Percidae					
37	Обыкновенный окунь – <i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1759	а	+	+	+
38	Балхашский окунь – <i>Perca schrenkii</i> Kessler, 1874	ч	+	+	+
39	Обыкновенный судак – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	ч	+	+	+
Семейство головешковые Odontobutidae					
40	Китайский элеотрис – <i>Micropercops (Hypseleotris) cintus</i> (Dabry et Thiersant, 1872)	ч	+	+	+
Семейство бычковые Gobiidae					
41	Бычок – <i>Rhinogobius sp.</i>	ч	+	+	+
Семейство змееголовые Channidae					
42	Амурский змееголов – <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	ч	+	+	+

*В таблицах 1 и 3 использованы обозначения: «а» – аборигенный вид, «ч» – чужеродный вид, «+» – вид присутствует, «0» – вид не обнаружен, «?» – утверждение нуждается в дополнительной проверке.

В ходе проведенных нами исследований не были обнаружены аборигенные аральский и туркестанский усачи, чуйская остролучка и чужеродные амударьинская форель, ишхан, линь, пестрый толстолобик. В последней сводке для водоемов Киргизии [Конурбаев, Тимирханов, 2003] эти виды еще включены в состав ихтиофауны данного бассейна.

Сократилась зона обитания балхашского окуня, попавшего в бассейн р. Чу из рыбоводных хозяйств Алматинской области и в начале 1990-х гг. достаточно многочисленного на участке реки от гидроузла Чумыш до Ташуткольского водохранилища. В последние годы в Ташуткольском водохранилище и р. Чу ниже него балхашский окунь не встречался [Мамилов и др., 2002]. Не был обнаружен он нами и на участке реки выше водохранилища. В ходе проведенных исследований лишь единичные экземпляры этого вида были отмечены в левых притоках – р. Курагаты и р. Аспара.

Другими чужеродными видами, проникшими из Балхашского бассейна в бассейн р. Чу, вероятно, еще в конце 1950-х гг. во время пересадок карповых рыб из Алма-Атинского госрыбхоза являются пятнистый губач и одноцветный губач [Турдаков, 1968]. В настоящее время пятнистый губач постоянно встречается на участке р. Чу, расположенном выше Ташуткольского водохранилища, и в правых притоках – р. Ыргайты и р. Колгуты. Одноцветный губач в самой р. Чу не обнаружен, но в 2009 г. был одним из доминирующих видов в р. Колгуты. В 2010 г. несколько половозрелых экземпляров отловлены и в р. Ыргайты.

По сравнению с началом 1990-х гг. расширилась область обитания белого амура и белого толстолобика – эти виды являются популярными объектами выращивания в небольших прудах частных хозяйств, расположенных в основном на левом берегу р. Чу. Однако данные популяции нельзя считать

самовоспроизводящимися. В 2009 и 2010 гг. впервые для бассейна р. Чу обнаружен новый чужеродный вид – горчак. Этот вид уже встречается как на пограничном участке самой р. Чу, так и в одном из ее левых притоков – р. Карабалта.

В большинстве исследованных притоков р. Чу совместно обитают аборигенные и чужеродные виды рыб. Исключением является р. Аксу, ихтиофауна которой состоит исключительно из чужеродных видов рыб: карася, амурского чебачка, бычка, китайского элеотриса, змееголова. Наиболее вероятной причиной этого является слабая проточность данной реки: в летние месяцы она превращается в цепь изолированных плесов, густо зарастающих тростником и погруженной водной растительностью.

Нельзя однозначно определить статус леща, населяющего в настоящее время бассейн р. Чу. Исходно здесь существовала аборигенная популяция [Берг, 1949], но в середине прошлого века лещ редко попадался в р. Чу на границе Казахстана и Киргизии [Турдаков, 1963; с.91]. В 1981–1984 гг. в Ташуткольское водохранилище, расположенное на р. Чу ниже границы Казахстана и Киргизии, проводились неоднократные вселения леща из озер Имантау и Бийликоль. В самих этих озерах лещ также является вселенцем: в оз. Имантау – из Аральского моря и р. Урал, в оз. Бийликоль – только из р. Урал [Дукравец, Митрофанов, 1992а]. В период проведения наших исследований лещ был вполне обычным, а в отдельных выборках даже доминирующим видом в самой р. Чу и ее притоке – р. Карабалта. Увеличению численности леща могли способствовать как смешение (или замещение) генофондов различных популяций, так и изменение гидрологического режима в результате строительства Ташуткольского водохранилища.

Показатели разнообразия ихтиофауны контрольного участка р. Чу

и прудов представлены в таблице 2. В самой реке в 2007 г. доминирующим по численности видом являлась плотва,

в 2009 г. – лещ, в 2010 г. доминирование какого-то одного вида не было выражено.

Таблица 2. Показатели разнообразия сообществ бассейна р. Чу

Показатель	Река Чу			Озера (пруды)		
	2007 г.	2009 г.	2010 г.	Аспаринское	Мозговое	Басколь
Чужеродных видов	3	4	4	3	3	1
S	9	10	9	5	5	2
D	5.34	5.56	6.85	1.95	2.86	2
E	0.59	0.56	0.76	0.39	0.57	1.33
H	1.90	1.98	2.03	0.87	1.10	0.69
J	0.87	0.86	0.92	0.54	0.68	1

Разнообразие сообществ рыб расположенных на притоках р. Чу прудов оказалось значительно меньше, чем самой реки, и характеризуется преобладанием чужеродных видов рыб. В оз. Мозговом в 2007 г. по численности доминировал чужеродный вид – змееголов, а в Аспаринском водохранилище – аборигенная аральская плотва.

Показательным примером масштабов внеплановой («народной») акклиматизации чужеродных видов в бассейне р. Чу является оз. Басколь. Этот абсолютно изолированный от других водоем расположен в песчаной пустыне примерно в 60 км на северо-восток от пос. Акыртобе. Озеро имеет округлую форму с диаметром около 200 м. Максимальная глубина – около 4 м. На удалении 2–5 км имеется еще несколько подобных озер, но гораздо меньшего размера. Ихтиофауна оз. Басколь состоит из одного аборигенного вида – сазана и четырех чужеродных видов рыб – карася, амурского чебачка, китайского элеотриса и бычка. Причем карась здесь достигает больших размеров: наиболее крупный экземпляр имел длину тела (без хвостового плавника) 350 мм и массу 1520 г. Данная особь оказалась гермафродитной – с парными яичниками в V–VI стадии зрелости и непарной молочной в той же стадии. Абсолютная индивидуальная плодовитость составила примерно 230

000 икринок, возможно, часть икры была уже выметана. Возраст рыбы равнялся девяти полным годам.

В целом проведенные нами исследования позволили установить обитание в казахстанской части бассейна р. Чу 35 видов рыб, из которых 16 являются чужеродными. Относительная доля чужеродных видов рыб в общем разнообразии выше в озерах. В самой р. Чу и большинстве ее притоков основу разнообразия составляют аборигенные виды.

Данные о таксономическом составе ихтиофауны бассейна р. Талас представлены в таблице 3. Список видов рыб, обитавших в бассейне р. Талас до конца XX в., составлен с учетом ранее опубликованных сводок [Турдаков, 1963; Пивнев, 1985; Дукравец, Митрофанов, 1992б; Решетников, Шакирова, 1993; Конурбаев, Тимирханов, 2003].

Плотва была вселена в оз. Бийликоль в бассейне р. Талас в 1958 г. из р. Урал [Дукравец, 1964] и к настоящему времени широко расселилась в водоемах бассейна. Систематическое положение плотвы из Урало-Каспийского бассейна является дискуссионным. Г.М. Дукравец [1987] разделяет точку зрения Л.С. Берга [1949] о существовании там двух подвидов – плотвы-серушки *Rutilus rutilus fluviatilis* (Jakowlew, 1873) и северо-каспийской воблы *Rutilus rutilus caspicus* (Jakowlew, 1870). Н.Г. Богуцкая

и А.М. Насека [2004] рассматривают обыкновенную плотву и воблу в качестве самостоятельных видов – соответственно *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) и *Rutilus caspicus* (Jakovlev, 1870). Поскольку нами не проводилось сравнительное изучение натурализовавшейся в бассейне р. Талас плотвы с выборками обоих подвидов/видов из материнского водоема, в данной публикации использовано видовое название *Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758.

Белый толстолобик и белый амур встречаются во многих прудах и озерах бассейна, однако личинок и ранней молоди этих видов нигде не обнаруживалось. Учитывая необходимость достаточно протяженного

периода развития икры и личинок в потоке воды, отсутствие самовоспроизводящихся популяций белого толстолобика и белого амура в бассейне р. Талас вполне объяснимо. В 2007 г. в оз. Воинском нами была обнаружена гнездящаяся пара аральских колюшек. Этот вид является обычным аборигенным видом в бассейнах рек Чу и Сырдарьи, однако никогда ранее не указывался для бассейна р. Талас. Поэтому более вероятным нам представляется аборигенное происхождение колюшки в бассейне р. Талас.

Таким образом, в настоящее время в казахстанской части бассейна р. Талас установлено обитание 20 видов рыб, 11 из которых являются чужеродными.

Таблица 3. Состав ихтиофауны бассейна р. Талас

№	Вид	Статус	До конца XX в.	2007–2010 гг.	
				река	притоки
Отряд карпообразные Cypriniformes, семейство карповые Cyprinidae					
1	Плотва <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	ч	+	+	+
2	Таласский елец – <i>Leuciscus lindbergi</i> Zanin et Eremeev, 1936	а	+	+	0
3	Линь – <i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	ч	+	0	0
4	Туркестанский пескарь – <i>Gobio gobio lepidolaemus</i> Kessler, 1872	а	+	+	+
5	Абботтина – <i>Abbottina rivularis</i> (Basilewsky, 1855)	ч	+	+	+
6	Амурский чебачок – <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	ч	+	+	+
7	Обыкновенная маринка – <i>Schizothorax intermedius</i> McClelland, 1842	а	+	+	0
8	Балхашская маринка – <i>Schizothorax argentatus</i> Kessler, 1874	а	+	+	0
9	Голый осман – <i>Diptychus dybowskii</i> Kessler, 1874	а	+	+	0
10	Восточный лещ – <i>Abramis brama orientalis</i> Berg, 1949	ч	+	+	+
11	Серебряный карась – <i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	ч	+	0	+
12	Аральский сазан – <i>Cyprinus carpio aralensis</i> Spitzzakov, 1935	ч	+	0	+
13	Востробрюшка – <i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1835)	ч	+	0	+
Семейство балиториевые Balitoridae					
14	Тибетский голец – <i>Triplophysa stoliczkai</i> (Steindachner, 1866)	а	+	+	0
15	Терский голец – <i>Triplophysa conipterus</i> (Turdakov, 1954)	а	+	+	0
16	Серый голец – <i>Triplophysa dorsalis</i> (Kessler, 1872)	а	+	+	0

Отряд сомообразные Siluriformes, семейство сомовые Siluridae					
17	Обыкновенный сом – <i>Silurus glanis</i> Linnaeus, 1758	ч	+	0	0
Отряд карпозубообразные Cyprinodontiformes, семейство пециливые Poeciliidae					
18	Восточная гамбузия – <i>Gambusia affinis holbrooki</i> (Girard, 1859)	ч	+	+	+
Отряд колюшкообразные Gasterosteiformes, семейство колюшковые Gasterosteidae					
19	Аральская колюшка – <i>Pungitius platigaster aralensis</i> (Kessler, 1877)	а?	0	0	+
Отряд окунеобразные Perciformes, семейство окуневые Percidae					
20	Обыкновенный судак – <i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	ч	+	+	+
Семейство бычковые Gobiidae					
21	Бычок – <i>Rhinogobius sp.</i>	ч	0	0	+
Семейство змееголовые Channidae					
22	Амурский змееголов – <i>Channa argus</i> (Cantor, 1842)	ч	+	0	+

В ходе проведенных нами исследований не были обнаружены сырдарьинский елец *Leuciscus squalisculus* и амударьинская форель *Salmo trutta oxianus* Kessler, 1874, однако эти виды указываются [Конурбаев, Тимирханов, 2003] для Кировского водохранилища, расположенного на р. Талас на территории Киргизии. В изученных нами водоемах не был обнаружен акклиматизированный ранее линь. Но, по утверждениям сотрудников областной рыбинспекции, в небольшом количестве линь попадает рыбакам-любителям в различных водоемах бассейна.

Вселенные в Терс-Ащибулакское водохранилище судак и лещ нашли благоприятные условия для размножения: в р. Терс выше водохранилища в 2007 г. наблюдалась высокая численность молоди судака, а в 2010 г. – леща.

Из обычно сопутствующих пересадкам карпа, толстолобиков и белого амура неплановых вселенцев в бассейне р. Талас широко распространились амурский чебачок, бычок и абботтина, но горчак, японская медака и китайский элеотрис до сих пор не обнаружены. Это достаточно

интересный факт, поскольку в соседних бассейнах рек Или, Чу и Сырдарьи перечисленные виды широко распространены. Имеющиеся у нас в настоящее время данные не позволяют сделать каких-либо предположений, удовлетворительно объясняющих причины отсутствия медаки и китайского элеотриса в бассейне р. Талас.

Показатели разнообразия ихтиофауны контрольного участка р. Талас и связанных с рекой прудов представлены в таблице 4. В р. Талас в 2007 г. по численности доминировали аборигенные туркестанский пескарь и маринка, в 2009 г. за счет большого количества слабопроточных разливов многочисленной была гамбузия, в 2010 г. чужеродных видов обнаружено не было. Вероятной причиной сложившейся в 2010 г. ситуации может быть большой объем воды, забираемой на орошение: в этом случае лимнофильные чужеродные виды оказываются изолированными в озерах и прудах и не могут расселяться вверх по реке. Приведенные в таблице 4 данные показывают, что ихтиофауна связанных с р. Талас прудов состоит в основном из чужеродных видов.

Таблица 4. Показатели разнообразия сообществ бассейна р. Талас

Показатель	Река Талас			Озера (пруды)		
	2007 г.	2009 г.	2010 г.	Воинское	Юбилейное	Без названия
Чужеродных видов	4	4	0	3	4	2
S	10	10	4	3	4	2
D	7.04	6.92	3.05	1.21	2.68	2
E	0.70	0.69	0.76	0.40	0.67	1.33
H	2.09	2.10	1.23	0.36	0.87	0.69
J	0.91	0.91	0.89	0.33	0.63	1

Озеро Воинское (местные названия – Буденовское, Карасу) является русловым водохранилищем (прудом) на одном из правых рукавов р. Талас ниже г. Тараза (примерно 40 км севернее). В экспериментальных сетных уловах представлены только серебряный карась, змееголов и востробрюшка. Востробрюшка в 2007 г. составляла 91% экспериментальных сетных уловов. Длина наиболее крупной из отловленных рыб равнялась 183 мм (без хвостового плавника), масса – 58 г. В оз. Воинском востробрюшка созревает рано – в возрасте 1 года уже все рыбы были половозрелыми с гонадами в III стадии зрелости. У рыб в возрасте 2-х полных лет и старше гонады находились на IV–VI стадиях зрелости. Абсолютная индивидуальная плодовитость составляла от 6000 до 13 400 икринок, что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале этого вида в бассейне р. Талас.

Озеро Юбилейное (местные названия – Михайловское, Первомайское, Карасу) расположено на том же рукаве р. Талас примерно в 2 км ниже по течению оз. Воинского. В уловах сетями представлены сазан, судак, карась и плотва. 54% выборки составила плотва. Выборка представлена в основном рыбами размером от 12 до 15 см, которые составляют 57% отловленных сетями рыб.

Пруд без названия имеет форму правильного прямоугольника, берега круто срезаны, площадь всего около 2 га. Наполняется от одного из ирригационных каналов. Никаких

сведений о назначении данного водоема получить не удалось. Судя по его форме, это может быть один из брошенных рыбоводных прудов. Ихтиофауна состоит всего из 3 чужеродных видов рыб – сазана, карася и гамбузии, не представленной в уловах сетями. Гамбузия является абсолютным доминантом по численности. Необъяснимым является факт отсутствия в данном водоеме других «сорных» чужеродных видов рыб, обычных для подобных прудов в бассейне р. Талас: здесь не были обнаружены амурский чебачок, бычок и абботтина.

Общей особенностью разнообразия ихтиофауны в бассейнах рек Чу и Талас является относительное обилие чужеродных видов рыб в лимнических системах (озерах и прудах). В основных реках, напротив, основу разнообразия составляют аборигенные виды. Во многом это объясняется историческими закономерностями становления аборигенной фауны за счет реофильных видов [Берг, 1962; Турдаков, 1963; Дукравец и др., 1966]. В настоящее время водные ресурсы бассейнов рек Чу и Таласа используются главным образом для орошения (ирригации). Поэтому в большинстве озер и прудов в летние месяцы проточность отсутствует, что приводит к формированию неблагоприятных для аборигенных видов рыб условий (высокая температура, пониженное содержание кислорода, повышенное содержание углекислоты, сероводорода и др.). Такие чужеродные виды как амурский чебачок *Pseudorasbora parva*,

абботтина *Abbottina rivularis*, востробрюшка *Hemiculter leucisculus*, и бычок *Rhinogobius sp.* широко распространились по озерам, прудам и притокам. Существуют водоемы, в которых тот или иной чужеродный вид может давать вспышки численности и становиться доминирующим.

Выводы

1. В целом проведенные нами исследования позволили установить обитание в казахстанской части бассейна р. Чу 35 видов рыб, из которых 16 являются чужеродными. Новым чужеродным видом рыб является горчак – предположительно, *Rhodeus sericeus*. За последние 15 лет произошло значительное сокращение ареала балхашского окуня – чужеродного вида, проникшего сюда из Балхашского бассейна, и линя.

2. В настоящее время в казахстанской части бассейна р. Талас установлено обитание 20 видов рыб, 11 из которых являются чужеродными. Впервые обнаруженная в этом бассейне аральская колюшка по своему происхождению, наиболее вероятно, является аборигенным видом.

3. Относительная доля чужеродных видов рыб в общем разнообразии выше в озерах и прудах. В реках Чу и Талас основу разнообразия составляют аборигенные виды, сама структура разнообразия изменяется по годам.

Благодарности

За большую помощь в организации и проведении полевых исследований автор выражает глубокую признательность Б.П. Анненкову, Ф.В. Климову, Е.В. Муровой. Также искренне благодарю анонимного рецензента за внимательное прочтение рукописи и ряд ценных замечаний, которые позволили провести более глубокий анализ имеющихся материалов.

Часть работ выполнена при поддержке Министерства образования и науки Республики Казахстан – грант

на проведение фундаментальных исследований 97Н №4.6.2/680 ФИ.

Литература

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 467–925.

Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избранные труды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–363.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.

Дрягин П.А. Рыбы реки Чу и рыбохозяйственное использование этой реки // Рыбное хозяйство КиргССР. Труды Киргизской комплексной экспедиции 1932–1933 гг. М.; Л., 1936. Т. 3. Вып. 1. С. 49–87.

Дукравец Г.М. Результаты акклиматизации рыб в озерах бассейна реки Талас. Дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1964. 368 с.

Дукравец Г.М. Род *Rutilus* Rafinesque, 1820 – Плотва // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1987. Т. 2. С. 8–9.

Дукравец Г.М., Збарах Т.И., Махмутова Р.Х. К вопросу о генетических связях бассейнов рек Сыр-Дарья, Сары-Су, Чу и Таласа // Биология и география: Сборник научных статей аспирантов и соискателей. Алма-Ата, 1966. Вып. 3. С. 64–68.

Дукравец Г.М., Карпов В.Е., Мамилов Н.Ш., Меркулов Е.А. Митрофанов И.В. О составе и распределении ихтиофауны в казахстанской части бассейна реки Чу // Вестник КазГУ. Серия биологическая. 2001. №2(14). С. 94–104.

- Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. История акклиматизации рыб в Казахстане // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1992а. Т. 5. С. 6–44.
- Дукравец Г.М., Митрофанов В.П. Видовой состав ихтиофауны Казахстана (с круглоротыми) и ее распределение по водоемам по состоянию на 1986–1990 гг. // Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1992б. Т. 5. С. 414–418.
- Кашкаров Д.Н. Экологический очерк района озер Бийлю-Куль, Ак-Куль и Аши-Куль Ауелиеатинского уезда // Труды Среднеазиатского государственного университета (САГУ). Серия VIII-а. Зоология. Вып. 2. Ташкент, 1928. 54 с.
- Климов Ф.В. Состояние ихтиофауны системы озер Акжайкын в низовье р. Шу // Рыбохозяйственные исследования в Республике Казахстан: История и современное состояние. Алматы: Бастау, 2005. С. 186–193.
- Конурбаев А.О., Тимирханов С.Р. О рыбах Киргизии. Центральная Азия. Бишкек: ОФЦИР, 2003. 120 с.
- Мамилов Н.Ш., Климов Ф.В., Мурова Е.В. Динамика морфобиологических показателей и состояние популяции обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae; Perciformes; Osteichthyes) из озера Малые Камкалы (бассейн р. Чу) // Tethys Aqua Zoological Research. Almaty: Tethys, 2002. V. 1. P. 69–74.
- Мамилов Н.Ш., Торстен Х. Описание бычка *Rhinogobius sp.* из бассейна р. Чу // Selevinia. 2009. Вып 14. С. 64–68.
- Митрофанов И.В., Баимбетов А.А., Мур М.Дж. Аннотированный четырехязычный словарь названий рыб Казахстана. 2-е изд. Алматы: Tethys, 2003. 56 с.
- Никольский Г.В. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. 1931. Т. 32. Вып. 2. С. 227–268.
- Пивнев И.А. Рыбы бассейнов рек Чу и Талас. Фрунзе: Илим, 1985. 189 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Решетников Ю.С., Шакирова Ф.М. Зоогеографический анализ ихтиофауны Средней Азии по спискам пресноводных рыб // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 37–45.
- Северцов Н.А. Путешествие по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шань. СПб.: Типография К.В.Трубникова, 1873. 462 с.
- Советский энциклопедический словарь / Гл. ред. А.М. Прохоров. 4-е изд. М.: Советская энциклопедия, 1990. 1632 с.
- Турдаков Ф.А. Рыбы Киргизии. 2-е изд. Фрунзе: Изд-во Академии наук Киргизской ССР, 1963. 279 с.
- Турдаков Ф.А. Случайные вселенцы в ихтиофауне Киргизии // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1968. С. 50–52.

MODERN DIVERSITY OF ALIEN FISH SPECIES IN CHU AND TALAS RIVER BASINS

© 2011 Mamilov N.Sh.

Biology and Biotechnology Research Institute, al-Farabi Kazakh National University
Almaty city, Kazakhstan Republic
mamilov@gmail.com; mamilov@nursat.kz

Water resources of both river systems (Chu and Talas) are used nowadays generally for irrigation. Therefore, in most reservoirs the water regimen is unfavorable for indigenous fish species. Such alien species as stone morocos *Pseudorasbora parva*, Amur false gudgeon *Abbottina rivularis*, common sawbelly *Hemiculter leucisculus*, and Amur goby *Rhinogobius sp.* have spread widely in lakes, ponds and tributaries of general rivers. There are some water bodies, where each of alien species such as common sawbelly, stone morocos, mosquito fish *Gambusia holdbrookii*, Amur snakehead is dominating in fish communities. Alien fish species have been found even in absolutely isolated lakes in a desert. Compared to the data of the past years, the ranges of such alien fishes like Balkhash perch *Perca schrenkii* and tench *Tinca tinca* have been significantly shortened. In the Talas River watershed such widespread for the Ily and Syrdarya river basins species as bitterling *Rhodeus sericeus*, ricefish *Oryzias latipes* and beautiful sleeper *Micropercops (Hypseleotris) cintus* have not been found.

Key words: indigenous, alien, introduction, ichthyofauna.

ОЦЕНКА РИСКОВ ИНВАЗИЙ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В РЕКЕ ШАТТ-ЭЛЬ-АРАБ

© 2011 Насер М.Д.¹, Сон М.О.², Яссер А.Г.¹

¹ Морской научный центр, Отделение морской биологии, Университет Басры,
Басра, Ирак; bio_mur_n@yahoo.com

² Одесский филиал Института биологии южных морей НАНУ,
Одесса, Украина, 65125; michail.son@gmail.com

Поступила в редакцию 11.11.2010

Шатт-Эль-Араб является важными «воротами инвазии» в Западной Азии. Для оценки риска водных инвазий использовался протокол проекта ALARM. В регионе широко распространены пять всемирно значимых чужеродных видов с высокой инвазивностью (*Eriocheir sinensis*, *Macrobrachium nipponense*, *Palaemon elegans*, *Balanus amphitrite*, *Potamopyrgus antipodarum*).

Идентификация и анализ путей инвазии в регионе показали преимущественно вторичное саморасселение чужеродных видов, а также важность судоходства и каналов в современной экспансии чужеродных видов. Пять учетных единиц (район Харир, Абу-Эль-Хасиб, Эль-Синдибад, Эль-Курна, и река Гармат-Али) имеют экстремально высокую и одна (Шатт-Эль-Басра) – высокую биологическую контаминацию и риск биологического загрязнения. Чужеродные виды вызывают повышение сходства сообществ макрозообентоса (биотическую гомогенизацию). Среди ключевых движущих сил биологических инвазий в этом регионе особое место занимают геополитическая конфликтность и борьба за природные ресурсы, которые формируют уникальный антропогенный гидрологический режим рек Междуречья.

Ключевые слова: инвазивные чужеродные виды, биологическое загрязнение, Ирак, Шатт-Эль-Араб.

Введение

Водная система Шатт-Эль-Араб, расположенная на границе между Ираком и Ираном представляет собой один из ключевых водных объектов Западной Азии. Этим названием обозначают общую нижнюю часть крупных речных систем – сливающихся у г. Эль-Курна Тигра и Евфрата, а также, впадающей ниже р. Карун. Такое условное географическое разграничение этого крупнейшего в Юго-Западной Азии речного бассейна, площадь которого составляет свыше 1 млн км², вызвано особым историческим значением Тигра и Евфрата в мировой культуре. В недавнем геологическом прошлом реки Тигр, Евфрат и Карун впадали непосредственно в Персидский залив, а сформированная позднее

выносами этих рек Месопотамская низменность была затоплена морскими водами. В настоящее время, между руслами Тигра и Евфрата и Персидским заливом располагается окруженное крупными озерами и маршами русло Шатт-Эль-Араб, имеющее дельту и дополнительное соединение с заливом в виде канала Шатт-Эль-Басра [Isaev, Mikhailova, 2009].

Водные ресурсы Тигра и Евфрата находятся в центре постоянных геополитических конфликтов между странами, расположенными в этом бассейне (Ираком, Ираном, Турцией и Сирией). Все эти страны испытывают дефицит водных ресурсов, необходимых для бытового потребления, ирригации и производства электроэнергии. Резкое расширение

хозяйственной деятельности в Турции и Сирии привело к появлению в XX в. 19 новых гидротехнических систем в бассейне Евфрата и 43 в бассейне Тигра. Введение их в действие привело к регулярным полным прекращением подачи воды в лежащие ниже участки Евфрата (особенно, во время последних засушливых лет). Дальнейшее развитие ситуации привело к наращиванию конфликтности и зарегулированию речного бассейна практически на всех его участках [Al-Yamani, 2008; Climatic Changes..., 2008]. Искусственное уменьшение пресноводного стока в совокупности с характерными для русла Шатт-Эль-Араб условиями приливного эстуария привело к колебаниям солености от 5 до 14 ‰ на всем участке от Персидского залива до г. Эль-Курна [Isaev, Mikhailova, 2009]. Наименьшие колебания солености (5–8 ‰) наблюдаются в притоке Шатт-Эль-Араб – р. Гармат-Али. Такие гидрологические изменения в совокупности с изменением, происходящим в результате продолжительных военных действий, режима судоходства в Басре (крупнейшем морском порте Персидского залива) повышают риск вселения чужеродных видов, делая Шатт-Эль-Араб важными воротами инвазии [Panov et al., 2010] Среднего Востока для солоноватоводных видов. В 2000-е гг. интенсивное изучение биологических инвазий во внутренних водах Ирака позволило выявить появление здесь многих новых чужеродных видов [Clark et al., 2006; Jaweir et al., 2006; Salman et al., 2006; Mutlak, Al-Faisal, 2009; Naser, Son, 2009; Naase et al., 2010; Hashim, 2010].

Зарегулирование стока Евфрата в Турции, приводящее к его лимнизации (превращения русла в каскад водохранилищ) и экспансии чужеродных видов, в частности, дрейссен, по каскадам водохранилищ [Bobat, 2004; Innal, Erk'akan, 2010], а также усиление темпов вселения чужеродных видов в воды Ирана [Robbins et al., 2006; Heiler et al., 2010,

Zare et al., 2010] дополнительно увеличивают значение Шатт-Эль-Араб как потенциальной «горячей точки» в отношении биологических инвазий в масштабах Западной Азии.

В данной работе мы анализируем риски биологического загрязнения с помощью тестированных на внутренних водах Европы процедур [Panov et al., 2009, 2010].

Материал и методика

Для оценки рисков биологического загрязнения применялась схема оценки проекта ALARM, разработанная для внутренних вод Европы [Panov et al., 2009, 2010].

Использовались следующие индикаторы:

Species-specific biological pollution risk (SBPR) – индекс для оценки потенциальной инвазивности вида.

Integrated biological pollution risk (IBPR) – индекс для оценки потенциального воздействия чужеродного вида в учетной единице и экологического статуса водоема.

Site-specific biological contamination Index (SBCI) – индекс для оценки биологической контаминации [Arbačiauskas et al., 2008] станций внутри учетной единицы и влияния присутствия чужеродных видов на α -биоразнообразие.

Методики расчета отдельных индексов подробно рассмотрены в соответствующих публикациях [Arbačiauskas et al., 2008; Panov et al., 2009, 2010].

Кроме того, для сообществ макрозообентоса оценивалась биотическая гомогенизация – изменение сходства видового состава между отдельными местообитаниями как совокупный результат расселения чужеродных и исчезновения нативных видов. Как правило, чужеродные виды поначалу уменьшают сходство между близлежащими местообитаниями и повышают – между отдаленными (особенно между местообитаниями, которые являются донорами и

реципиентами чужеродного вида), но общей закономерностью является глобальное увеличение сходства биоты и, соответственно, снижение β -биоразнообразия [McKinney, 2004]. Биотическая гомогенизация оценивалась нами по эффекту гомогенизации чужеродными видами ($S\sigma r_{\text{exotic}}/S\sigma r_{\text{native}}$). Этот показатель представляет собой соотношение индексов Серенсена ($S\sigma r$), то есть сходства видового состава по матрице «присутствие-отсутствие», рассчитанных отдельно для экзотических и нативных видов, и используется для оценки влияния присутствия чужеродных видов на β -биоразнообразие [McKinney, 2004]. Значение этого индекса указывает на биотическую гомогенизацию – снижение β -разнообразия ($S\sigma r_{\text{exotic}}/S\sigma r_{\text{native}} > 1$) или дифференциацию ($S\sigma r_{\text{exotic}}/S\sigma r_{\text{native}} < 1$), повышение β -разнообразия самим фактом присутствия чужеродных видов.

Индикаторы, базирующиеся на пробах макрозообентоса (SBCI, биотическая гомогенизация), рассчитывались по данным полевого сезона 2009 г. Анализировались сборы с 18 станций, отнесенных к 6 учетным единицам (assessment unit по методологии проекта ALARM):

1) наиболее эстуарному участку русла вблизи г. Абу-Эль-Хасид

(Abu Al-Khaseeb): 1 (N 30°28'54.19", E 47°53'7.39"), 2 (N 30°28'30.32", E 47°53'54.17"), 3 (N 30°28'47.85", E 47°53'39.37");

2) участку русла вблизи г. Эль-Синдибад (Al-Sindibad): 1 (N 30°34'46.96", E 47°46'27.37"), 2 (N 30°34'35.49", E 47°46'46.74"), 3 (N 30°34'7.27", E 47°47'0.78");

3) р. Гармат-Али (Garmat Ali): 1 (N 30°34'20.38", E 47°44'52.40"), 2 (N 30°34'24.24", E 47°44'57.41"), 3 (N 30°34'12.59", E 47°45'7.97");

4) району Харир (Hareer Region) вблизи марша Эль-Хаммар: 1 (N 30°35'17.46", E 47°43'14.57"), 2 (N 30°35'5.16", E 47°43'35.48"), 3 (N 30°35'20.83", E 47°43'24.06");

5) району слияния Тигра и Евфрата у г. Эль-Курна (Al-Qurna): 1 (N 30°53'39.14", E 47°30'49.75"), 2 (N 30°55'41.08", E 47°29'2.70"); 3 (N 30°58'22.44", E 47°28'36.34");

6) каналу Шатт-Эль-Басра (Shatt Al-Basrah): 1 (N 30°24'35.83", E 47°46'33.30"), 2 (N 30°24'54.17", E 47°46'24.62"), 3 (N 30°24'46.87", E 47°46'23.72").

Результаты и обсуждение

В рассматриваемом регионе обнаружены шесть видов чужеродных беспозвоночных (таблица 1).

Таблица 1. Чужеродные беспозвоночные бассейна Шатт-Эль-Араб

Виды	SBPR	Первая регистрация в Ираке	Распределение по учетным единицам
<i>Eriocheir sinensis</i> (H. Milne Edwards, 1853)	3	1980-е [Hashim, 2010]	Все учетные единицы кроме Эль-Курна
<i>Macrobrachium nipponense</i> (De Haan, 1849)	3	2005 [Salman et al., 2006]	Все учетные единицы кроме Шатт-Эль-Басра
<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1837	3	1968 [Holthuis, 1975]	Все учетные единицы кроме Шатт-Эль-Басра
<i>Physa acuta</i> (Draparnaud, 1801)	2	XX век [Rabie, 1986]???	Все учетные единицы
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	3	2008 [Naser, Son, 2009]	Река Гармат-Али, район Харир, Эль-Курна
<i>Balanus amphitrite</i> Darwin, 1854	3	1960-е?? [Abdul-Sahib et al., 2003]	Все учетные единицы

Оценка индекса риска SBPR для некоторых из отмеченных здесь видов уже производилась – для *E. sinensis* и *P. antipodarum* характерен высокий (SBPR = 3), а для *Ph. acuta* – средний (SBPR = 2) уровень риска [Panov et al., 2009]. Виды *M. nipponense*, *P. elegans* и *B. amphitrite* являются широко расселившимися и сформировавшими устойчивые инвазионные популяции видами-вселенцами [Grigorovich et al., 2003; Streftaris et al., 2005; De Grave, Ghane, 2006; Salman et al., 2006; Alexandrov et al., 2007; Yakovleva, Yakovlev, 2010]. Кроме того, *B. amphitrite* является обростателем

гидротехнических сооружений [Зевина и др., 2004], а *M. nipponense* и *P. elegans* конкурируют с местными видами ракообразных. Эти особенности видов позволяют присвоить им, согласно процедуре расчета SBPR [Panov et al., 2009, 2010], статус видов с высоким уровнем риска (SBPR = 3).

Результаты съемки 2009 г. (таблица 2 и рис.) показали высокие для канала Шатт-Эль-Басра и экстремально высокие для всех остальных учетных единиц уровень биологической контаминации (SBCI) и риск биологического загрязнения (IBPR).

Таблица 2. Показатели биологического загрязнения и биотической гомогенизации для бассейна Шатт-Эль-Араб

Учетная единица	IBPR	SBCI	Средний $S_{or_{native}}$ между станциями	Средний $S_{or_{exotic}}$ между станциями	$S_{or_{exotic}}/S_{or_{native}}$
Абу-Эль-Хасид	4	4	93 %	93 %	1 (нет эффекта)
Эль-Синдибад	4	4	97 %	93 %	0.96 (биотическая дифференциация)
Р. Гармат-Али	4	4	85 %	87 %	1.02 (биотическая гомогенизация)
Район Харир	4	4	86 %	77 %	0.9 (биотическая дифференциация)
Эль-Курна	4	4	93 %	93 %	1 (нет эффекта)
Шатт-Эль-Басра	3	3	100 %	100 %	1 (нет эффекта)
Все:	–	3–4	63 %	66%	1.04 (биотическая гомогенизация)

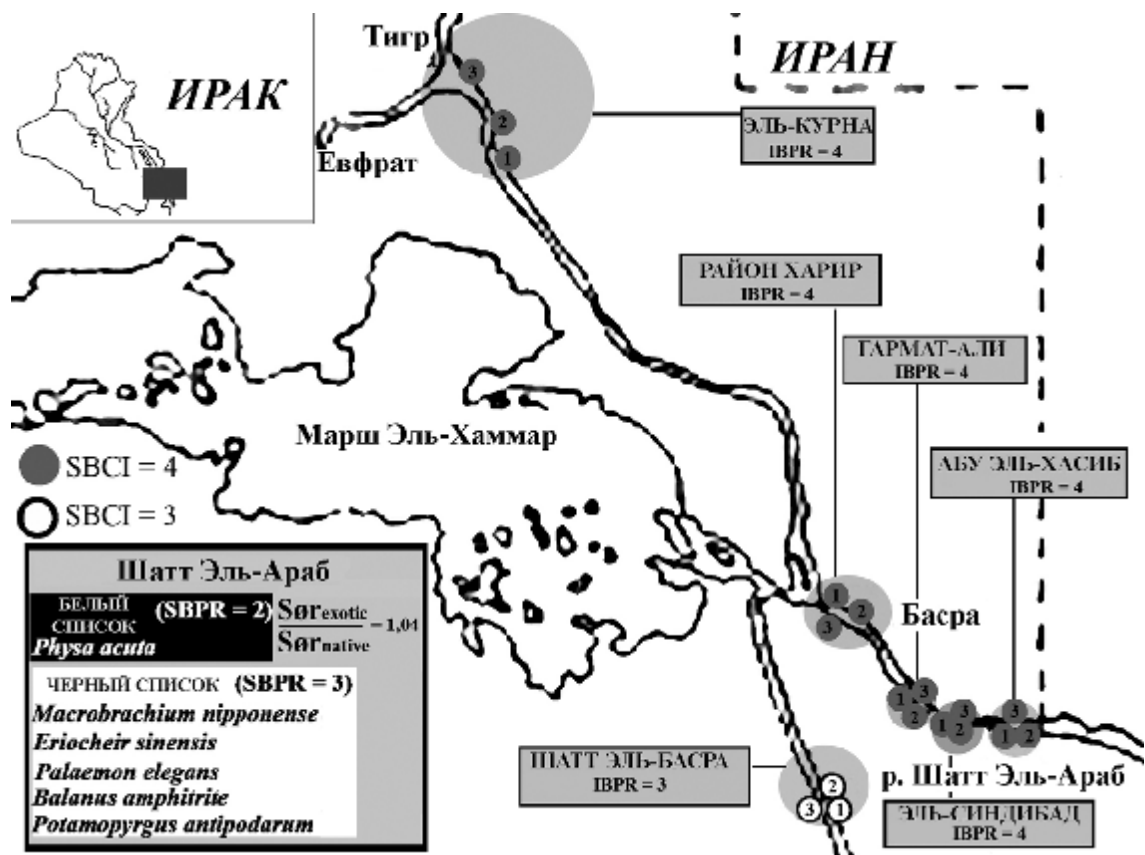


Рис. Карта распределения биологической контаминации и риска биологического загрязнения в бассейне Шатт-Эль-Араб.

В бассейне Шатт-Эль-Араб присутствуют ключевые «движущие силы», способствующие расселению чужеродных видов – судоходство, каналы, аквакультура, изменение естественного гидрологического режима и т. д.

Вместе с тем, в бассейне Шатт-Эль-Араб, как для двух, проникших за учетный 10-летний период в бассейн новых чужеродных видов беспозвоночных – *M. nipponense* и *P. antipodarum*, так и для большинства других, характерна вторичная экспансия из прилегающих водных объектов (морского залива, прилегающих озер и маршей) или из районов, соединенных с Южным Ираком миграциями водоплавающих птиц [Holthuis, 1975; Salman et al., 2006; Naser, Son, 2009; Nashim, 2010]. Таким образом, эта речная система является не столько реципиентом первичных инвазий, происходящих непосредственно из регионов-доноров, сколько местом аккумуляции наиболее агрессивных

чужеродных видов, вселяющихся во внутренние воды Юго-Западной Азии (в первую очередь, за счет судоходства).

Для Шатт-Эль-Араб характерно очень интенсивное и равномерное расселение чужеродных видов, что отражается в значительном сходстве комплекса чужеродных видов между станциями и эффекте биотической гомогенизации, оказываемом чужеродными видами на фауну макробеспозвоночных (таблица 2). Все чужеродные виды кроме *Ph. acuta* относятся к морским и эвригалинным видам, что облегчает успех их экспансии в экосистеме, подверженной искусственным изменениям гидрологического режима – как за счет конкурентных преимуществ по отношению к нативным видам, так и в результате формирования свободных экологических ниш в результате деградации нативного сообщества. Резкое увеличение количества экзотических и морских видов отмечено для региона и в отношении рыб [Hussain

et al., 2009]. В целом это соответствует тенденции к экспансии эвригаллиных видов (особенно, понто-каспийских реликтов), наблюдаемой в таких хорошо изученных в отношении биологических инвазий регионах как Западная Европа и Северная Америка [Grigorovich et al., 2008; Ellis, MacIsaac, 2009; Grabowski et al., 2009; Piscart et al., In Print], но выражено в гораздо более резкой форме. Шатт-Эль-Араб подвержен совокупному воздействию давно произошедшего зарегулирования речного стока, усиливающих последствия этого зарегулирования изменений климата (засухи, осолонение эстуарных вод) и вызванных изменениями климата дополнительных вмешательств в гидрологический режим. Такое сочетание факторов уже рассматривалось в научной литературе как фактор риска для биологических инвазий [Rahel, Olden, 2008]. Вероятно, с влиянием изменений климата на миграции водоплавающих птиц (за счет фенологических изменений и изменений режима замерзания водоемов) связан рост случаев переносов беспозвоночных между Средним Востоком и южными районами Европы [Abatzopoulos et al., 2009; Naser, Son, 2009; Naase et al., 2010].

Выводы

Чужеродные виды в бассейне Шатт-Эль-Араб представлены преимущественно агрессивными вселенцами с высокой инвазивностью, которые формируют высокий (в канале Шатт-Эль-Басра) или экстремально высокий (в остальных учетных единицах, выделенных в рассматриваемом регионе) уровень риска.

Чужеродные виды в связи с их интенсивным и равномерным расселением существенно влияют на α -биоразнообразие (высокая в канале Шатт-Эль-Басра и экстремально высокая в остальных учетных единицах биологическая контаминация) и β -биоразнообразие (выявлена биотическая

гомогенизация фауны донных беспозвоночных региона).

Зарегулирование речного стока, усиление последствий такого зарегулирования изменениями климата и вызываемые изменениями климата дополнительные вмешательства в гидрологический режим оказывают негативное воздействие на нативную фауну, что способствует вторжению в водную систему эвригаллиных чужеродных видов из прилегающих районов.

Литература

Зевина Г.Б., Карпов В.А., Полтаруха О.П., Чаплыгина С.Ф., Кубанин А.А., Никулина Е.А., Резниченко О.Г., Солдатова И.Н., Цихон-Луканина Е.А., Рогинская И.С. Каталог фауны обрастания в Мировом океане. Том 1. Усоногие раки, гидроиды, мшанки, моллюски. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 219 с.

Abatzopoulos Th.J., Amat F., Baxevanis A.D., Belmonte G., Hontoria F., Maniatsi S., Moscatello S., Mura G., Shadrin N.V. Updating geographic distribution of *Artemia urmiana* Günther, 1890 (Branchiopoda: Anostraca) in Europe: an integrated and interdisciplinary approach // International Review of Hydrobiology. 2009. V. 94. № 5. P. 560–579.

Abdul-Sahib I.M., Salman S.D., Ali M.H. Secondary production of the barnacle *Balanus amphitrite amphitrite* Darwin in the Garmat Ali River, Basrah, Iraq // Marina Mesopotamica. 2003 V. 18. № 2. P. 151–163.

Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine // Aquatic invasions. 2007. V. 2. № 3. P. 215–242 // (www.aquaticinvasions.net/2007/AI_2007_2_3_Alexandrov_etal.pdf). Проверено 27.12.2010.

Al-Yamani F. Importance of the freshwater influx from the Shatt-Al-Arab River on the Gulf marine environment // Protecting the Gulf's Marine Ecosystems from Pollution.

- Basel: Birkhauser Verlag, 2008. P. 207–222.
- Arbačiauskas K., Semenchenko V., Grabowski M., Leuven R.S.E.W., Paunović M., Son M.O., Csányi B., Gumuliauskaitė S., Konopacka A., Nehring S., van der Velde G., Vezhnovetz V., Panov V.E. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3. № 2. P. 211–230 // (www.aquaticinvasions.net/2008/AI_2008_3_2_Arbaciauskas_etal.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Bobat A. Zebra Mussel and fouling problems in the Euphrates Basin // *Turkish Journal of Zoology*. 2004. V. 28. P. 161–177.
- Clark P.F., Abdul-Sahib I.M., Al-Asadi M.S. The first record of *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from the Basrah Area of Southern Iraq // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. № 2. P. 51–54. // (www.aquaticinvasions.net/2006/AI_2006_1_2_Clark_etal.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Climatic Changes and Water Resources in the Middle East and North Africa / F. Zereini, H. Hötzl. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. 2008. 552 p.
- De Grave S., Ghane A. The establishment of the Oriental River Prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan, 1849) in Anzali Lagoon, Iran // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. № 4. P. 204–208. // (www.aquaticinvasions.net/2006/AI_2006_1_4_DeGrave_Ghane.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Ellis S., MacIsaac H.J. Salinity tolerance of Great Lakes invaders // *Freshwater Biology*. 2009. V. 54. № 1. P. 77–89.
- Grabowski M., Bacela K., Konopacka A., Jazdzewski K. Salinity-related distribution of alien amphipods in rivers provides refugia for native species // *Biological Invasions*. 2009. V. 11. № 9. P. 2107–2117.
- Grigorovich I.A., Angradi T.R., Emery E.B., Wooten M.S. Invasion of the Upper Mississippi River system by saltwater amphipods // *Archiv für Hydrobiologie*. 2008. V. 173. № 1. P. 67–77.
- Grigorovich I.A., Therriault Th.W., MacIsaac H.J. History of aquatic invertebrate invasions in the Caspian Sea // *Biological Invasions*. 2003. V. 5. P. 103–115.
- Haase M., Naser M. D., Wilke T. *Ectrobia grimmeri* in brackish Lake Sawa, Iraq: indirect evidence for long-distance dispersal of hydrobiid gastropods (Caenogastropoda: Rissooidea) by birds // *J. Mollus. Stud.* 2010. V. 76. №1. P. 101–105.
- Hashim, A.A. Occurrence of the Chinese Mitten Crab *Eriocheir sinensis* (H. Milne Edwards) in South Iraq // *Mesopotamian Journal of Marine Science*. 2010. V. 25. №2. P. 31–36.
- Heiler K.C.M., Nahavandi N., Albrecht Ch. A new invasion into an ancient lake – the invasion history of the dreissenid mussel *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) and its first record in the Caspian Sea // *Malacologia*. 2010. V. 53. № 1. P. 185–192.
- Holthuis L.B., Ali M.H. The introduction of *Palaemon elegans* Rathke, 1837 (Decapoda, Natantia) in Lake Abu-Dibic, Iraq // *Crustaceana*. 1975. V. 29. №. 2. P. 141–148.
- Hussain N.A., Mohamed A.-R.M., Al Noo S.S., Mutlak F.M., Abed I.M., Coad B.W. Structure and ecological indices of fish assemblages in the recently restored Al-Hammar Marsh, southern Iraq // *BioRisk*. 2009. V. 3. P. 173–186.
- Innal D., Erk'akan F. Effects of exotic and translocated fish species in the inland waters of Turkey // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2010. V. 1. № 1. P. 39–50.
- Isaev V.A., Mikhailova M.V. The hydrography, evolution, and hydrological regime of the mouth area of the Shatt Al-Arab River // *Water Resources*. 2009. V. 36. №. 4. P. 380–395.
- Jaweir H.J.J., Al-Rawi T.R., Al-Nakeeb N.A. Invasion of zebra mussel *Dreissena*

- polymorpha* (Pallas, 1771) into the cooling system water supply of Al-Musayab Thermal Power Plant, Iraq // Iraq J. Aqua. 2006. V. 1. P. 1–9.
- McKinney M.L. Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness // Biological Invasions. 2004. V. 6. P. 495–504.
- Mutlak, F.M., Al-Faisal A.J. A new record of two exotic cichlids fish *Oreochromis aureus* (Steindacher, 1864) and *Tilapia zilli* (Gervais, 1848) from south of the main outfall drain in Basrah city // Mesopotamian Journal of Marine Science. 2009. V. 24. №2. P. 160–170.
- Naser M.D., Son M.O. First record of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray 1843) from Iraq: the start of expansion to Western Asia? // Aquatic Invasions. 2009. V. 4. № 2. P. 369–372. // (www.aquaticinvasions.net/2009/AI_2009_4_2_Naser_Son.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R. S.E.W., Nehring S., Paunovic M., Semenchenko V., Son M.O. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators // Integrated Environmental Assessment and Management. 2009. V. 5. № 1. P. 110–126.
- Panov V.E., Alexandrov B., Arbaciauskas K., Binimelis R., Copp G.H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R.S.E.W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M.O. Risk assessment of aquatic invasive species introductions via European inland waterways // Atlas of Biodiversity Risk. Sofia: Pensoft, 2010. P. 140–143.
- Piscart Ch., Kefford B. J., Beisel J.-N. Are salinity tolerances of non-native macroinvertebrates in France an indicator of potential for their translocation in a new area? // Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters. In Print.
- Rabie A.A. The ecology of two species of pulmonate snails *Lymnaea auricularia* (L.) and *Physa acuta* Draparnaud in Shatt Al-Arab river (MSc. thesis). Basrah: University of Basrah, 1986. 115 p.
- Rahel F.J., Olden J.D. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species // Conservation Biology. 2008. V. 22. № 3. P. 521–533.
- Robbins R.S., Sakari M., Nezami B. S., Clark P.F. The occurrence of *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (Crustacea: Brachyura: Varunidae) from the Caspian Sea region, Iran // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. P. 32–34. // (www.aquaticinvasions.net/2006/AI_2006_1_1_Robbins_etal.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Salman S.D., Page T.J., Naser M.D., Yasser A.G. The invasion of *Macrobrachium nipponense* (De Haan, 1849) (Caridea: Palaemonidae) into the Southern Iraqi Marshes // Aquatic Invasions. 2006. V. 1. №3. P. 109–115. // (www.aquaticinvasions.net/2006/AI_2006_1_3_Salman_etal.pdf). Проверено 27.12.2010.
- Streftaris N., Zenetos A., Papathanassiou E. Globalisation in marine ecosystems: the story of non-indigenous marine species across European seas // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 2005. V. 43. P. 419–453.
- Yakovleva A.V., Yakovlev V.A. Modern fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobenthos of upper reaches of the Kuybyshev Reservoir, Russia // Russian Journal of Biological Invasions. 2010. V.1. № 3. P. 232–241.
- Zare P., Ghasemi E., Sarfaraz E. The First Record of *Exopalaemon styliferus* (H. Milne-Edwards, 1840) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) from Iran // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2010. V. 10. P. 523–525.

ASSESSING THE RISKS OF AQUATIC INVERTEBRATES INVASIONS IN THE SHATT AL-ARAB RIVER

© 2011 Naser M.D.¹, Son M.O.², Yasser A.Gh.¹

¹ Marine Science Center, Department of marine biology, University of Basrah, Basrah, Iraq;
bio_mur_n@yahoo.com

² Odessa Branch Institute of Biology of the Southern Seas NASU, Odessa, Ukraine, 65125;
michail.son@gmail.com

Shatt Al-Arab is an important invasion gateway in West Asia. Protocols of the ALARM project were used for estimation of aquatic invasions' risk assessment. There are five global alien species with high invasiveness which are widespread among the region (*Eriocheir sinensis*, *Macrobrachium nipponense*, *Palaemon elegans*, *Balanus amphitrite*, *Potamopyrgus antipodarum*). Identification and analysis of invasions' pathways within the region have shown predominantly secondary nature spread of aliens and also the importance of shipping and canals for recent aliens' expansion. Five assessment units (Hareer Region, Abu Al-Khaseeb, Al-Sindibad, Qurna, and Garmat Ali) have extremely high and one (Shatt Al-Basrah) – high biological contamination and risk of biological pollution. Alien species increase similarity of macrozoobenthic communities (biotic homogenization). Among key drivers of biological invasions in this region a special place is occupied by geopolitic conflictiveness and competition for natural resources which form unique man-made hydrological regimen in the Mesopotamian rivers.

Key words: invasive alien species, biological pollution, Iraq, Shatt Al-Arab.

ALIEN SPECIES OF ZOOPLANKTON IN SARATOV RESERVOIR (RUSSIA, VOLGA RIVER)

© 2011 Popov A.I.

Institute of ecology of the Volga River basin, RAS,
Togliatti 445003; rainbowhunter@list.ru

Received 11.11.2010

The data on alien species of zooplankton of Saratov Reservoir of the Volga River are presented. Materials were collected during the period of 2002–2009. Species composition, seasonal dynamics and contribution of alien species into biomass of reservoir zooplankton are investigated. There are 11 alien species coming from the northern basins of Europe and 5 ones coming from southern water bodies. Alien species are important part of zooplankton of Saratov Reservoir during all seasons of the year; they can form 10 to 70% of zooplankton biomass. Saratov Reservoir is a recipient zone and part of important invasive corridor – the reservoir system of the Volga River.

Key words: Saratov Reservoir, Volga River, biological invasion, zooplankton, alien species.

Introduction

Intensive antropogenic transformation of ecosystems, creation of artificial communities, and transport system development broaden opportunities for ecologically plastic species for spreading into new areas. Foundation of the reservoir system on the Volga River has radically changed this waterbody, turning it in fact in the chain of polytypic lake-like basins. Thereby it is unique partially artificial ecosystem located on the one of the largest rivers on the Earth and investigations of its development are of great interest and urgent need.

Region of research

Saratov Reservoir is located in the lower part of the Volga River. It has three morphologically and hydrologically different parts: the upper (Zhigulevsk – Vinnovka) – river part, the middle (Vinnovka – Kashpir) – river-lake part and the lower part (Kashpir – Balakovo) which has a lake condition [Gorin, 1972].

Materials and methods

Research of alien species of zooplankton in Saratov Reservoir was carried out in 2002–2009. Samples were

collected with quantitative Juday net (diameter of the upper ring – 19 cm, gauze № 70), fixated with formalin (4%) or ethanol (70%) during the cold season. Sampling was performed on the year-round basis – weekly in spring and summer and every ten-day period in winter and autumn. There were explored pelagic zone, littoral parts, floodplain and channels of all three parts of Saratov Reservoir.

Terms and abbreviations

We will use terms “alien”, “non-native”, “adventive species” interchangeably in this paper. Frequency (pF) is calculated as $pF=100m/n$, где n – overall number of samples, m – number of samples in which species is detected. For quantitative characteristics of zooplankton we will use number of individuals per cubic metre – ind./m³ and if the numbers are significant – thousands of individuals per cubic metre – ths ind./m³.

Results and discussion

Alien species in Saratov Reservoir

Though rivers, especially such large and connected with many different water bodies (tributaries, lakes, seas, channels,

other rivers) as the Volga River, always promote natural range extensions of various life forms, human activities significantly increases invasion rate, provides new invasion vectors, creates comfort conditions for generalist species, aggravates an impact of invasion on native ecosystem. Reservoir system of the Volga River has two streams of biological invasion of zooplankton: boreal-arctic species are spreading from the North (Beloe, Siverskoe, Onega lakes and other basins) and southern species ascend from the Caspian Sea and other south water bodies [Biological Invasions, 2004].

Formerly it was supposed that there are more than 30 adventive species in Saratov Reservoir [Biological Invasions, 2004, Popov, 2006]. However, there are some problems in definition of alien species. They are related with poor data on condition of zooplankton of the Volga River before reservoirs foundation, constant changes in taxonomy of some zooplankton organisms, contradictory information on natural habitats of some species and methodical shortcomings. Currently there are 16 zooplankton species acknowledged as non-native.

During all of research period alien species were detected in Saratov Reservoir year-round. They can produce 20–90% of zooplankton biomass in winter months, 30–70% in spring, 40–70% in summer and 10–30% in autumn. Ponto-Caspian and other southern species are registered in active plankton from May to October, Boreal-Arctic – throughout the year.

Boreal-Arctic complex of alien species

Northern non-native complex is presented by 11 species: Rotifera – 2, Cladocera – 4, Cyclopidae – 1, Calanidae – 4 species. All of them were naturalized in Kuybyshev Reservoir before Saratov Reservoir filling [Volga and its life, 1978].

Rotifera. At present time it is supposed that there are 2 alien species of rotifers in Saratov Reservoir. *Keratella hiemalis* is detected from December to April, it is most common in winter months, average quantity – 1.2 ths ind./m³. *Kellicottia*

longispina is detected year-round, most common from December to March, average quantity – 0.7 ths ind./m³. Both species consume fine-dispersed detritus, bacteria and phytoplankton.

Comments. Previously such species as *Notholca squamula*, *N. acuminata*, *N. cinetura*, *N. labis*, *N. cornuta*, *N. striata*, *Synchaeta lakovitziana*, *S. verrucosa*, *Conochilus unicornis*, *Conochiloides natans*, were considered as adventive in Saratov Reservoir. But rotifers of genus *Notholca* appeared to have very wide distribution (to world-wide) [Chuykov, 2000], *Synchaeta* were identified to genus only, *Conochilus* and *Conochiloides* usually dissolve during fixation, so the latter ones were not registered.

Cyclopoida. The only representative of alien *Cyclopoida* in Saratov Reservoir is *Cyclops kolensis* which naturalised in Kuybyshev Reservoir before the filling of Saratov Reservoir. This cyclops is detected year-round, but its quantitative maximum (0.6–1.3 ths ind./m³) falls on April – June. Adult individuals and later copepodite stages can be found mostly in pelagic zone, although in spring it is almost evenly distributed in reservoir. *Cyclops kolensis* is predator/omnivorous species.

Calanidae. The Boreal-Arctic Calanidae noted in Saratov Reservoir are: *Hetercope appendiculata*, *Eurytemora lacustris*, *Eudiaptomus gracilis*, and *E. graciloides*. All this copepods form relatively low biomass, some of them are detected irregularly. *Hetercope appendiculata* is registered from April to September (occasionally in October), average quantity – only 20 ind./m³. *Eudiaptomus gracilis* and *E. graciloides* can be found throughout the year. The first one has a peak of quantity in July – September, sometimes also in October and January (up to 30–50 ind./m³), during the rest part of the year its average quantity is 5–9 ind./m³, but it is detected constantly. As for *Eudiaptomus graciloides*, it is registered singularly. *Eurytemora lacustris* can be discovered from April to October, it is most numerous in July – August (0.1–0.2 ths ind./m³), but this crustacean

can disappear from zooplankton in some years. This species are predators/filtrators.

Cladocera. There are 4 cladoceran crustaceans from Boreal-Arctic invasion complex in Saratov Reservoir: *Bythotrephes brevimanus*, *B. cederstroemi*, *Limnospira frontosa* and *Daphnia cristata*. Selective predators from genus *Bythotrephes* appear in reservoir in May and disappear in September (18–75 ind./m³), a peak of quantity falls on July – August (up to 200 ind./m³ and more). *Limnospira frontosa* is registered regularly in summer months, its average quantity is only 4–10 ind./m³. *Daphnia cristata* is noted year-round (3–20 ind./m³). The latter two species are filtrators.

Comments. Formerly we acknowledged as alien species *Bosmina crassicornis*, *B. coregoni*, and *B. longispina*. However, outdated identification keys [Manujlova, 1964] were used and considering the revision of the genus *Bosmina* [Kotov et al., 2009] our data are unreliable. Taxonomy of the genus *Bythotrephes* is given according to its revision [Litvinchuk, 2005].

Ponto-Caspian complex of alien species

Rotifera. *Keratella tropica* and *Brachyonus forficula* are not Ponto-Caspian proper species – they are widely distributed in southern basins of Europe and Asia [Chuykov, 2000]. Both of these rotifers were registered since 2005 year in summer months: July – August and July respectively. These species are detected irregularly, in relatively low numbers (about 0.1–0.2 ths ind./m³). Both species

consume fine-dispersed detritus, bacteria and phytoplankton.

Calanidae. *Heterocope caspia* is one of the most important components of summer zooplankton of Saratov Reservoir. It is noted from May to September, average quantity is 0.8 ths ind./m³ (up to 4 ths ind./m³), it is most numerous in July – August. This species is predator/filtrator which naturalized in Kuybyshev Reservoir before the establishing of Saratov reservoir [Timohina, 2000].

Comments. *Calanipeda aquae-dulcis* was detected in 1982 and 1990 years but never appeared after [Romanova et al., 2005].

Cladocera. Ponto-Caspian cladocerans are represented by two species of predatory crustaceans – *Cornigerius maeoticus* and *Cercopagis pengoi*. These species are the most recent invaders in this region – 1990–1995 and 2003–2005 [Popov, 2006, Bychek, 2008], respectively. At present, both species are registered regularly from June to September; they are distributed in Saratov Reservoir and to the upper reaches of Kuybyshev Reservoir. Their number varies year to year – 70–100 ind./m³ (up to 1.7–2 ths ind./m³) and 9–34 (up to 200 ind./m³), respectively.

Comments. *Cercopagis pengoi* sometimes forms large clumps consisting of hundreds of individuals, so its quantity can reach several thousands in one sample. Thus, the numbers above indicate the numbers of free individuals, which do not couple together in their caudal processes.

Some information on alien species is given in the table below.

Table. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir in 2002–2009

Species	Native range	First appearance in Saratov Reservoir	Frequency (pF) in 2002–2009
Rotifera			
<i>Keratella hiemalis</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	12.3
<i>Kellicottia longispina</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	9.3
<i>Keratella tropica</i>	South basins of Europe and Asia	1960s – 1970s	1.9
<i>Brachyonus forficula</i>	South basins of Europe and Asia	2002	1.5

Cyclopidae			
<i>Cyclops kolensis</i>	North basins of Europe	1960s	32.7
Calanidae			
<i>Heterocope appendiculata</i>	North basins of Europe	1960s	26.8
<i>Eurytemora lacustris</i>	North basins of Europe	1960s	17.1
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	13
<i>E. graciloides</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	9.9
<i>Heterocope caspia</i>	Caspian Sea	registered before flow regulation	35.2
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	Caspian Sea	1982, 1990	0
Cladocera			
<i>Cornigerius maeoticus</i>	Caspian Sea	1990s	25.3
<i>Cercopagis pengoi</i>	Caspian Sea	2003–2004	17
<i>Bythotrephes brevimanus</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	18.5
<i>Bythotrephes cederstroemmi</i>	North basins of Europe	–	15
<i>Limnospira frontosa</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	16.1
<i>Daphnia cristata</i>	North basins of Europe	registered before flow regulation	16.9

Comments. Species detected before the establishing of reservoir were usually not numerous, they often existed only in backwaters connected with the Volga River, and their naturalization became possible after fundamental ecosystem change associated with flow regulation.

Conclusion

Reservoir system of the Volga River is a recipient zone and a channel of spreading for adventive species from both northern and southern water bodies. Biological invasions accompany a complex process of the reservoir ecosystem formation.

References

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.

Бычек Е.А. Новые для волжских водохранилищ виды Polyphemoidea // Российский журнал биологических инвазий, 2008. Т. 1. С. 2–4.

Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
Горин Ю.И. Некоторые черты гидрологического режима Саратовского водохранилища // Труды ИБВВ РАН. 1972. Вып. 23(26). С. 193–199.

Литвинчук Л.Ф. К истории изучения систематики и распространения представителей рода *Bythotrephes* (Polyphemoidea, Cladocera) на территории России и сопредельных стран. // В кн.: Биологические ресурсы пресных вод. Беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 224–240. (416 с.)

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 327 с.

- Попов А.И. Современная структура зоопланктона Саратовского водохранилища и экологии (экология) биоинвазийных видов. Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2006. 101 с.
- Романова Е.П., Кулаков Р.Г., Кузнецова С.П. Саратовское водохранилище как инвазионный коридор для зоопланктона // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Рыбинск; Борок, 2005. С. 102–103.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.
- Чуйков Ю.С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotifera). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
- Kotov A.A., Ishida I., Taylor D.J. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2009. V. 156. P. 1–51.

DIKEROGAMMARUS CASPIUS (PALLAS) В ВОЛГОГРАДСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2011 Сони́на Е.Э., Фили́нова Е.И.

Саратовское отделение ФГНУ ГосНИОРХ
Россия, 410002, Саратов, Чернышевского, 152
e-mail: MJul@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.10.2010

Приведены данные о распространении, количественном развитии и биотопической приуроченности каспийской амфиподы *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) в Волгоградском водохранилище.

Ключевые слова: дикерогаммарус, каспийская амфипода, Волгоградское водохранилище.

Введение

Пути миграции каспийских видов амфипод по рекам Понто-Каспийского бассейна вызывали споры и интерес исследователей с момента начала подробного изучения донной фауны р. Волги [Беклемишев, 1923; Державин, 1923; Мордухай-Болтовской, 1967].

Детальное описание *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) впервые было сделано Сарсом [Sars, 1894]. Критически анализируя немно-

гочисленные на тот момент исследования каспийских амфипод Гримма, Эйхвальда и Варпачовски, он отметил неоднократные переписывания этого вида (*Gammarus caspius* Ball., *G. semicarinatus* Bate, *G. dybowskyi* Grimm.). Находки *D. caspius* (рис.1) этими исследователями были сделаны в северной части Каспийского моря. В южной части, а также за пределами Каспия этот вид не встречался.

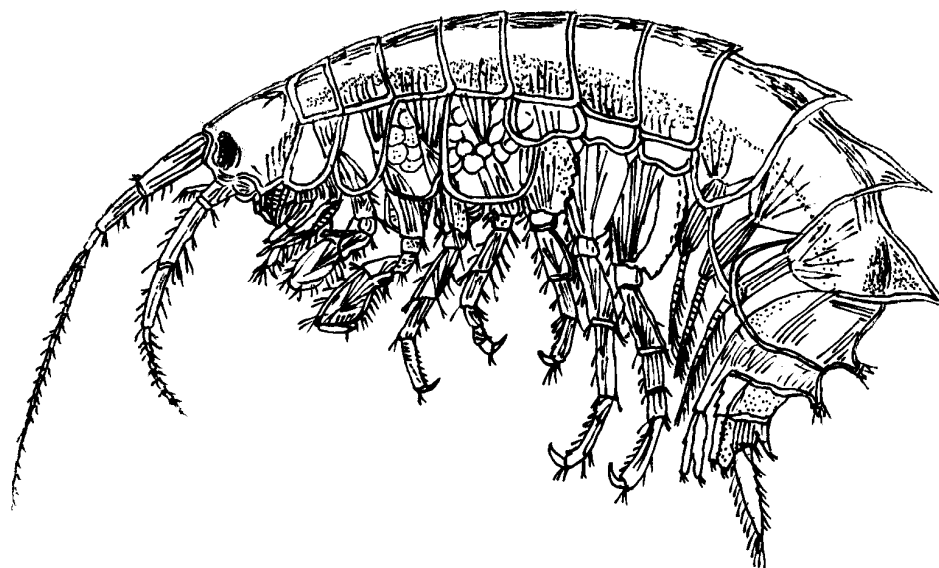


Рис. 1. Взрослая самка *D. caspius* (рис. Sars, 1894).

До зарегулирования Волги *D. caspius* не приводился в списках организмов донной фауны даже для низовьев этой реки [Ляхов 1961a, 1961b] и дельты [Жадин, 1950; Ляхов, 1958]. В сводке А.Л. Бенинга [1924] *Carinogammarus caspius* (Pallas) 1771 указывался в районе ильменя Дамчика, дельты Волги и реликтовых водоемов нижней дельты Волги [Державин, 1912, цит. по: Бенинг, 1924].

П.С. Паллас, описывая *G. caspius* (= *Oniscus caspius*), указывал на нахождение его в зарослях водных растений – наяды и рдеста: «In Najade et Potamogetone fluitante Maris Caspii cum Onisco pulice frequens» [Pallas, 1771, с. 477, цит. по: Бенинг, 1924]. Я.А. Бирштейн и Н.Н. Романова [1968], характеризуя этот вид как эвригалинный, также подчеркивали его приуроченность к зарослям красной водоросли лауренсии.

В работах по изучению зообентоса и зооперифитона макрофитов Волгоградского водохранилища в 1960–1980 гг. *D. caspius* не указывался [Константинов 1953, 1971, 1972; Белявская 1965, 1975; Белявская, Вьюшкова, 1971; Гудкова, Ивашечкина, 1976; Нечваленко, 1976, 1980; Волгоградское водохранилище..., 1977; Каширская и др., 1986]. Впервые этот вид был найден нами в зообентосе заросших мелководий нижней зоны водохранилища в начале 1980-х гг. [Нечваленко, Филинова, 1983].

Целью нашей работы было оценить распространение и количественное развитие *D. caspius* в зообентосе

и зооперифитоне макрофитов Волгоградского водохранилища.

Материалы и методы

Для определения встречаемости, численности и биомассы *D. caspius* в донных сообществах проанализированы около 2000 проб зообентоса, отобранных в 1990–2008 гг. в Волгоградском водохранилище в ходе мониторинговых исследований на стандартных разрезах в русловой части, на мелководных пойменных участках и заливах верхней, средней и нижней зон (рис. 2). Для сбора и обработки проб зообентоса руководствовались рекомендованными для гидробиологических исследований методами [Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975]. Орудием сбора в русловой части служили малый дночерпатель Петерсена и ДАК-40, на мелководьях на плотных грунтах и в зарослях высшей водной растительности (ВВР) – штанговый дночерпатель с площадью облова 1/40 м² и скребок с длиной лезвия 20 см. Отобранный грунт промывали через сито из капронового мельничного газа № 17–21 и фиксировали 4% формалином. Вес гаммарид определяли на торсионных весах после обсушивания на фильтровальной бумаге до исчезновения следов влаги. Видовую принадлежность высших ракообразных идентифицировали по Определителю пресноводных беспозвоночных России [Старобогатов, 1995], Атласу беспозвоночных Каспийского моря [Бирштейн, Романова, 1968], и *Crustacea caspia* [Sars, 1894].

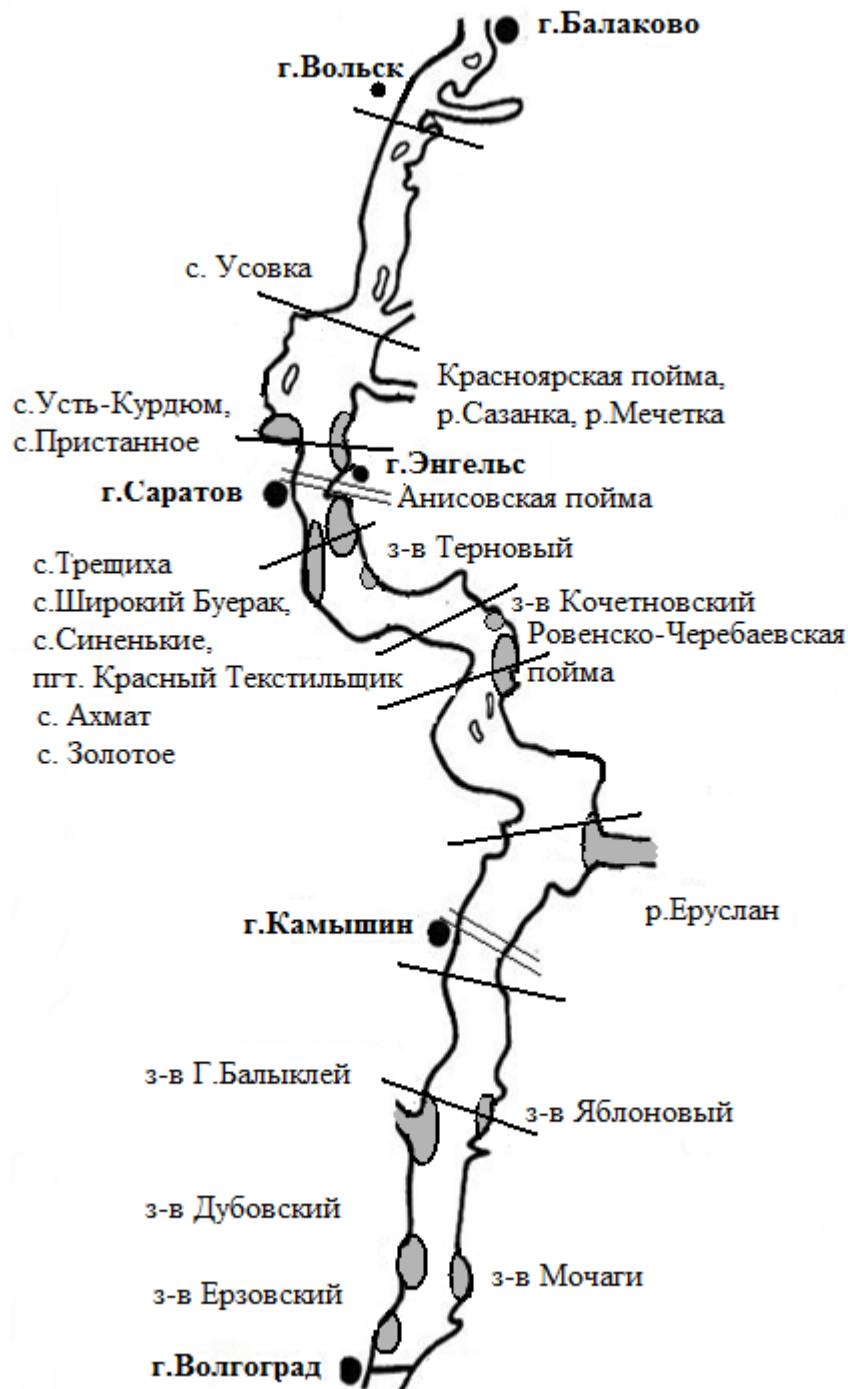


Рис. 2. Участки отбора проб зообентоса (мелководные зоны и стандартные мониторинговые разрезы), зооперифитона и фитомассы макрофитов на Волгоградском водохранилище (мелководные зоны).

Материалом для исследования распространения *D. caspius* в зарослях ВВР послужил анализ 223 проб зооперифитона макрофитов, отобранных на различных мелководных участках Волгоградского водохранилища в течение вегетационных сезонов 2001–2007 гг. При отборе проб зооперифитона с прибрежноводной

растительности осторожно удаляли надводную часть стеблей и листьев. Подводную часть срезали ножницами на глубине 40–60 см и переносили в склянки. Короткие побеги погруженной растительности отбирали целиком, длинные побеги обрезали ножницами до длины 30–40 см и помещали в стеклянные емкости объемом 250 мл.

Пробы фиксировались 4% раствором формалина.

В лаборатории растения тщательно очищали от оброста, просматривали под биноклем и после обсушивания на фильтровальной бумаге взвешивали на весах CAS MV-150T. Средний размер навески прибрежноводных макрофитов составлял 55.2 ± 3.1 г, погруженных – 8.3 ± 1.0 г воздушно-сухого веса. Содержимое пробы концентрировали путем фильтрации, затем помещали в чашку Петри и просматривали под биноклем. Вес организмов зооперифитона определяли аналогично организмам зообентоса. Расчет количественных показателей развития зооперифитона производили на килограмм воздушно-сухой фитомассы макрофитов [Зимбалевская, 1981].

Одновременно с изучением обрастаний, проводили исследования высшей водной растительности: видового состава, проективного покрытия, фитомассы и продукции [Катанская, 1956, 1981; Папченков, 2001]. Для изучения фитомассы

использовали метод пробных площадок. Укосы для определения фитомассы отбирали серпом у самого дна в двукратной повторности с 0.25 м^2 в наиболее типичных местах описываемой растительности, по возможности охватывая все виды, представленные в данной заросли. Биомассу подземных органов не учитывали. В процессе ручной выборки и выкашивания растения отмывали от обрастаний, заворачивали в полиэтиленовую пленку. Собранный материал разбирали по видам и взвешивали каждый вид отдельно, определяя величину фитомассы в сыром весе. Также измеряли воздушно-сухой вес, высушивая растения на воздухе, и абсолютно сухой вес. По результатам обработки 226 образцов фитомассы водных растений были получены эмпирические зависимости между весом макрофитов и занимаемой ими площадью, которые использовали для пересчета количественных показателей амфипод на единицу площади дна (табл.1).

Таблица 1. Площади, занимаемые 1 кг воздушно-сухой массы водных растений

Вид растения	Площадь, м^2
<i>Potamogeton crispus</i> L.	12.247 ± 3.550
<i>P. perfoliatus</i> L.	6.444 ± 1.559
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	26.616 ± 8.323
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	10.995 ± 2.658
<i>Elodea canadensis</i> Michx	10.666 ± 4.373

Результаты

В 1990–1992 гг. *D. caspius* был зарегистрирован нами в дночерпательных пробах в мелководных заливах с зарослями ВВР в средней и нижней зонах водохранилища [Филинова, 2003], на пойменных мелководьях этот вид не обнаруживался. Встречаемость рачка на разных типах грунта изменялась от 5 до 18%, минимальной она была на заиленной глине, максимальной – на желтом иле.

К началу 2000-х гг. этот вид был зарегистрирован на пойменных мелководьях верхнего и среднего участков водохранилища [Филинова, Малинина, Шляхтин, 2008].

Анализ встречаемости *D. caspius* в Волгоградском водохранилище в период с 1999 по 2008 г. позволил выявить наиболее предпочитаемые данным видом донные биотопы. Максимальная частота встречаемости (50%) была зарегистрирована на

глубинах 0.5–0.7 м в зарослях ВВР на затопленных поймах в верхней и средней зонах водохранилища. На гальке с детритом этот показатель составлял 25%, на иле с детритом и мелком песке с детритом – около 40%, на заиленном песке достигал 50%. В мелководных заливах нижней и средней зон встречаемость этого рачка на разных типах грунта составляла от 12 до 20% и увеличивалась в ряду желтый ил – заиленная глина – мелкий заиленный песок. На глубине до 1.5 м этот вид встречался редко (менее 5% проб) в куртинах ВВР и в другах дрейссены вблизи куртин. На незаросших участках

и в русловой глубоководной части водохранилища *D. caspius* не был обнаружен.

В течение всего периода исследований отмечена тенденция к увеличению численности и биомассы этого вида на всех типах донных грунтов (рис.3). За 1990–2008 гг. на заросших мелководьях численность этого рачка возросла в 3 раза, биомасса – более чем в 4 раза. Максимальные количественные показатели развития в настоящее время были зарегистрированы на заиленном песке с детритом.

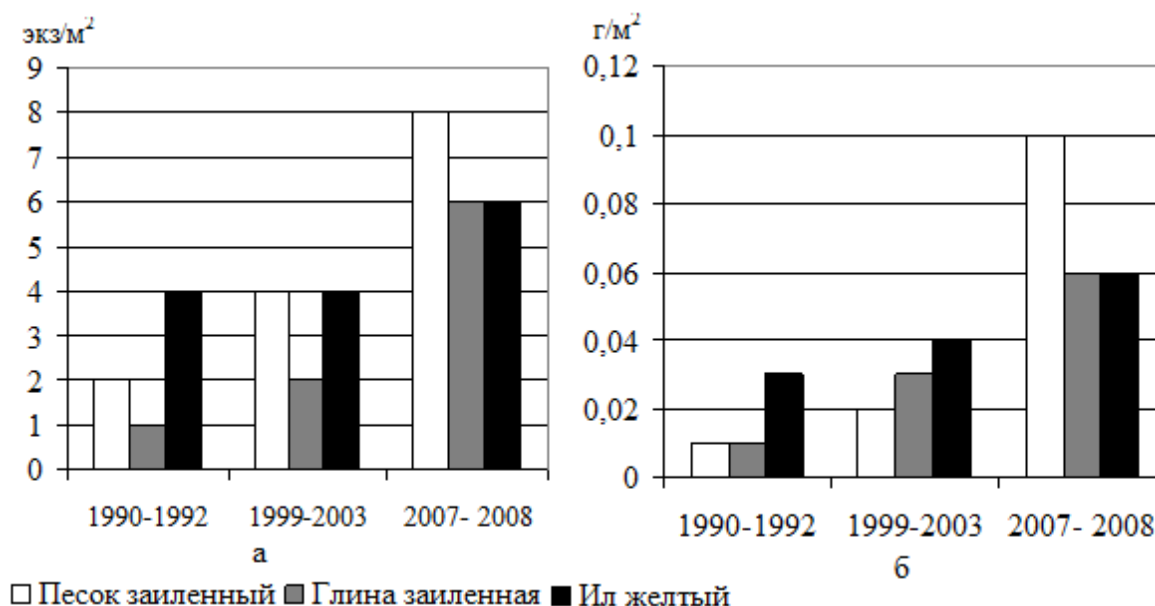


Рис. 3. Количественные показатели *D. caspius* на разных биотопах за исследованный период: а – численность, б – биомасса.

Детальное обследование мелководных участков в период 1999–2003 гг. показало, что доля *D. caspius* в биомассе всех гаммарид на разных грунтах в

заливах была незначительна и не превышала 5%, а на затопленных поймах составляла 18–33% (рис.4).

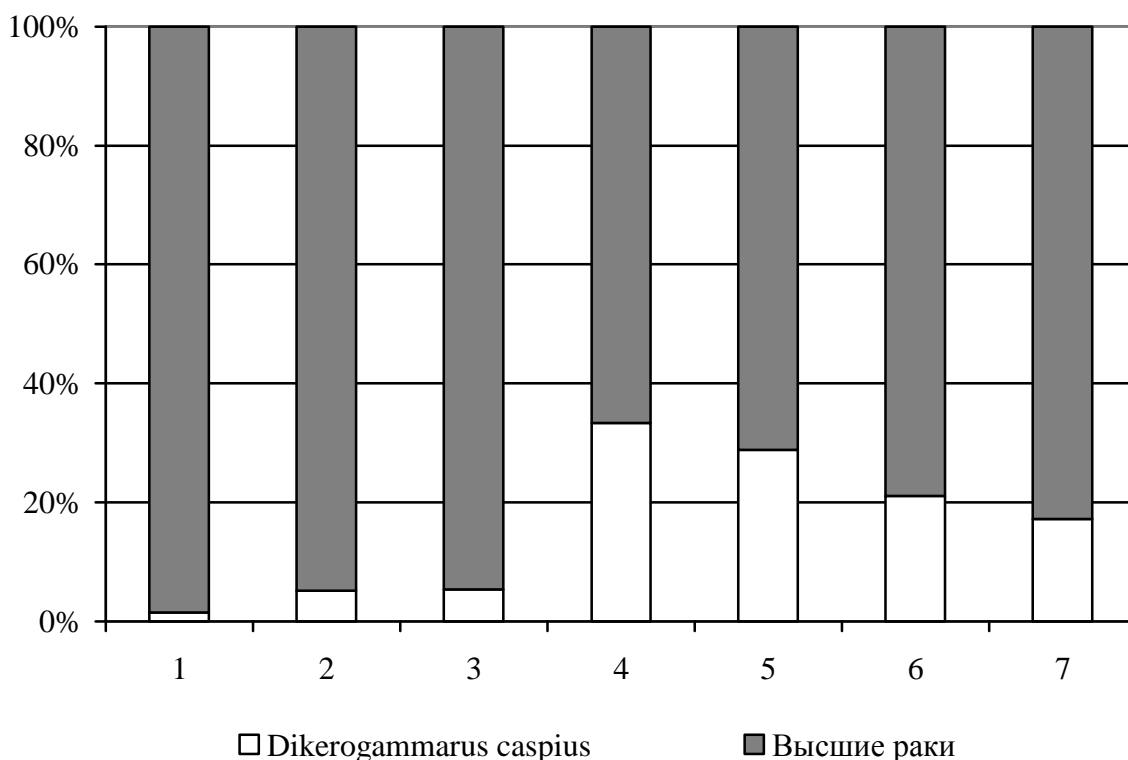


Рис. 4. Доля биомассы *D. caspius* в общей биомассе гаммарид на заросших ВВР биотопах в 1999–2003 гг. (1–3 – мелководные заливы; 4–7 – пойменные мелководья: 1 – заиленный мелкий песок; 2 – заиленная глина; 3 – желтый ил; 4 – песок с детритом (Красноярская пойма); 5 – песок с детритом (Анисовская пойма); 6 – ил с детритом; 7 – камни с детритом).

В зарослях водной растительности Волгоградского водохранилища этот вид регистрировался нами с начала 2000-х гг. [Малинина, Сони́на, Шашуловский, 2003; Малинина и др., 2007; Сони́на, 2008]. Частота встречаемости этого рачка в зооперифитонных пробах в течение исследуемого периода возрастала от 6 до 50–80%.

Наиболее часто *D. caspius* встречался в зооперифитоне придонных видов водных растений – *Elodea canadensis* Michx и *Vallisneria spiralis* L. (частота встречаемости – 50–60%), чуть реже – в зарослях гидрофитов, плавающих в толще воды, – *Potamogeton perfoliatus* L., *P. crispus* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L. (38–48%), редко – на гелофитах *Typha angustifolia* L., *Sparganium erectum* L., *Phragmites*

australis (Cav.) Trin. ex Steud (12.5–20%). Не обнаружен нами этот рачок в зарослях *Scirpus lacustris* L., *Najas major* All., *P. lucens* L., *P. natans* L.

Гаммариды являются не доминирующей, но довольно постоянной составной частью зооперифитона макрофитов в Волгоградском водохранилище [Малинина, Сони́на, Шашуловский, 2003; Сони́на, 2007, 2008]. Их численность составляет 0.2–1.5%, а биомасса – 3.5–30% от соответствующих показателей количественного развития беспозвоночных, ассоциированных с зарослями высших водных растений. В течение исследованного периода доля *D. caspius* составляла 12–86% от общей численности и 30–94% от общей биомассы гаммарид (рис.5).

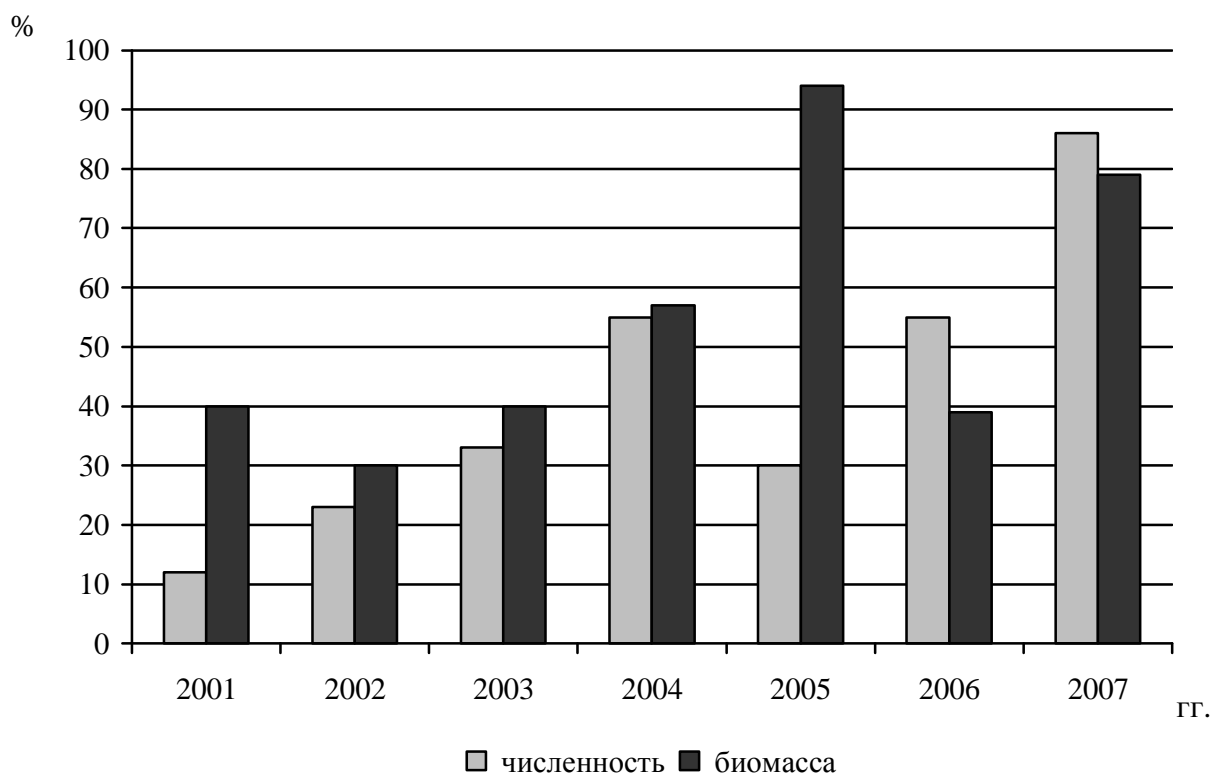


Рис. 5. Численность и биомасса *D. caspius* (в %) от общей численности и биомассы гаммарид в пробах зооперифитона макрофитов.

В Волгоградском водохранилище в среднем за вегетационный сезон численность дикерогаммаруса в зарослях ВВР составляла 729 ± 148 экз./кг, биомасса – 2.4 ± 1.7 г/кг воздушно-сухого веса макрофитов. Анализ распределения этого вида по акватории водохранилища показал, что различия в показателях количественного развития этого вида в зарослях погруженных растений верхней, проточной зоны со значительными площадями мелководий, средней зоны, подверженной воздействию крупных промышленных городов – Саратова и Энгельса, и нижней озеровидной зоны водохранилища, где макрофиты сосредоточены преимущественно по заливам, статистически недостоверны.

Методические особенности отбора зооперифитонных проб в зарослях водных растений и пересчет количественных показателей развития на единицу фитомассы приводят к несопоставимости полученных данных с результатами изучения донных сообществ. Нами был сделан пересчет количественных показателей развития *D. caspius*, встреченных среди погруженных макрофитов, на площадь дна под зарослями (для глубин 0.6–0.7 м, при проективном покрытии водных растений – 50–90%) (табл.2). В течение исследованного периода отмечена тенденция возрастания абсолютных показателей его численности и биомассы (за исключением 2001 г.) в зарослях водных растений независимо от пересчета их на единицу фитомассы или площади дна под зарослями.

Таблица 2. Средние за вегетационный сезон показатели количественного развития *D. caspius* в зарослях погруженной высшей водной растительности (на 1 кг воздушно-сухой массы растений, в скобках – на 1 м² площади дна)

Год	Численность, экз./кг (экз./м ²)	Биомасса, г/кг (г/м ²)
2001	456±215 (71±33)	3.98±1.5 (0.61±0.24)
2002	426±114 (62±17)	1.76±0.53 (0.26±0.08)
2003	753±257 (109±37)	1.02±0.56 (0.15±0.08)
2004	669±117 (97±17)	1.64±0.41 (0.24±0.06)
2005	750±152 (110±20)	1.50±0.75 (0.40±0.09)
2006	840±230 (182±39)	1.58±0.54 (0.34±0.08)
2007	801±293 (116±42)	2.92±1.42 (0.42±0.20)

На мелководьях Волгоградского водохранилища в 2007 г. пробы зооперифитона отбирали с мая по сентябрь каждые 10–14 дней, поэтому нами была прослежена динамика изменений количественных показателей развития *D. caspius*. Пик численности в

зарослях ВВР наблюдался в августе (рис. 6), причем в этот период молодь составляла большую часть популяции (69.5%). Максимум биомассы *D. caspius* зафиксирован в сентябре. Доля молодежи в общей биомассе популяции невелика – 0.3–12.9%.

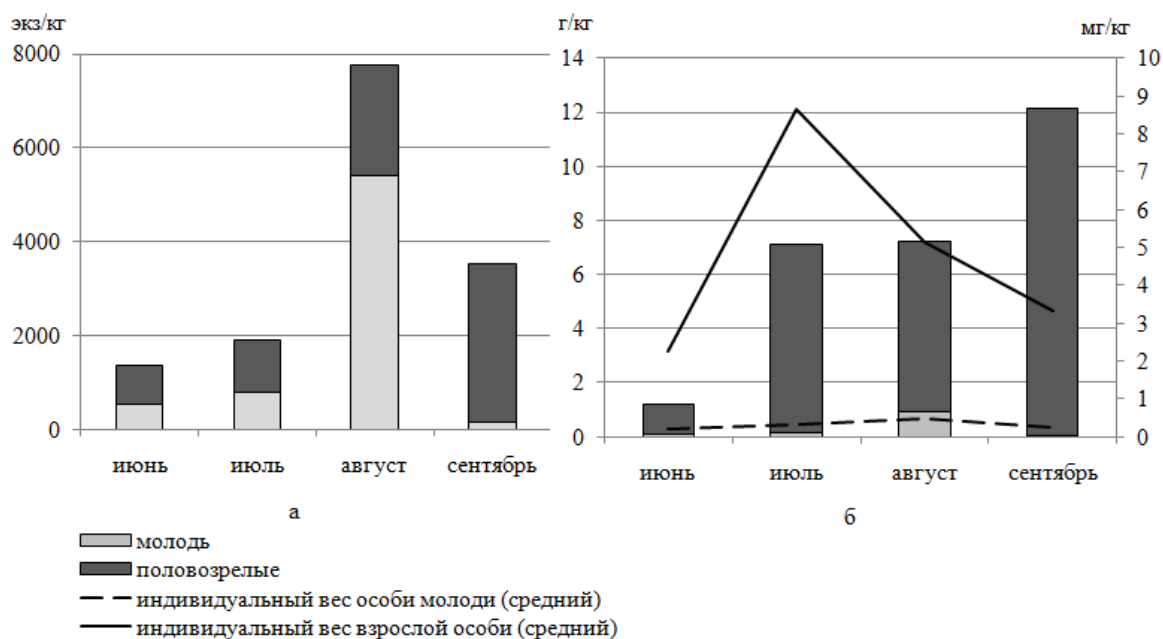


Рис. 6. Динамика численности (а), биомассы и среднего веса особи (б) молодки и половозрелых рачков *D. caspius* в зарослях ВВР в течение вегетационного сезона 2007 г.

Удельный вес одной особи в пробах зообентоса в среднем за вегетационный сезон составлял 8.4 ± 5.2 мг, в зарослях ВВР – 5.18 ± 1.05 мг (половозрелые), 0.32 ± 0.1 мг – молодь. Наибольшего веса (8.64 мг) половозрелые особи в зарослях ВВР достигали в июле, молодые рачки – в августе (0.48 мг).

Наши исследования выявили избирательность *D. caspius* в заселении определенных видов водной растительности. В Волгоградском водохранилище наиболее предпочитаемыми субстратами для молодежи оказались заросли элодеи канадской,

образующие плотные «подушки» у дна (табл. 3).

Взрослые особи рачков активно заселяли побеги урути с перисто-рассеченными листовыми пластинками и заросли роголистника, также характеризующегося сильным рассечением мутовчатых листьев. Единично рачки встречались среди растений с цельной листовой пластинкой: рдестов курчавого и пронзеннолистного. Наименьшие показатели биомассы зарегистрированы на прибрежно-водных растениях: рогозе и ежеголовнике.

Таблица 3. Количественные показатели развития *D. caspius* на различных видах водных растений

Виды растений	Численность, экз./ кг	Биомасса, г/кг
Прибрежноводные растения		
<i>Typha angustifolia</i> L.	46±17	0.07±0.03
<i>Sparganium erectum</i> L.	539±99	0.22±0.08
Погруженные растения		
<i>Potamogeton crispus</i> L.	377±58	1.32±0.58
<i>P. perfoliatus</i> L.	392±62	1.91±0.36
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	740±185	1.32±0.66
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	1425±538	4.46±2.92
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	2160±911	3.52±1.65

Избирательность *D. caspius* в заселении отдельных видов гидрофитов толщи воды была исследована в 2007 г. на модельном участке слабозащищенного мелководья средней зоны водохранилища (залив Баранникова). Формирование зарослей гидрофитной растительности, слабо укореняющейся и приуроченной к толще воды, на этом участке начинается с развития рдеста курчавого, который образует в июне монодоминантные заросли, с единичными вкраплениями побегов других гидрофитов (рдеста пронзеннолистного и урути), что и отражается на преимущественном заселении этого вида дикерогаммарусом (рис.7). К середине лета, в июле, рдест

курчавый образует плоды и его побеги разрушаются, заросли погруженной растительности в этот период представлены смешанными зарослями рдеста пронзеннолистного, урути и роголистника с примерно равным участием этих видов в фитоценозе. Однако, *D. caspius* образует скопления именно в зарослях роголистника. К концу вегетационного сезона, в августе-сентябре, побеги роголистника разрушаются, заросли водных растений состоят из побегов рдеста пронзеннолистного второй генерации и единичных побегов урути. В этот период рачки сосредоточены в зарослях рдеста пронзеннолистного.

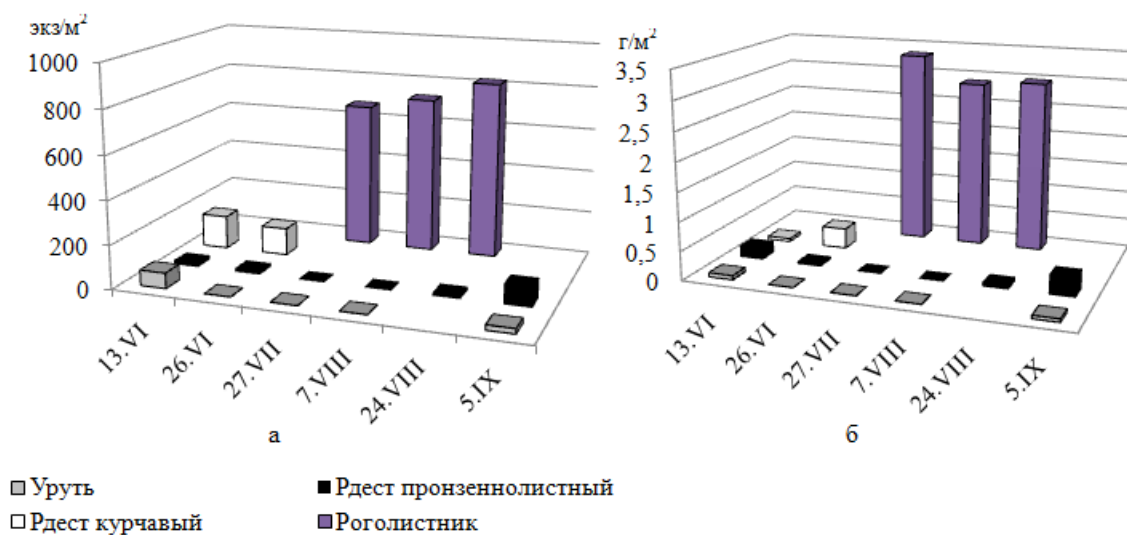


Рис. 7. Численность (а) и биомасса (б) *D. caspius* на отдельных видах водных растений в смешанных зарослях гидрофитов в течение вегетационного сезона 2007 г.

Обсуждение результатов

Изучение зооперифитона макрофитов Волгоградского водохранилища в 1970–1980 гг. [Константинов, 1971; Волгоградское водохранилище..., 1977; Кондратьев, 1979; Кондратьев, Потапов, 1981; Каширская и др., 1986] показало, что доминирующим в зарослях водных растений видом бокоплавов в этот период был *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841), его численность колебалась от 160 до 776 экз./м² поверхности растений. Кроме него, встречались *Pontogammarus obesus* (Sars, 1896), *P. sarsi* (Sowinsky, 1898) и *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), численность их составляла 230, 10 и 32 экз./м² поверхности растения соответственно. Авторы указывали на более интенсивное заселение беспозвоночными гидробионтами, в том числе и ракообразными, растений, имеющих сильное расчленение, шероховатость листовых пластинок и преобладание горизонтальных поверхностей над вертикальными. Наиболее привлекательными для бокоплавов оказались заросли *Ceratophyllum demersum* L. и *Potamogeton crispus* L. по сравнению с *Typha angustifolia* L. и *P. lucens* L.

На наш взгляд, предпочтение заселения этими амфиподами

определенных видов водных растений может быть связано не только с конфигурацией и пространственным расположением предоставляемых растениями убежищ, но и с удаленностью их от дна.

Результаты изучения избирательности заселения отдельных видов гидрофитов показали, что в смешанных зарослях гидрофитов можно составить следующий ряд преимущественного заселения *D. caspius* видов водных растений: роголистник – рдест курчавый – рдест пронзеннолистный – уруть.

Таким образом, на протяжении тридцатилетнего периода исследований мелководных участков Волгоградского водохранилища наблюдалось продвижение *D. caspius* вверх по Волге, с постепенным смещением северной границы ареала и с устойчивой тенденцией к возрастанию роли этого вида в фауне высших ракообразных заросших мелководий. Анализируя количественные показатели развития *D. caspius* в бентосе и зооперифитоне Волгоградского водохранилища, можно отметить, что эти гаммариды предпочитали заросшие водной растительностью биотопы, грунты с растительным детритом. Наиболее часто рачок встречался в куртинках

придонных растений (элодея, валлиснерия), наибольшей численности и биомассы достигал в зарослях роголистника, даже при совместном произрастании его с другими гидрофитами. Молодь *D. caspius* обитала в зарослях водных растений, видимо находя там больше пищи и возможностей укрытия от хищников, составляя до 70% общей численности рачков этого вида, а взрослые особи – на дне водоема.

В 2001 г. были сделаны первые единичные находки этого вида в зообентосе заросших мелководий низовьев Саратовского водохранилища. В ближайшие годы возможно продвижение этого вида в верхние участки Саратовского водохранилища и его появление на мелководьях, занятых водной растительностью, в вышерасположенных волжских водохранилищах.

Литература

- Беклемишев В.Н. К вопросу о речных Peracarida Понто-Каспийского бассейна // Русский гидробиологический журнал. 1923. Т. II. №11–12. С. 213–218.
- Белявская Л.И. Донная фауна Волгоградского водохранилища в 1959–1964 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1965. Т. 8. С. 62–76.
- Белявская Л.И. Прогноз и фактическое развитие бентоса в Волгоградском водохранилище // Тр. комплексной экспедиции Саратовского госуниверситета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. 1975. Вып. 4. С. 73–77.
- Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1971. Т. 10. С. 93–106.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Монографии Волж. биол. станции Саратов. общ. естествоисп. Саратов, 1924. №1. 398 с.
- Бирштейн Я.А., Романова Н.Н. Отряд бокоплав. Amphipoda // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая пром-сть, 1968. С. 241–289.
- Волгоградское водохранилище: население, биологическое продуцирование и самоочищение / Под. ред. проф. А.С. Константинова. Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 222 с.
- Гудкова Н.С., Ивашечкина Н.Б. Фауна высших ракообразных Волгоградского водохранилища в 1973 г. // Тр. комплексной экспедиции Саратовского ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1976. Вып. 6. С. 55–60.
- Державин А.Н. Каспийские Malacostraca в фауне рек южного Каспия // Русский гидробиологический журнал. 1923. Т. II. № 8–10. С. 195–196.
- Жадин В.И. Дельты рек // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 229–243.
- Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1981. 215 с.
- Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160–182.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: Методы изучения. Л.: Наука, 1981. 187с.
- Каширская Е.В., Белова И.В., Кондратьев Г.П., Потапов В.В. Структурные особенности некоторых сообществ мелководий Волгоградского водохранилища // Вопросы экологии и охраны природы в Нижнем Поволжье. Межвуз. научн. сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. С. 91–96.
- Кондратьев Г.П. К фауне обрастаний Волгоградского водохранилища в 1974–1975 гг. // Тр. компл. эксп. Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов: Изд-во СГУ, 1979. Вып. 8. С. 51–55.
- Кондратьев Г.П., Потапов В.В., Зооперифитон мелководий

- Волгоградского водохранилища // IV съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва (Киев, 1–4 декабря 1981 г.). Тез. докл. Ч. IV. Киев: Наукова думка, 1981. С. 129–130.
- Константинов А.С. Бентос Волги близ Саратова и влияние на него загрязнения // Тр. Саратовского отделения Каспийского филиала ВНИРО. Саратов: Книжное изд-во, 1953. Т. 2. С. 72–151.
- Константинов А.С. Зооперифитон Волгоградского водохранилища в районе Саратова // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1971. Т. 10. С. 79–92.
- Константинов А.С. Зообентос Волги выше и ниже Саратова в 1967 году // Тр. компл. эксп. Саратов. ун-та по изуч. Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов, 1972. Т. 2. С. 72–85.
- Ляхов С.М. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции // Научные доклады Высшей школы. Биологические науки. 1958. № 3. С. 16–19.
- Ляхов С.М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции // Тр. Института биологии водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961а. Вып. 4(7). С. 187–203.
- Ляхов С.М. Формирование бентоса Сталинградского водохранилища на первом году его существования // Тр. Института биологии водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961б. Вып. 4(7). С. 204–218.
- Малинина Ю.А., Сони́на Е.Э., Шашуловский В.А. Фитофильные сообщества мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Материалы II Междунар. научн. конф. 28–31 октября 2003 г. Днепропетровск: ДНУ, 2003. С. 269–271.
- Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Джаяни Е.А., Донецкая В.В., Зотова Е.А., Седова О.В., Сони́на Е.Э., Филинова Е.И. Характеристика гидробиоценозов пойменных мелководий Саратовского водохранилища (на примере Безенчукской поймы) // Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов. Матер. междунар. науч.-практ. конф. Волгоград, 2007. С. 187–189.
- Митропольский В.И., Мордухай-Болтовской Ф.Д. Макробентос // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 158–178.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Обзор исследований по пресноводной зоогеографии в СССР // Гидробиологический журнал. 1967. № 6. Т. 3. С. 3–17.
- Нечваленко С.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14. С. 83–93.
- Нечваленко С.П. Донная фауна // Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волгоградского водохранилища. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980. С. 93–105.
- Нечваленко С.П., Филинова Е.И. Зообентос мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и ее использование в рыбоводных целях. Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1983. Вып. 199. С. 59–75.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200с.
- Сони́на Е.Э. Зооперифитонные сообщества погруженных макрофитов в условиях воздействия крупного промышленного центра // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Материалы IV Международной научной конференции. Днепропетровск: ДНУ, 2007. С. 56–57.

- Сонина Е.Э. Зооперифитон рдеста пронзеннолистного устьевых участков р. Еруслан и Балыклейка (Волгоградское водохранилище) // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции ИБВВ. 18–21 ноября 2008 г. Борок: Изд-во ООО «Принтхаус», 2008. С. 277–279.
- Старобогатов Я.И. Amphipoda // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2. Ракообразные / Под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1995. С. 184–206.
- Филинова Е.И. Структурно-фаунистическая характеристика и динамика зообентоса Волгоградского водохранилища. Дисс. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 192 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Sars G.O. Crustacea caspia. Contributions to the knowledge of the Carcinological Fauna of the Caspian Sea. Part 3. Amphipoda. 1-st Article. Gammaridae // Известия императорской академии наук (Bulletin de Academie Imperiale des Sciences de St.-Petersbourg. 1894. Octobre. №2), 1894. № 2. С. 32–37.

***DIKEROGAMMARUS CASPIUS* (PALLAS) IN VOLGOGRAD RESERVOIR**

© 2011 Sonina E.Ae., Filinova E.I.

Saratov branch of FGNU GosNIORH Russia, 410002, Saratov, Chernyshevskogo, 152

Distribution, quantitative development and habitats of Caspian amphypoda *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) in the Volgograd Reservoir are described.

Key words: *dikerogammarus*, Caspian amphipoda, Volgograd Reservoir.